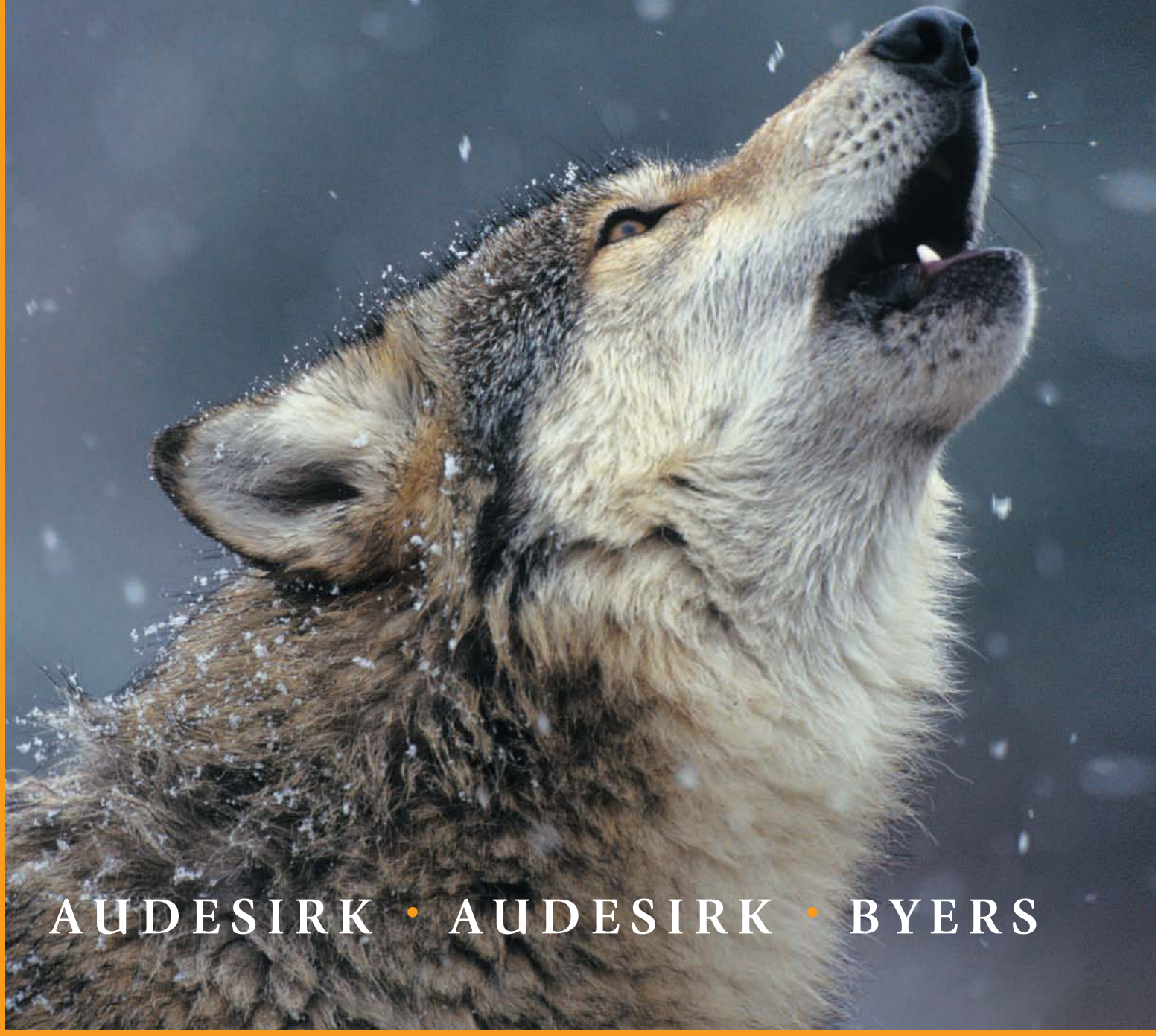
NOVENA EDICIÓN

BIOLOGÍA

LA VIDA EN LA TIERRA CON FISIOLOGÍA



AUDESIRK • AUDESIRK • BYERS

ALWAYS LEARNING

PEARSON

MasteringBIOLOGY® es un sistema en línea de evaluación y enseñanza, disponible en inglés, diseñado para ayudar a los maestros a presentar los temas de manera más eficiente. Está comprobado pedagógicamente que ayuda a los estudiantes a aprender.

También incluye las animaciones y tutoriales tridimensionales *BioFlix*™, en las que los estudiantes pueden revisar de forma interactiva los conceptos más difíciles de la biología.

En **www.masteringbiology.com** se hallarán cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (para compra, en idioma inglés).

Consulte a su representante local de Pearson para obtener más información.

ACERCA DE LA PORTADA

Desde su reintroducción en el Yellowstone National Park, a mediados de la década de 1990, los lobos se convirtieron en una de las principales atracciones del parque. Muchos miles de personas lo visitan cada verano con la esperanza de ver un lobo gris, o al menos, escucharlo aullar. Pero los lobos de Yellowstone son mucho más que simplemente otro atractivo turístico: son parte integral de la red de la vida del Parque y magníficos ejemplos de la maravilla que constituye cada uno de los seres vivos. ¿Cómo puede un lobo evitar que sus patas se congelen en la gélida nieve de un invierno en Yellowstone? (capítulo 5). ¿Cómo aprovechan la energía contenida en los cuerpos de sus presas para activar su propio metabolismo? (capítulos 6 y 8). ¿Por qué aúllan los lobos? (capítulo 25). ¿Por qué hay muchos miles de wapitíes en el parque, millones de árboles y miles de millones de hierbas, pero sólo un par de cientos de lobos? (capítulo 28). ¿Cómo los lobos ayudaron a los árboles a reproducirse y prosperar, por primera vez en décadas? (capítulo 30). Finalmente, tal como reza la antigua sabiduría de los inuit del norte de Canadá: "el lobo y el caribú son como uno; el caribú alimenta al lobo, pero es el lobo el que mantiene al caribú fuerte." Lo mismo puede decirse de lobos y wapitíes en Yellowstone. ¿Qué principios fundamentales de la biología se expresan en estas pocas frases? (capítulos 14, 15 y 27).

La biología es mucho más que sólo otra asigntura. Es la constante búsqueda de comprender la grandeza de la vida en la Tierra. ¡Disfruta de la búsqueda!

NOVENA EDICIÓN

BIOLOGÍA
LA VIDA EN LA TIERRA
CON FISIOLOGÍA

Teresa Audesirk
UNIVERSITY OF COLORADO DENVER

Gerald Audesirk
UNIVERSITY OF COLORADO DENVER

Bruce E. Byers
UNIVERSITY OF MASSACHUSETTS

TRADUCCIÓN

Javier Dávila Martínez
Traductor profesional

Martha Elsa Mauri Hernández
Traductora profesional

Víctor Campos Olguín
Traductor profesional

REVISIÓN TÉCNICA

Vicente Gerardo Hernández Hernández
Lauro Ayala Garduño
Preparatoria de la Universidad La Salle, México

Irving López
Colegio Suizo Americano
Guatemala

Rosa Aragón
Colegio Claretiano
Costa Rica

Manuel Pérez
Colegio Pureza de María
Panamá

PEARSON

Datos de catalogación

Autores: Audesirk, Teresa; Audesirk, Gerald; Byers, Bruce E.
Biología. La vida en la Tierra
Con fisiología
Novena edición

Pearson Educación de México, S.A de C.V., México, 2013
ISBN: 978-607-32-1526-8
Área: Bachillerato

Formato: 21 x 27 cm Páginas: 1,000

BIOLOGÍA. LA VIDA EN LA TIERRA
CON FISIOLOGÍA
NOVENA EDICIÓN

Traducción autorizada de la edición en idioma inglés, titulada BIOLOGY: Life on Earth with Physiology, 9th edition por Teresa Audesirk, Gerald Audesirk y Bruce E. Byers, publicada por Pearson Education, Inc., publicada como Benjamin Cummings, Copyright © 2011. Todos los derechos reservados.

Authorized translation from the English Language edition, entitled Biology: Life on earth with physiology, 9th Edition by Teresa Audesirk, Gerald Audesirk and Bruce E. Byers, published by Pearson Education Inc., publishing as Benjamin Cummings, Copyright © 2011.

ISBN 13: 978-0-321-59846-2 (Student edition)

Esta edición en español es la única autorizada.

Edición en inglés
Editor-in-Chief: Beth Wilbur ■ **Senior Acquisitions Editor:** Star MacKenzie ■ **Executive Director of Development:** Deborah Gale ■ **Development Editor:** Mary Ann Murray ■ **Assistant Editor:** Erin Mann ■ **Editorial Assistant:** Frances Sink ■ **Executive Managing Editor:** Erin Gregg ■ **Managing Editor:** Michael Early ■ **Production Supervisor:** Camille Herrera ■ **Production Service and Compositor:** S4Carlisle Publishing Services ■ **Production Editor:** MaryTindle ■ **Copyeditor:** Lorretta Palagi ■ **Interior and Cover Designer:** Gary Hespenheide ■ **Illustrators:** Imagineering Media Services Inc., and Steve McEntee of McEntee Art & Design, Inc. ■ **Illustrator Project Manager:** Winnie Luong ■ **Art Style Development:** Blake Kim ■ **Photo Researcher:** Yvonne Gerin ■ **Manufacturing Buyer:** Michael Penne ■ **Cover and Text Printer and Binder:** Courier Kendallville ■ **Supplements Production Supervisor:** Jane Brundage ■ **Supplements Editor:** Nina Lewallen Hufford ■ **Senior Media Producer:** Jonathan Ballard ■ **Media Production Supervisor:** James Bruce ■ **Executive Marketing Manager:** Lauren Harp ■ **Cover Photo Credit:** Daniel J. Cox/Corbis

Edición en español
Dirección general: Phillip de la Vega ■ **Dirección K-12:** Santiago Gutiérrez ■ **Gerencia editorial K-12:** Rodrigo Bengochea ■ **Coordinación editorial:** Gloria Morales ■ **Edición sponsor:** Claudia C. Martínez Amigón ■ **Coordinación de arte y diseño:** Asbel Ramírez ■ **Supervisión de arte y diseño:** Mónica Galván ■ **Editora de desarrollo:** Olga Sánchez ■ **Corrección de estilo:** Susana Pontón, Nelly Godoy y Alma Martínez ■ **Asistencia editorial:** Berenice Torruco ■ **Investigación iconográfica:** M. Carmen Gutiérrez ■ **Composición y diagramación:** Carácter tipográfico/Eric Aguirre, Aarón León, Adrián León y Daniel Aguirre ■ **Lectura de pruebas**: Javier García, Arturo Manzo y Lourdes Rivera ■ **Adaptación de portada:** Equipo de Arte y Diseño de Pearson México

ISBN LIBRO IMPRESO: 978-607-32-1526-8
ISBN E-BOOK: 978-607-32-1527-5
ISBN E-CHAPTER: 978-607-32-1528-2

Impreso en México. *Printed in Mexico.*

1 2 3 4 5 6 7 8 9 0 - 15 14 13 12

D.R. © 2013 por Pearson Educación de México, S.A. de C.V.
Atlacomulco 500, 5° piso
Col. Industrial Atoto, C.P. 53519
Naucalpan de Juárez, Edo. de México
Cámara Nacional de la Industria Editorial Mexicana Reg. Núm. 1031

PEARSON

Reservados todos los derechos. Ni la totalidad ni parte de esta publicación pueden reproducirse, registrarse o transmitirse, por un sistema de recuperación de información en ninguna forma ni por ningún medio, sea electrónico, mecánico, fotoquímico, magnético o electroóptico, por fotocopia, grabación o cualquier otro, sin permiso previo por escrito del editor.

www.pearsonenespañol.com

Contenido breve

1 Introducción a la vida en la Tierra 1

Unidad 1

La vida de la célula 19

2 Átomos, moléculas y vida 20
3 Moléculas biológicas 36
4 Estructura y funciones de la célula 55
5 Estructura y función de la membrana celular 77
6 Flujo de energía en la vida de la célula 97
7 Captación de la energía solar: la fotosíntesis 112
8 Aprovechamiento de la energía: glucólisis y respiración celular 127

Unidad 2

Herencia 143

9 La continuidad de la vida: reproducción celular 144
10 Patrones de la herencia 173
11 ADN: la molécula de la herencia 200
12 Expresión y regulación de los genes 217
13 Biotecnología 240

Unidad 3

Evolución y diversidad de la vida 265

14 Principios de la evolución 266
15 ¿Cómo evolucionan las poblaciones? 284
16 El origen de las especies 303
17 La historia de la vida 317
18 Sistemática: búsqueda de orden en medio de la diversidad 342
19 La diversidad de procariontes y virus 355
20 La diversidad de los protistas 370
21 La diversidad de las plantas 385
22 La diversidad de los hongos 403
23 Diversidad animal I: invertebrados 420
24 Diversidad animal II: vertebrados 446

Unidad 4

Comportamiento y ecología 463

25 Comportamiento animal 464
26 Crecimiento y regulación poblacional 488
27 Interacciones de las comunidades 511
28 ¿Cómo funcionan los ecosistemas? 532
29 Diversos ecosistemas de la Tierra 553
30 La conservación de la biodiversidad de la Tierra 581

Unidad 5

Anatomía y fisiología animal 603

31 La homeostasis y la organización del cuerpo animal 604
32 Circulación 619
33 Respiración 640
34 Nutrición y digestión 655
35 El sistema urinario 676
36 Las defensas contra las enfermedades 691
37 Control químico del cuerpo de los animales: el sistema endocrino 713
38 El sistema nervioso 733
39 Los sentidos 758
40 Acción y sostén: músculos y esqueleto 774
41 Reproducción animal 792
42 Desarrollo animal 813

Unidad 6

Anatomía y fisiología de las plantas 835

43 Anatomía de las plantas y transporte de nutrimentos 836
44 Reproducción y desarrollo de las plantas 865
45 Respuestas de las plantas al medio ambiente 885

Ensayos

Guardián de la Tierra

¿Por qué conservar la biodiversidad? 12
Biocombustibles ¿son falsos sus beneficios? 124
La humanidad promueve la evolución a gran velocidad 281
Los peligros de la reducción de la poza génica 294
Hibridación y extinción 310
Ranas en peligro 456
¿Hemos excedido la capacidad de carga de la Tierra? 504
Las especies invasoras trastornan las interacciones de las comunidades 520
Los polos en peligro 549
El agujero en la capa de ozono. Una perforación en nuestro escudo protector 555
Restauración de los Everglades 585
Salvar las tortugas marinas 589
Restauración de un depredador clave 594
Decepción endocrina 728
Los sorprendentes impactos de las selvas tropicales sobre el clima y su propio crecimiento 858
Polinizadores, diseminadores de semilla y arreglo del ecosistema 874
Donde hay humo, hay germinación 888

Guardián de la Salud

¿Es bueno el chocolate para la salud? 26
Colesterol, grasas trans y el corazón 46
La falta de una enzima puede causar intolerancia a la lactosa o fenilcetonuria 106
¿Por qué se engorda al comer carbohidratos? 137
Distrofia muscular 194
Genética, evolución y medicina 227
Sexo, envejecimiento y mutaciones 236
Arroz dorado 257
Examen genético prenatal 258
Ayudantes de cirujanos 434
Los ciclos de auge y decadencia pueden traer malas noticias 493
Las cadenas tróficas amplifican las sustancias tóxicas 539
¿Cómo reparar corazones enfermos? 632
Fumar, una decisión de vida y respiración 649
¿Comer hasta morir? 671
Cuando los riñones colapsan 681
Virus gripales exóticos 706
Más cerca de una cura para la diabetes 727
Drogas, neurotransmisores y adicción 750
Osteoporosis: cuando los huesos se vuelven frágiles 787
Infecciones de transmisión sexual 804
Reproducción de alta tecnología 807
La promesa de las células madre 826
La placenta: ¿barrera o puerta abierta? 829
¿Eres alérgico al polen? 869

De cerca

Proteínas y textura del cabello 50
Forma, función y fosfolípidos 80
Glucólisis 131
Reacciones de la matriz mitocondrial 133
El control del ciclo celular y su participación en el cáncer 160
Estructura y replicación del ADN 210
El principio de Hardy-Weinberg 288
Árboles filogenéticos 348
¿Cómo se replican los virus? 366
Crecimiento poblacional logístico 495
Las branquias y los gases, un intercambio a contracorriente 646
La nefrona y la formación de orina 684
Las señales eléctricas de las neuronas 738
La transmisión sináptica 740

Investigación científica

Los experimentos controlados, antes y ahora 6
La radiactividad en la investigación 23
En busca de la célula 58
El descubrimiento de las acuaporinas 86
Copias al carbón: la clonación en la naturaleza y en el laboratorio 156
El ADN es la molécula de la herencia de los bacteriófagos 204
El descubrimiento de la doble hélice 208
Un gen, una proteína 220
ARN, ya no es un simple mensajero 234
Géiseres y ciencia 245
Charles Darwin. La naturaleza era su laboratorio 272
¿Cómo sabes cuán antiguo es un fósil? 324
La genética molecular revela relaciones evolutivas 346
Un parásito hace que las hormigas mora sean atractivas para las aves 522
El vínculo entre las bacterias y la úlcera 669
El descubrimiento de las vacunas 707
Neuroimagenología: observando al cerebro en acción 754
Descubrimiento de los mecanismos del desarrollo animal 820
¿Cómo se descubrieron las hormonas de las plantas? 890

Enlaces con la vida diaria

El conocimiento de la biología arroja luces sobre la vida 16
Bueno..., ¿qué gas debería usar para inflar mi dirigible o para llenar el tanque de mi automóvil? 25
Alimentos sintéticos 41
Huéspedes indeseados 74
Una jarra de vino, una hogaza de pan y un buen tazón de col agria 139
Imágenes de la vanidad biológica 305
Un mundo pequeño 347
Comensales indeseables 363
Recolecta cuidadosamente 417
Buscadores de minas 472
¿Qué pueden hacer los individuos? 599

Contenido detallado

Prefacio xxiii

1 Introducción a la vida en la Tierra 1

Estudio de caso *Los virus, ¿están vivos?* 1

1.1 ¿Cómo estudian los científicos la vida? 2

La vida puede estudiarse en diferentes niveles de organización 2
Los principios científicos que fundamentan toda investigación científica 4
El método científico es la base de la investigación científica 4
Investigación científica *Los experimentos controlados, antes y ahora* 6
La comunicación es crucial para la ciencia 8
La ciencia es un esfuerzo humano 8
Las teorías científicas han sido sometidas a pruebas exhaustivas 8

1.2 Evolución: la teoría unificadora que cohesiona la biología 9

Tres procesos naturales que sustentan la evolución 9

1.3 Características de los seres vivos 11

Los seres vivos son complejos, están organizados y se componen de células 11
Guardián de la Tierra *¿Por qué conservar la biodiversidad?* 12
Los seres vivos mantienen relativamente constantes sus condiciones internas mediante la homeostasis 13
Los seres vivos responden a los estímulos 13
Los seres vivos adquieren y usan materiales y energía 13
Los seres vivos crecen 13
Los seres vivos se reproducen 13
Los seres vivos, en conjunto, poseen la capacidad de evolucionar 14
Estudio de caso continuación *Los virus, ¿están vivos?* 14

1.4 ¿Cómo clasifican los científicos la diversidad de la vida? 14

Los dominios Bacteria y Archaea están compuestos por células procariontes; el dominio Eukarya está compuesto por células eucariontes 15
Los organismos de los dominios Bacteria y Archaea son unicelulares. Casi todos los organismos de los reinos Fungi, Plantae y Animalia son multicelulares 15
Los organismos de los diferentes reinos tienen maneras distintas de obtener energía 16

Estudio de caso continuación *Los virus, ¿están vivos?* 16
Enlaces con la vida diaria *El conocimiento de la biología arroja luces sobre la vida* 16
Estudio de caso otro vistazo *Los virus, ¿están vivos?* 17

Unidad 1
La vida de la célula 19

2 Átomos, moléculas y vida 20

Estudio de caso *Aplastados por el hielo* 20

2.1 ¿Qué son los átomos? 21

Los átomos, las unidades estructurales básicas de los elementos, están compuestos por partículas todavía más pequeñas 21
Investigación científica *La radiactividad en la investigación* 23

2.2 ¿Cómo interactúan los átomos para formar moléculas? 24

Los átomos interactúan con otros átomos cuando hay vacíos en su capa electrónica externa 24
Los radicales libres reaccionan fuertemente y pueden dañar las células 24
Enlaces con la vida diaria *Bueno..., ¿qué gas debería usar para inflar mi dirigible o para llenar el tanque de mi automóvil?* 25
Los enlaces químicos unen a los átomos en moléculas 25
Se forman enlaces iónicos entre átomos con carga eléctrica llamados iones 25
Guardián de la salud *¿Es bueno el chocolate para la salud?* 26
Se forman enlaces covalentes entre átomos sin carga que comparten electrones 27
Los enlaces de hidrógeno son fuerzas de atracción entre moléculas polares 27

2.3 ¿Por qué el agua es tan importante para la vida? 28

Las moléculas de agua se atraen entre sí 28
El agua interactúa con muchas otras moléculas 29
Estudio de caso continuación *Aplastados por el hielo* 30
Las soluciones en agua pueden ser ácidas, básicas o neutras 30
El agua modera los efectos de los cambios de temperatura 32
Estudio de caso continuación *Aplastados por el hielo* 33
El agua forma un sólido singular: el hielo 33
Estudio de caso otro vistazo *Aplastados por el hielo* 33

3 Moléculas biológicas 36

Estudio de caso *Proteínas sorprendentes* 36

3.1 ¿Por qué el carbono es tan importante en las moléculas biológicas? 37

3.2 ¿Cómo se sintetizan las moléculas orgánicas? 37

Se forman polímeros biológicos al eliminar agua y se degradan agregándola 38

3.3 ¿Qué son los carbohidratos? 38

Existen varios monosacáridos con estructuras ligeramente diferentes 39
Los disacáridos constan de dos azúcares simples unidos mediante reacciones de síntesis por deshidratación 40
Los polisacáridos son cadenas de monosacáridos 41
Enlaces con la vida diaria *Alimentos sintéticos* 41

3.4 ¿Qué son los lípidos? 43

Aceites, grasas y ceras son lípidos que contienen sólo carbono, hidrógeno y oxígeno 43
Los fosfolípidos tienen "cabeza" soluble en agua y "cola" insoluble en agua 44
Los esteroides constan de cuatro anillos de carbono fusionados 44

3.5 ¿Qué son las proteínas? 45
Guardián de la salud *Colesterol, grasas trans y el corazón* 46
Las proteínas se forman a partir de cadenas de aminoácidos 47
Los aminoácidos se unen para formar cadenas mediante reacciones de síntesis por deshidratación 47
Una proteína puede tener hasta cuatro niveles de estructura 48
Estudio de caso continuación *Proteínas sorprendentes* 48
De cerca *Proteínas y textura del cabello* 50
Las funciones de las proteínas se relacionan con sus estructuras tridimensionales 51

3.6 ¿Qué son los nucleótidos y los ácidos nucleicos? 51
Los nucleótidos actúan como portadores de energía y mensajeros intracelulares 51
El ADN y el ARN, moléculas de la herencia, son ácidos nucleicos 51
Estudio de caso continuación *Proteínas sorprendentes* 52
Estudio de caso otro vistazo *Proteínas sorprendentes* 52

4 Estructura y funciones de la célula 55

Estudio de caso *Refacciones para el organismo humano* 55

4.1 ¿Qué es la teoría celular? 56

4.2 ¿Cuáles son los atributos básicos de las células? 56
La función limita el tamaño de la célula 56
Las células tienen características comunes 56
Investigación científica *En busca de la célula* 58
Estudio de caso continuación *Refacciones para el organismo humano* 60
Hay dos tipos básicos de células: procariontes y eucariontes 62

4.3 ¿Cuáles son las principales características de las células eucariontes? 62
Algunas células eucariontes están sostenidas por paredes celulares 63
El citoesqueleto da forma, sostén y movimiento 63
Cilios y flagelos mueven a la célula en medios acuosos o hacen pasar los líquidos por la célula 64
El núcleo es el centro de control de la célula eucarionte 65
Estudio de caso continuación *Refacciones para el organismo humano 67*
El citoplasma de los eucariontes contiene un elaborado sistema de membranas 67
Las vacuolas cumplen muchas funciones, incluyendo la regulación del agua, sostén y almacenamiento 70
La mitocondria extrae energía de las moléculas de los alimentos y los cloroplastos captan energía solar 70
Las plantas tienen plástidos para almacenamiento 72

4.4 ¿Cuáles son las principales características de las células procariontes? 72
Las células procariontes son pequeñas y poseen elementos superficiales especializados 72
Las células procariontes tienen menos estructuras especializadas en su citoplasma 73
Enlaces con la vida diaria *Huéspedes indeseados* 74
Estudio de caso otro vistazo *Refacciones para el organismo humano* 74

5 Estructura y función de la membrana celular 77

Estudio de caso *Venenos nocivos 77*

5.1 ¿Cómo se relaciona la estructura de una membrana con su función? 78
Las membranas celulares aíslan el contenido de la célula y permiten la comunicación con el entorno 78
Las membranas son "mosaicos fluidos" en los que las proteínas se desplazan en capas de lípidos 78
La bicapa de fosfolípidos es la parte fluida de la membrana 78
De cerca *Forma, función y fosfolípidos* 80
Estudio de caso continuación *Venenos nocivos 81*
Diversas proteínas forman un mosaico dentro de la membrana 81

5.2 ¿Cómo pasan las sustancias por las membranas? 82
Las moléculas de los fluidos se mueven en respuesta a gradientes 82
El movimiento a través de las membranas ocurre por transporte pasivo y activo 83
El transporte pasivo es por difusión simple, difusión facilitada y ósmosis 84
Investigación científica *El descubrimiento de las acuaporinas* 86
El transporte que requiere energía es transporte activo, endocitosis y exocitosis 87
El intercambio de materiales por las membranas influye en el tamaño y la forma de la célula 90

5.3 ¿Cómo las uniones especializadas permiten a las células establecer conexiones y comunicarse? 92
Los desmosomas unen a las células 92
Las uniones estrechas impiden las filtraciones en las células 93
Las uniones en hendidura o gap y plasmodesmos permiten la comunicación entre células 93
Estudio de caso otro vistazo *Venenos nocivos* 94

6 Flujo de energía en la vida de la célula 97

Estudio de caso *Energía liberada* 97

6.1 ¿Qué es la energía? 98
Las leyes de la termodinámica describen las propiedades básicas de la energía 99
Estudio de caso continuación *Energía liberada* 99
Los seres vivos aprovechan la energía solar para crear las condiciones de baja entropía para la vida 99

6.2 ¿Cómo fluye la energía en las reacciones químicas? 100
Las reacciones exergónicas liberan energía 100
Estudio de caso continuación *Energía liberada* 101
Las reacciones endergónicas requieren un aporte neto de energía 101

6.3 ¿Cómo se transporta la energía en las células? 101
El ATP es el principal portador de energía en las células 101
Los portadores de electrones también transportan energía en las células 102
Las reacciones acopladas enlazan las reacciones exergónicas con las endergónicas 102

6.4 ¿Cómo favorecen las enzimas las reacciones bioquímicas? 103
A temperatura corporal, las reacciones espontáneas ocurren con demasiada lentitud para sostener la vida 103
Los catalizadores reducen la energía de activación 103
Las enzimas son catalizadores biológicos 103

6.5 ¿Cómo regulan las células sus reacciones metabólicas? 105
Las velocidades de reacción aumentan con el incremento de las concentraciones de sustratos o enzimas 105
Estudio de caso continuación *Energía liberada* 105
Las células regulan la síntesis de enzimas 105
Las células regulan la actividad enzimática 106
Guardián de la salud *La falta de una enzima puede causar intolerancia a la lactosa o fenilcetonuria* 106
Venenos, fármacos y condiciones ambientales influyen en la actividad de las enzimas 107
Estudio de caso otro vistazo *Energía liberada* 109

7 Captación de la energía solar: la fotosíntesis 112
Estudio de caso *¿Los dinosaurios murieron por falta de luz solar?* 112

7.1 ¿Qué es la fotosíntesis? 113
Hojas y cloroplastos son adaptaciones para la fotosíntesis 113
La fotosíntesis consiste en reacciones luminosas (fotodependientes) y el ciclo de Calvin (reacciones fotoindependientes) 114
Estudio de caso continuación *¿Los dinosaurios murieron por falta de luz solar?* 115

7.2 Reacciones luminosas: ¿cómo se convierte la energía luminosa en energía química? 116
Los pigmentos de los cloroplastos captan la luz 116
Las reacciones luminosas se realizan en las membranas tilacoidales 117

7.3 Ciclo de Calvin: cómo se almacena la energía química en moléculas de glucosa 120
En el ciclo de Calvin se capta el dióxido de carbono 120
Estudio de caso continuación *¿Los dinosaurios murieron por falta de luz solar?* 120
El carbono fijado en el ciclo de Calvin sirve para sintetizar carbohidratos 121

7.4 ¿Por qué algunas plantas utilizan otras vías para fijar el carbono? 122
Cuando se cierran los estomas para conservar el agua, se realiza un proceso costoso para la planta llamado fotorrespiración 122
Las plantas C_4 captan carbono y sintetizan glucosa en células diferentes 122
Las plantas CAM captan carbono y sintetizan glucosa en tiempos diferentes 123
Guardián de la Tierra: *Biocombustibles ¿son falsos sus beneficios?* 124
Diferentes vías adaptan a las plantas a distintas condiciones ambientales 124
Estudio de caso otro vistazo *¿Los dinosaurios murieron por falta de luz solar?* 125

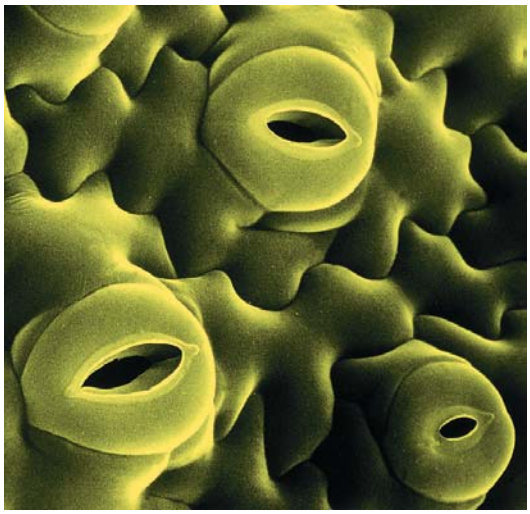
8 Aprovechamiento de la energía: glucólisis y respiración celular 127
Estudio de caso *Cuando los deportistas alteran su conteo sanguíneo: ¿los tramposos se salen con la suya?* 127

8.1 ¿Cómo obtienen energía las células? 128
La fotosíntesis es la fuente definitiva de energía celular 128
La glucosa es una molécula clave de almacenamiento de energía 129
Generalidades de la degradación de la glucosa 129

8.2 ¿Qué pasa durante la glucólisis? 130

8.3 ¿Qué pasa durante la respiración celular? 130
La respiración de las células eucariontes se realiza en la mitocondria en tres etapas 130
De cerca *Glucólisis* 131
De cerca *Reacciones de la matriz mitocondrial* 133
Estudio de caso continuación *Cuando los deportistas alteran su conteo sanguíneo: ¿los tramposos se salen con la suya?* 134
Resumen de la degradación de la glucosa en células eucariontes 135

8.4 ¿Qué pasa en la fermentación? 136
¿Por qué es necesaria la fermentación? 136
Guardián de la salud *¿Por qué se engorda al comer carbohidratos?* 137
Algunas células fermentan el piruvato para formar lactato 137
Algunas células fermentan el piruvato para formar alcohol etílico y dióxido de carbono 138
Estudio de caso continuación *Cuando los deportistas alteran su conteo sanguíneo: ¿los tramposos se salen con la suya?* 138
Enlaces con la vida diaria *Una jarra de vino, una hogaza de pan y un buen tazón de col agria* 139
Estudio de caso otro vistazo *Cuando los deportistas alteran su conteo sanguíneo: ¿los tramposos se salen con la suya?* 139



Unidad 2
Herencia 143

9 La continuidad de la vida: reproducción celular 144

Estudio de caso *Que pasen los clones* 144

9.1 ¿Por qué se dividen las células? 145
La división celular transmite información hereditaria a las células hijas 146
La división celular es necesaria para crecer y desarrollarse 146
La división celular es necesaria para la reproducción sexual y asexual 147

9.2 ¿Qué ocurre en el ciclo celular de procariontes? 148

9.3 ¿Cómo se organiza el ADN de los cromosomas eucariontes? 149
El cromosoma eucarionte consta de una doble hélice lineal de ADN unida a proteínas 149
Los genes son segmentos del ADN de un cromosoma 149
Los cromosomas replicados se separan durante la división celular 150
Los cromosomas eucariontes se presentan en pares con información genética similar 150

9.4 ¿Qué ocurre durante el ciclo celular de eucariontes? 151
El ciclo celular eucarionte consta de la interfase y la división celular 151

9.5 ¿Cómo es que la división celular mitótica produce células hijas genéticamente idénticas? 152
Durante la profase, los cromosomas se condensan, se forman los microtúbulos del huso y se unen a los cromosomas 153
Durante la metafase, los cromosomas se alinean en el ecuador de la célula 153
Durante la anafase, las cromátidas hermanas se separan y son atraídas hacia los polos opuestos de la célula 153
Durante la telofase se forman envolturas nucleares alrededor de los dos grupos de cromosomas 153
Durante la citocinesis, el citoplasma se divide entre dos células hijas 153
Estudio de caso continuación *Que pasen los clones* 154
Investigación científica *Copias al carbón: la clonación en la naturaleza y en el laboratorio* 156

9.6 ¿Cómo se controla el ciclo celular? 158
Las actividades de enzimas específicas impulsan el ciclo celular 158
Puntos de control o verificación regulan el progreso del ciclo celular 159

9.7 ¿Por qué tantos organismos se reproducen sexualmente? 159
Estudio de caso continuación *Que pasen los clones* 159
Las mutaciones del ADN son el origen último de la variación genética 159
De cerca *El control del ciclo celular y su participación en el cáncer* 160
La reproducción sexual puede combinar alelos diferentes de los padres en un solo descendiente 162

9.8 ¿Cómo es que la división meiótica produce células haploides? 162
La meiosis separa los cromosomas homólogos y produce núcleos diploides 162
La división meiótica seguida por la fusión de los gametos mantiene constante el número de cromosomas de generación en generación 162
La meiosis I separa los cromosomas homólogos en dos núcleos haploides 162
La meiosis II separa las cromátidas hermanas en cuatro núcleos hijos 165

9.9 ¿Cuándo ocurre la división mitótica y meiótica en el ciclo de vida de los eucariontes? 166
En los ciclos de vida haploides, la mayor parte del ciclo consta de células haploides 167
En los ciclos de vida diploides, la mayor parte del ciclo consta de células diploides 167
En la alternación de ciclos por generaciones hay etapas multicelulares haploides y diploides 167

9.10 ¿Cómo es que la meiosis y la reproducción sexual producen la variabilidad genética? 168
La distribución de homólogos crea nuevas combinaciones de cromosomas 168
Los entrecruzamientos forman cromosomas con nuevas combinaciones de genes 169
La fusión de gametos aumenta la variabilidad genética de la descendencia 169
Estudio de caso otro vistazo *Que pasen los clones* 170

10 Patrones de la herencia 173

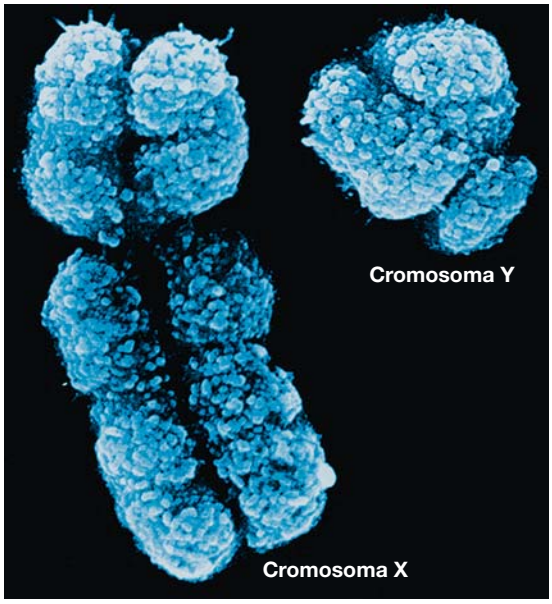
Estudio de caso *Muerte súbita en la cancha* 173

10.1 ¿Cuál es la base física de la herencia? 174
Los genes son secuencias de nucleótidos en lugares específicos de los cromosomas 174
Los dos alelos de un organismo pueden ser iguales o diferentes 175

10.2 ¿Cómo se descubrieron los principios de la herencia? 175
Hacer bien las cosas: los secretos del éxito de Mendel 175

10.3 ¿Cómo se heredan los rasgos únicos? 176
La herencia de alelos dominantes y recesivos en los cromosomas homólogos explica los resultados de las cruzas de Mendel 177
Un "registro genético" simple puede predecir genotipos y fenotipos de las células hijas 178
La hipótesis de Mendel puede usarse para predecir el resultado de nuevos tipos de cruzas de rasgos únicos 179
Estudio de caso continuación *Muerte súbita en la cancha* 180

10.4 ¿Cómo se heredan los rasgos múltiples? 180
Mendel postuló que los rasgos se heredan de forma independiente 181



En un mundo que no está preparado para ellos, los genios pueden pasar inadvertidos 181

10.5 ¿Cómo se heredan los genes situados en el mismo cromosoma? 182
Los genes del mismo cromosoma tienden a heredarse juntos 182
Los cruzamientos producen nuevas combinaciones de alelos ligados 183

10.6 ¿Cómo se determina genéticamente el sexo? 184

10.7 ¿Cómo se heredan los genes ligados a los cromosomas sexuales? 184
Los genes ligados a los cromosomas sexuales se encuentran sólo en el cromosoma X o sólo en el cromosoma Y 184

10.8 ¿Las leyes de la herencia de Mendel se aplican a todos los rasgos? 186
Dominancia incompleta: el fenotipo de los heterocigotos es intermediario entre los fenotipos de los homocigotos 186
Un gen único puede tener multiples alelos 186
Muchos rasgos están influidos por varios genes 187
Genes únicos tienen múltiples efectos en un fenotipo 187
El ambiente influye en la expresión de los genes 187
Estudio de caso continuación *Muerte súbita en la cancha 189*

10.9 ¿Cómo se investigan los trastornos genéticos humanos? 189

10.10 ¿Cómo se heredan los trastornos genéticos humanos originados por genes únicos? 189
Algunos trastornos genéticos humanos son causados por alelos recesivos 189
Algunos trastornos genéticos humanos son causados por alelos dominantes 191
Algunos trastornos genéticos están ligados a los cromosomas sexuales 191

10.11 ¿Cómo afectan a los seres humanos los errores en el número de cromosomas? 192
Algunos trastornos genéticos son causados por números anormales de cromosomas sexuales 192
Guardián de la salud *Distrofia muscular* 194
Algunos trastornos genéticos son causados por números anormales de autosomas 195
Estudio de caso otro vistazo *Muerte súbita en la cancha 196*

11 ADN: la molécula de la herencia 200

Estudio de caso *Músculos, mutaciones y miostatina* 200

11.1 ¿Cómo descubrieron los científicos que los genes están hechos de ADN? 201
Bacterias transformadas revelaron el vínculo entre genes y ADN 201

11.2 La estructura del ADN 203
El ADN está compuesto por cuatro nucleótidos 203
El ADN es una doble hélice con dos cadenas de nucleótidos 203
Investigación científica *El ADN es la molécula de la herencia de los bacteriófagos* 204
Enlaces de hidrógeno entre bases complementarias mantienen unidas las dos cadenas de ADN en la doble hélice 206

11.3 ¿Cómo codifica la información el ADN? 207
Investigación científica *El descubrimiento de la doble hélice* 208
Estudio de caso continuación *Músculos, mutaciones y miostatina* 208

11.4 ¿Cómo es que la replicación del ADN garantiza la constancia genética durante la división celular? 209
La replicación del ADN es un acontecimiento fundamental en el ciclo celular 209
La replicación del ADN produce dos dobles hélices de ADN, cada una con la hebra original y una nueva 209
Estudio de caso continuación *Músculos, mutaciones y miostatina* 209
De cerca *Estructura y replicación del ADN* 210

11.5 ¿Cómo ocurren las mutaciones? 213
La replicación precisa y la revisión producen ADN casi sin errores 213
Los errores pueden ocurrir 213
Las mutaciones van de cambios en pares de nucleótidos simples a desplazamientos de grandes piezas de cromosomas 213
Las mutaciones tienen efectos diversos en las funciones 213
Estudio de caso otro vistazo *Músculos, mutaciones y miostatina* 215

12 Expresión y regulación de los genes 217

Estudio de caso *Fibrosis quística* 217

12.1 ¿Cómo se utiliza la información del ADN en la célula? 218
La mayoría de los genes contiene la información necesaria para la síntesis de una sola proteína 218
El ADN proporciona las instrucciones para la síntesis de las proteínas a través de intermediarios de ARN 218
Investigación científica *Un gen, una proteína* 220
Resumen: la información genética se transcribe en el ARN y se traduce en proteínas 221
El código genético usa tres bases para especificar un aminoácido 222

12.2 ¿Cómo se transcribe la información de un gen en ARN? 223
La transcripción comienza cuando la ARN polimerasa se enlaza al promotor de un gen 223
La elongación produce una cadena de ARN alargada 224
La transcripción se detiene cuando la ARN polimerasa llega a la señal de terminación 225

12.3 ¿Cómo se transcribe la secuencia de bases del ARN mensajero en proteínas? 225
La síntesis del ARN mensajero difiere entre procariontes y eucariontes 225
Guardián de la salud *Genética, evolución y medicina* 227
En la traducción, el ARNm , el ARNt y los ribosomas cooperan para sintetizar proteínas 227
Estudio de caso continuación *Fibrosis quística* 227

12.4 ¿Cómo afectan las mutaciones el funcionamiento de las proteínas? 229
Las mutaciones pueden tener diversos efectos en la estructura y funcionamiento de las proteínas 229
Las mutaciones producen la materia prima de la evolución 230
Estudio de caso continuación *Fibrosis quística* 231

12.5 ¿Cómo se regulan los genes? 231
Regulación de los genes en los procariontes 231
Regulación de los genes en los eucariontes 232
Las células eucariontes regulan la transcripción de genes individuales, regiones de cromosomas o cromosomas completos 233
Investigación científica *ARN, ya no es un simple mensajero* 234
Guardián de la salud *Sexo, envejecimiento y mutaciones* 236
Estudio de caso otro vistazo *Fibrosis quística* 236

13 Biotecnología 240

Estudio de caso *¿Culpable o inocente?* 240

13.1 ¿Qué es la biotecnología? 241

13.2 ¿Cómo se recombina el ADN en la naturaleza? 241
La reproducción sexual recombina el ADN 242
La transformación puede combinar el ADN de distintas especies de bacterias 242
Los virus pueden transferir ADN entre especies 243

13.3 ¿Cómo se usa la biotecnología en la ciencia forense? 244
La reacción en cadena de la polimerasa amplifica el ADN 244
Investigación científica *Géiseres y ciencia* 245
Diferencias en las repeticiones cortas en tándem sirven para identificar a los individuos por su ADN 245
Estudio de caso continuación *¿Culpable o inocente?* 246
La electroforesis en gel separa segmentos de ADN 246
Las sondas de ADN se utilizan para identificar secuencias específicas de nucleótidos 247
Personas sin parentesco nunca tienen perfiles de ADN idénticos 247
Estudio de caso continuación *¿Culpable o inocente?* 248

13.4 ¿Cómo se usa la biotecnología en la agricultura? 248
Muchos cultivos están modificados genéticamente 248
Las plantas genéticamente modificadas pueden servir para elaborar medicamentos 250
Los animales genéticamente modificados pueden ser útiles en la agricultura y la medicina 251

13.5 ¿Cómo se aprovecha la biotecnología para aprender sobre el genoma humano? 251

13.6 ¿Cómo se aprovecha la biotecnología para diagnosticar y tratar enfermedades? 252
La tecnología del ADN puede servir para diagnosticar trastornos hereditarios 252
La tecnología del ADN puede ayudar a tratar enfermedades 254

13.7 ¿Cuáles son los principales problemas éticos de la biotecnología moderna? 255
¿Deben permitirse los organismos genéticamente modificados en la agricultura? 255
Guardián de la salud *Arroz dorado* 257
Guardián de la salud *Examen genético prenatal* 258
¿Debe modificarse con biotecnología el genoma de los seres humanos? 260
Estudio de caso otro vistazo *¿Culpable o inocente?* 261

Unidad 3
Evolución y diversidad de la vida 265

14 Principios de la evolución 266

Estudio de caso *¿Qué tan útiles son las muelas del juicio?* 266

14.1 ¿Cómo se desarrolló el pensamiento evolutivo? 267
Los primeros estudios de biología no incluían el concepto de evolución 267
La exploración de nuevos territorios reveló una sorprendente diversidad de la vida 268
Algunos científicos plantearon que la vida había evolucionado 268
Los descubrimientos de fósiles mostraron que la vida había cambiado a través del tiempo 268
Algunos científicos idearon explicaciones no evolutivas para los fósiles 269
La geología ofreció pruebas de que la Tierra es sumamente antigua 269
Algunos biólogos anteriores a Darwin propusieron mecanismos de evolución 269
Darwin y Wallace plantearon un mecanismo de evolución 271

14.2 ¿Cómo funciona la selección natural? 271
La teoría de Darwin y Wallace se basa en cuatro postulados 271

Investigación científica *Charles Darwin. La naturaleza era su laboratorio* 272
Postulado 1: los individuos varían en una población 273
Postulado 2: los caracteres se heredan, de padres a descendientes 273
Postulado 3: algunos individuos no logran sobrevivir y reproducirse 273
Postulado 4: las supervivencia y la reproducción no están determinadas por el azar 273
La selección natural modifica las poblaciones con el paso del tiempo 274

14.3 ¿Cómo sabemos que ocurrió la evolución? 275
Los fósiles ofrecen evidencias del cambio evolutivo al paso del tiempo 275
La anatomía comparada ofrece evidencia de la descendencia con modificación 275
Las similitudes embriológicas sugieren ancestros comunes 277
Los análisis bioquímicos y genéticos modernos revelan el parentesco entre organismos distintos 278
Estudio de caso continuación *¿Qué tan útiles son las muelas del juicio?* 278

14.4 ¿Cuáles son las evidencias de que las poblaciones evolucionan por selección natural? 279
La reproducción controlada modifica los organismos 279
La evolución por selección natural ocurre en la actualidad 279
Guardián de la Tierra *La humanidad promueve la evolución a gran velocidad* 281
Estudio de caso otro vistazo *¿Qué tan útiles son las muelas del juicio?* 282

15 ¿Cómo evolucionan las poblaciones? 284
Estudio de caso *Evolución de una amenaza* 284

15.1 ¿Cómo se relacionan las poblaciones, los genes y la evolución? 285
Los genes y el ambiente interactúan para determinar caracteres 285
La poza génica es la suma de los genes de una población 286
La evolución es el cambio de las frecuencias alélicas dentro de una población 286
La población en equilibrio es una población hipotética donde no ocurre la evolución 286

15.2 ¿Qué causa la evolución? 287
Las mutaciones son la fuente original de la variabilidad genética 287
De cerca *El principio de Hardy-Weinberg* 288

Estudio de caso continuación *Evolución de una amenaza* 288
El flujo génico entre poblaciones cambia las frecuencias de alelos 289
La frecuencias de alelos pueden derivar en poblaciones pequeñas 290
Guardián de la Tierra *Los peligros de la reducción de la poza génica* 294
El apareamiento dentro de una población casi nunca es aleatorio 295
No todos los genotipos son igualmente favorables 295
Estudio de caso continuación *Evolución de una amenaza* 296

15.3 ¿Cómo funciona la selección natural? 297
La selección natural surge de una reproducción diferencial 297
La selección natural actúa sobre los fenotipos 297
Algunos fenotipos se reproducen con mayor éxito que otros 297
La selección influye en las poblaciones de tres formas 299
Estudio de caso otro vistazo *Evolución de una amenaza* 301

16 El origen de las especies 303
Estudio de caso *Un mundo perdido* 303

16.1 ¿Qué es una especie? 304
Los biólogos necesitan una definición clara de especie 304
Cada especie evoluciona de forma independiente 304
La apariencia puede ser engañosa 304
Enlaces con la vida diaria *Imágenes de la vanidad biológica* 305

16.2 ¿Cómo se conserva el aislamiento reproductivo entre las especies? 306
Los mecanismos de aislamiento precigóticos impiden el apareamiento entre especies 306
Los mecanismos de aislamiento postcigóticos limitan la descendencia híbrida 308

16.3 ¿Cómo se forman las nuevas especies? 309
Guardián de la Tierra *Hibridación y extinción* 310
La separación geográfica de una población puede conducir a la especiación alopátrica 310
El aislamiento genético sin separación geográfica puede conducir a especiación simpátrica 311
Estudio de caso continuación *Un mundo perdido* 312
Bajo ciertas condiciones pueden surgir muchas especies nuevas 313

16.4 ¿A qué se debe la extinción? 313
La distribución restringida a una zona pequeña hace vulnerables a las especies 314
La especialización excesiva aumenta el riesgo de extinción 314
Las interacciones con otras especies pueden llevar a una especie a su extinción 314
El cambio y la destrucción del hábitat son las causas principales de la extinción 315
Estudio de caso otro vistazo *Un mundo perdido* 315

17 La historia de la vida 317
Estudio de caso *Gente pequeña, historia grande* 317

17.1 ¿Cómo empezó la vida? 318
Los experimentos refutaron la generación espontánea 318
Los primeros organismos vivos surgieron de los no vivos 318
El ARN pudo ser la primera molécula autorreplicante 320
Vesículas parecidas a membranas pudieron encerrar ribozimas 321
Pero, ¿realmente sucedió todo esto? 321

17.2 ¿Cómo eran los primeros organismos? 322
Los primeros organismos fueron procariontes anaerobios 322

Investigación científica *¿Cómo sabes cuán antiguo es un fósil?* 324
Algunos organismos evolucionaron la capacidad para captar la energía solar 324
La fotosíntesis aumentó la cantidad de oxígeno en la atmósfera 324
El metabolismo aeróbico surgió como respuesta a la crisis del oxígeno 325
Algunos organismos adquirieron organelos encerrados en membranas 325

17.3 ¿Cómo eran los primeros organismos multicelulares? 326
Algunas algas se volvieron multicelulares 326
La diversidad animal surgió en la era precámbrica 326

17.4 ¿Cómo llegó la vida a tierra firme? 328
Algunas plantas se adaptaron a la vida en tierra firme 328
Algunos animales se adaptaron a la vida en tierra firme 329

17.5 ¿Cuál ha sido el papel de la extinción en la historia de la vida? 331
La historia evolutiva ha estado marcada por extinciones en masa periódicas 331
El cambio climático contribuyó a las extinciones en masa 331
Eventos catastróficos pudieron causar las peores extinciones en masa 332

17.6 ¿Cómo evolucionaron los seres humanos? 333
Los seres humanos heredaron algunas adaptaciones de antiguos primates para vivir en los árboles 333
Los fósiles del homínido más antiguo provienen de África 334
Los homínidos más antiguos podían mantenerse en pie y caminar erguidos 334
Varias especies de *Australopithecus* surgieron en África 336
El género *Homo* se bifurcó de los australopitecinos hace 2.5 millones de años 336
La evolución del *Homo* estuvo acompañada por adelantos en la tecnología de herramientas 336
Los neandertales tenían cerebros grandes y excelentes herramientas 337
Los seres humanos modernos surgieron hace menos de 200 mil años 337
Varias oleadas de homínidos emigraron de África 338
Estudio de caso continuación *Gente pequeña, historia grande* 339
El origen evolutivo de los cerebros grandes quizá esté relacionado con el consumo de carne 339
El origen evolutivo de la conducta humana es altamente especulativo 339
La evolución cultural de los seres humanos es ahora mucho más rápida que la evolución biológica 339
Estudio de caso otro vistazo *Gente pequeña, historia grande* 340

18 Sistemática: búsqueda de orden en medio de la diversidad 342
Estudio de caso *El origen de un asesino* 342

18.1 ¿Cómo se nombran y clasifican los organismos? 343
Cada especie tiene un nombre único constituido por dos elementos 343
La clasificación se originó como una jerarquía de categorías 344
La clasificación moderna enfatiza patrones de descendencia evolutiva 344
Los sistemáticos identifican las características que revelan las relaciones evolutivas 344
La anatomía desempeña un papel clave en la sistemática 344
Las semejanzas moleculares también son útiles para reconstruir la filogenia 345
Investigación científica *La genética molecular revela relaciones evolutivas* 346
Estudio de caso continuación *El origen de un asesino* 346

18.2 ¿Cuáles son los dominios de la vida? 346
Un sistema de tres dominios refleja con mayor precisión la historia de la vida 347
Enlaces con la vida diaria *Un mundo pequeño* 347
De cerca *Árboles filogenéticos* 348

18.3 ¿Por qué cambian las clasificaciones? 351
La designación de las especies cambia cuando se descubre nueva información 351
La definición de especie biológica puede ser difícil o imposible de aplicar 351

18.4 ¿Cuántas especies existen? 351
Estudio de caso otro vistazo *El origen de un asesino* 352

19 La diversidad de procariontes y virus 355
Estudio de caso *Agentes de muerte* 355

19.1 ¿Cuáles organismos son miembros de los dominios Archaea y Bacteria? 356
Bacterias y arqueas son fundamentalmente diferentes 356
Es difícil la clasificación de procariontes dentro de cada dominio 356
Los procariontes difieren en tamaño y forma 357

19.2 ¿Cómo sobreviven y se reproducen los procariontes? 357
Algunos procariontes son móviles 357
Muchas bacterias forman películas en las superficies 358
Las endosporas protectoras permiten a algunas bacterias tolerar condiciones adversas 358
Estudio de caso continuación *Agentes de muerte* 358
Los procariontes se especializan en hábitats específicos 359
Los procariontes tienen diversos metabolismos 359
Los procariontes se reproducen mediante fisión binaria 360
Los procariontes son capaces de intercambiar material genético sin reproducirse 360

19.3 ¿Cómo afectan los procariontes a seres humanos y a otras especies? 360
Los procariontes desempeñan papeles importantes en la nutrición animal 361

Los procariontes captan el nitrógeno que necesitan las plantas 361
Los procariontes son los recicladores de la naturaleza 361
Los procariontes pueden reducir la contaminación 361
Algunas bacterias representan una amenaza para la salud de los seres humanos 362
Estudio de caso continuación *Agentes de muerte* 362

19.4 ¿Qué son los virus, los viroides y los priones? 363
Un virus consiste en una molécula de ADN o ARN envuelta en una cubierta proteínica 363
Enlaces con la vida diaria *Comensales indeseables* 363
Los virus son parásitos 365
De cerca *¿Cómo se replican los virus?* 366
Estudio de caso continuación *Agentes de muerte* 367
Algunos agentes infecciosos son aún más simples que los virus 367
Nadie sabe con certeza cómo se originaron estas partículas infecciosas 368
Estudio de caso otro vistazo *Agentes de muerte* 368

20 La diversidad de los protistas 370
Estudio de caso *El monstruo verde* 370

20.1 ¿Qué son los protistas? 371
La mayoría de los protistas son unicelulares 371
Los protistas se nutren de diversas formas 371
Los protistas emplean diversas formas de reproducción 373
Los protistas afectan a los seres humanos y otros organismos 373

20.2 ¿Cuáles son los principales grupos de protistas? 373
Los excavata carecen de mitocondrias 374
Los euglenozoa o euglenozoos tienen mitocondrias características 374
Los stramenopila incluyen organismos fotosintéticos y no fotosintéticos 375
Los alveolados incluyen parásitos, depredadores y fitoplancton 376
Estudio de caso continuación *El monstruo verde* 379
Los rhizaria tienen seudópodos delgados 379
Los amoebozoa o amebozoos habitan en ambientes acuáticos y terrestres 380
Las algas rojas habitan principalmente en los océanos tropicales de aguas transparentes 382
Las algas verdes habitan principalmente en estanques y lagos 382
Estudio de caso otro vistazo *El monstruo verde* 383

21 La diversidad de las plantas 385
Estudio de caso *La reina de los parásitos* 385

21.1 ¿Cuáles son las principales características de las plantas 386
Las plantas tienen embriones multicelulares dependientes 386
En las plantas se alternan las generaciones multicelulares haploides y diploides 386

21.2 ¿Cómo afectan las plantas a otros organismos? 386
Las plantas desempeñan una función ecológica fundamental 386
Las plantas satisfacen las necesidades de los seres humanos y deleitan sus sentidos 388

21.3 ¿Cuál es el origen evolutivo de las plantas? 388
Los ancestros de las plantas eran acuáticos 389
Estudio de caso continuación *La reina de los parásitos* 389

21.4 ¿Cómo se adaptaron las plantas a la vida en tierra firme? 389
El cuerpo de las plantas resiste la gravedad y la sequía 389
Los embriones de las plantas están protegidos, y algunas plantas tienen células sexuales que se dispersan en ausencia de agua 389

21.5 ¿Cuáles son los principales grupos de plantas? 389
Las plantas no vasculares carecen de estructuras de conducción 389
Las plantas vasculares tienen células conductoras que también brindan sostén 392
Las plantas vasculares sin semilla incluyen licopodios, las colas de caballo y los helechos 392
Las plantas con semilla reciben ayuda de dos adaptaciones importantes: el polen y las semillas 394
Las gimnospermas son plantas con semilla que carecen de flores 395
Las angiospermas son plantas con semillas y flores 398
Estudio de caso continuación *La reina de los parásitos* 400
Las plantas que evolucionaron más recientemente tienen gametofitos más pequeños 400
Estudio de caso otro vistazo *La reina de los parásitos* 401

22 La diversidad de los hongos 403
Estudio de caso *Hongos descomunales* 403

22.1 ¿Cuáles son las principales características de los hongos? 404
El cuerpo de los hongos se compone de filamentos 404
Los hongos obtienen sus nutrimentos de otros organismos 405
Los hongos se propagan a través esporas 405
La mayoría de los hongos pueden reproducirse tanto sexual como asexualmente 406

22.2 ¿Cuáles son los principales grupos de hongos 406
Los quitridiomicetos producen esporas natatorias 407
Los cigomicetos se reproducen formando esporas diploides 407
Los glomeromicetos se asocian con las raíces de las plantas 408
Los basidiomicetos producen estructuras reproductoras en forma de clava 409
Los ascomicetos forman esporas en una funda semejante a un saco 410
Estudio de caso continuación *Hongos descomunales* 411

22.3 ¿De qué manera interactúan los hongos con otras especies? 412
Los líquenes se componen de hongos que viven con algas o bacterias fotosintéticas 412
Las micorrizas son hongos asociados con las raíces de plantas 413

Los endófitos son hongos que viven dentro de los tallos y las hojas de las plantas 414
Algunos hongos son degradadores importantes 414

22.4 ¿Cómo afectan los hongos a los seres humanos? 414
Los hongos atacan plantas que son importantes para las personas 414
Estudio de caso continuación *Hongos descomunales* 414
Los hongos producen enfermedades humanas 415
Los hongos pueden producir toxinas 415
Muchos antibióticos se derivan de los hongos 416
Los hongos hacen importantes aportaciones a la gastronomía 416
Enlaces con la vida diaria *Recolecta cuidadosamente* 417
Estudio de caso otro vistazo *Hongos descomunales* 418

23 Diversidad animal I: invertebrados 420
Estudio de caso *La búsqueda de un monstruo marino* 420

23.1 ¿Cuáles son las principales características de los animales? 421

23.2 ¿Qué características anatómicas marcan puntos de bifurcación en el árbol evolutivo de los animales? 421
La carencia de tejidos distingue a las esponjas de los demás animales 421
Los animales con tejidos presentan simetría ya sea radial o bilateral 421
La mayoría de los animales bilaterales tienen cavidades corporales 423
Los organismos bilaterales se desarrollan en una de dos formas 423
Los protostomados comprenden dos líneas evolutivas distintas 424

23.3 ¿Cuáles son los principales fila de animales? 424
Las esponjas tienen un cuerpo simple 424
Los cnidarios son depredadores bien armados 426
Los ctenóforos se mueven por medio de cilios 429
Los gusanos planos pueden ser parasitarios o tener vida independiente 429
Los anélidos son gusanos segmentados 430
La mayoría de los moluscos tienen conchas 432
Guardián de la salud *Ayudantes de cirujanos* 434
Estudio de caso continuación *La búsqueda de un monstruo marino* 435
Los artrópodos son los animales más abundantes y diversificados 436
Los gusanos redondos abundan y en su mayoría pequeños 440
Los equinodermos tienen exoesqueleto de carbonato de calcio 441
Los cordados incluyen a los vertebrados 443
Estudio de caso otro vistazo *La búsqueda de un monstruo marino* 443

24 Diversidad animal II: vertebrados 446
Estudio de caso *Historia de un pez* 446

24.1 ¿Cuáles son las características distintivas de los cordados? 447
Todos los cordados comparten cuatro estructuras distintivas 447

24.2 ¿Cuáles clados constituyen a los cordados? 447
Los anfioxos son organismos marinos que se alimentan por filtración 447
Los tunicados incluyen las ascidias y sálpidos marinos 447
Los craneados tienen cráneo 448
Estudio de caso continuación *Historia de un pez* 451

24.3 ¿Cuáles son los principales grupos de vertebrados? 451
Algunas lampreas son parásitos de los peces 451
Los peces cartilaginosos son depredadores marinos 451

Los peces con aletas radiadas son los vertebrados más diversos 452
Los celacantos y los peces pulmonados tienen aletas lobuladas 453
Los anfibios tienen una doble vida 453
Los reptiles están adaptados para la vida en tierra firme 455
Guardián de la Tierra *Ranas en peligro* 456
Los mamíferos amamantan a su descendencia 459
Estudio de caso otro vistazo *Historia de un pez* 461

Unidad 4
Comportamiento y ecología 463

25 Comportamiento animal 464
Estudio de caso *Sexo y simetría* 464

25.1 ¿Cómo difieren los comportamientos innatos y aprendidos? 465
Los comportamientos innatos no requieren experiencia previa 465
Los comportamientos aprendidos se modifican con la experiencia 465
No hay una distinción clara entre los comportamientos innatos y los aprendidos 468

25.2 ¿Cómo se comunican los animales? 470
La comunicación visual es más efectiva a distancias cortas 470
La comunicación mediante sonidos es efectiva a través de distancias más largas 471
Los mensajes químicos persisten más tiempo pero son difíciles de variar 472
Enlaces con la vida diaria *Buscadores de minas* 472
La comunicación mediante contacto ayuda a establecer lazos sociales 473

25.3 ¿Cómo compiten los animales por los recursos? 473
El comportamiento agresivo ayuda a asegurar los recursos 473
Las jerarquías de domino ayudan a controlar las interacciones agresivas 474
Los animales pueden defender territorios que contienen recursos 475

25.4 ¿Cómo encuentran pareja los animales? 476
Las señales codifican el sexo, la especie y la calidad individual 477
Estudio de caso continuación *Sexo y simetría* 479

25.5 ¿Por qué juegan los animales? 479
Los animales juegan solos o con otros animales 479
El juego favorece el desarrollo del comportamiento 480

25.6 ¿Qué tipos de sociedades forman los animales? 480
La vida en grupo tiene ventajas y desventajas 480
La socialización varía entre las especies 481
La formación de grupos con parientes promueve la evolución del altruismo 481
Las abejas melíferas viven en sociedades con estructura rígida 481

Las ratas topo lampiñas forman una sociedad compleja de vertebrados 482

25.7 ¿La biología puede explicar el comportamiento humano? 483
El comportamiento de los recién nacidos tiene un gran componente innato 483
Los seres humanos jóvenes adquieren fácilmente el lenguaje 484
Los comportamientos compartidos por diversas culturas pueden ser innatos 484
Los seres humanos pueden responder a las feromonas 484
Estudio de caso continuación *Sexo y simetría* 485
Los estudios de gemelos revelan componentes genéticos del comportamiento 485
La investigación biológica del comportamiento humano es controvertida 485
Estudio de caso otro vistazo *Sexo y simetría* 485

26 Crecimiento y regulación poblacional 488

Estudio de caso *El misterio de la Isla de Pascua* 488

26.1 ¿Cómo cambia el tamaño de la población? 489
El tamaño de la población es resultado de fuerzas en oposición 489
El potencial biótico puede producir un crecimiento exponencial 490

26.2 ¿Cómo se regula el crecimiento poblacional? 492
El crecimiento exponencial ocurre sólo bajo condiciones especiales 492
Guardián de la salud *Los ciclos de auge y decadencia pueden traer malas noticias* 493
La resistencia ambiental limita el crecimiento poblacional 494
De cerca *Crecimiento poblacional logístico* 495
Estudio de caso continuación *El misterio de la Isla de Pascua* 495

26.3 ¿Cómo se distribuyen las poblaciones en el espacio y el tiempo? 499
Las poblaciones muestran diferentes distribuciones espaciales 499
La supervivencia en las poblaciones sigue tres patrones básicos 500

26.4 ¿Cómo cambia la población humana? 501
Los demógrafos rastrean los cambios en la población humana 501
La población humana sigue creciendo rápidamente 501
Una serie de avances ha aumentado la capacidad de la Tierra para sostener personas 502
Estudio de caso continuación *El misterio de la Isla de Pascua* 502
La transición demográfica explica las tendencias en el tamaño de la población 503
El crecimiento de la población mundial se distribuye de manera inequitativa 503

Guardián de la Tierra *¿Hemos excedido la capacidad de carga de la Tierra?* 504
La estructura etaria actual de una población predice su crecimiento futuro 505
La fertilidad en Europa está por debajo del nivel de reemplazo 506
La población estadounidense crece rápidamente 506
Estudio de caso otro vistazo *El misterio de la Isla de Pascua* 508

27 Interacciones de las comunidades 511

Estudio de caso *Mejillones intrusos* 511

27.1 ¿Por qué son importantes las interacciones de la comunidad? 512

27.2 ¿Cuál es la relación entre nicho ecológico y competencia? 512
El nicho ecológico define el lugar y la función de cada especie en su ecosistema 512
Hay competencia cuando dos organismos tratan de aprovechar los mismos recursos limitados 513
Las adaptaciones reducen la superposición o traslape de los nichos ecológicos entre especies coexistentes 513
La competencia interespecífica puede reducir el tamaño de la población y la distribución de cada especie 514
La competencia dentro de una especie es un factor importante que controla el tamaño de la población 514
Estudio de caso continuación *Mejillones intrusos* 514

27.3 ¿Cuáles son los resultados de las interacciones entre depredadores y sus presas? 514
Las interacciones depredador-presa dan forma a adaptaciones evolutivas 515
Estudio de caso continuación *Mejillones intrusos* 515
Guardián de la Tierra *Las especies invasoras trastornan las interacciones en las comunidades* 520

27.4 ¿Qué es parasitismo? 521
Investigación científica *Un parásito hace que las hormigas mora sean atractivas para las aves* 522
Los parásitos y sus huéspedes actúan como agentes de selección natural mutua 522

27.5 ¿Qué es mutualismo? 522

27.6 ¿Cómo influyen las especies clave en la estructura comunitaria? 523

27.7 Sucesión: ¿cómo es que las interacciones en las comunidades producen cambios con el tiempo? 524
Existen dos formas principales de sucesión: primaria y secundaria 524
La sucesión culmina en una comunidad clímax 527
Algunos ecosistemas se mantienen en etapa de subclímax 528
Las comunidades clímax crean los biomasas de la Tierra 528
Estudio de caso otro vistazo *Mejillones intrusos* 529

28 ¿Cómo funcionan los ecosistemas? 532

Estudio de caso *Peces moribundos alimentan un ecosistema* 532

28.1 ¿Cómo se mueven la energía y los nutrimentos a lo largo de los ecosistemas? 533

28.2 ¿Cómo fluye la energía a lo largo de los ecosistemas? 533
La energía entra a las comunidades por vía de la fotosíntesis 533
La energía se transmite de un nivel trófico a otro 535
La producción primaria neta es una medida de la energía almacenada en los productores 535
Las cadenas y redes tróficas describen las relaciones de alimentación dentro de las comunidades 535

Los detritófagos y los saprófitos liberan nutrimentos para su reutilización 537
La transferencia de energía a través de los niveles tróficos es ineficiente 538
Estudio de caso continuación *Peces moribundos alimentan un ecosistema* 538
Guardián de la salud *Las cadenas tróficas amplifican las sustancias tóxicas* 539

28.3 ¿Cómo circulan los nutrimentos dentro y entre ecosistemas? 540
El ciclo hidrológico tiene su principal depósito en los océanos 540
El ciclo del carbono tiene sus principales depósitos en la atmósfera y los océanos 541
El ciclo del nitrógeno tiene su principal depósito en la atmósfera 542
Estudio de caso continuación *Peces moribundos alimentan un ecosistema* 543
El ciclo del fósforo tiene su principal depósito en las rocas 543

28.4 ¿Qué ocurre cuando los seres humanos desestabilizan los ciclos de los nutrimentos? 544
Sobrecargar los ciclos del nitrógeno y del fósforo daña los ecosistemas acuáticos 544
Sobrecargar los ciclos del azufre y del nitrógeno causa deposición ácida 545
Interferir en el ciclo del carbono contribuye al calentamiento global 545
Guardián de la Tierra *Los polos en peligro* 549
Estudio de caso otro vistazo *Peces moribundos alimentan un ecosistema* 550

29 Diversos ecosistemas de la Tierra 553

Estudio de caso *Aves y granos* 553

29.1 ¿Qué factores influyen en el clima de la Tierra? 554
El Sol determina el clima y el estado del tiempo 554
Las características físicas de la Tierra también influyen en el clima 554
Guardián de la Tierra *El agujero en la capa de ozono. Una perforación en nuestro escudo protector* 555

29.2 ¿Qué condiciones requiere la vida? 557

29.3 ¿Cómo se distribuye la vida en la Tierra? 558
Los biomas terrestres sostienen comunidades vegetales características 558
Estudio de caso continuación *Aves y granos* 561
La precipitación pluvial y la temperatura limitan la vida vegetal de un bioma 568

29.4 ¿Cómo se distribuye la vida en el agua? 569
Los ecosistemas de agua dulce incluyen lagos, ríos y humedales 569
Los ecosistemas marinos cubren gran parte de la Tierra 572
Estudio de caso continuación *Aves y granos* 575
Estudio de caso otro vistazo *Aves y granos* 577

30 Conservación de la biodiversidad de la Tierra 581

Estudio de caso *La migración de las mariposas monarca* 581

30.1 ¿Qué es la biología de la conservación? 582

30.2 ¿Por qué es importante la biodiversidad? 582
Servicios de los ecosistemas: usos prácticos de la biodiversidad 582
La economía ecológica reconoce el valor monetario de los servicios de los ecosistemas 584
Guardián de la Tierra *Restauración de los Everglades* 585

30.3 ¿Disminuye la biodiversidad de la Tierra? 586
La extinción es un proceso natural, pero las tasas se elevan de manera dramática 586

30.4 ¿Cuáles son las principales amenazas para la biodiversidad? 587
La humanidad agota el capital ecológico de la Tierra 587
Las actividades de los seres humanos amenazan directamente la biodiversidad 587
Estudio de caso continuación *La migración de las mariposas monarca* 588
Guardián de la Tierra *Salvar a las tortugas marinas* 589

30.5 ¿Cómo puede la biología de la conservación ayudar a preservar la biodiversidad? 591
Conservación de los ecosistemas silvestres 592
Guardián de la Tierra *Restauración de un depredador clave* 594

30.6 ¿Por qué la sustentabilidad es la clave para la conservación? 595
El desarrollo sustentable promueve el bienestar ecológico y humano a largo plazo 595
Las reservas de la biosfera ofrecen modelos para la conservación y el desarrollo sustentable 595
Estudio de caso continuación *La migración de las mariposas monarca* 595
La agricultura sustentable preserva la productividad con un impacto reducido sobre las comunidades naturales 596
El futuro está en tus manos 597
Enlaces con la vida diaria *¿Qué pueden hacer los individuos?* 599
Estudio de caso otro vistazo *La migración de las mariposas monarca* 600

Unidad 5
Anatomía y fisiología animal 603

31 La homeostasis y la organización del cuerpo animal 604

Estudio de caso *Exceso de calor* 604

31.1 Homeostasis: ¿cómo regulan los animales su ambiente interno? 605
El ambiente interno se mantiene en un estado de constancia dinámica 605
Los animales varían en cuanto a sus capacidades homeostáticas 605
Los sistemas de retroalimentación regulan las condiciones internas 606
Estudio de caso continuación *Exceso de calor* 608

31.2 ¿Cómo está organizado el cuerpo animal? 608
Los tejidos animales se componen de células semejantes que realizan una función específica 608
Estudio de caso continuación *Exceso de calor* 612
Los órganos tienen dos o más tipos de tejidos que interactúan 614
Los sistemas de órganos constan de dos o más órganos en interacción 615
Estudio de caso otro vistazo *Exceso de calor* 615

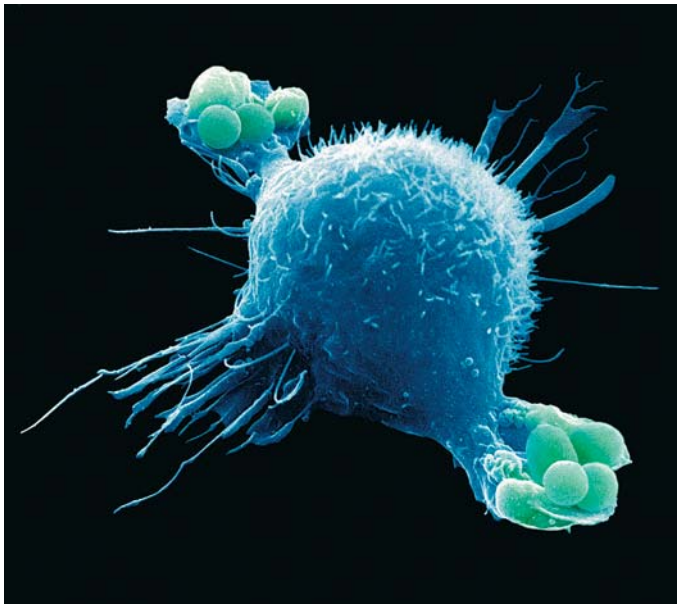
32 Circulación 619

Estudio de caso *Correr con el corazón* 619

32.1 ¿Cuáles son las principales características y funciones de los sistemas circulatorios? 620
En los animales hay dos tipos de sistemas circulatorios 620
El sistema circulatorio de los vertebrados tiene diversas funciones 621

32.2 ¿Cómo funciona el corazón de los vertebrados? 622
En la evolución de los vertebrados aumentó la complejidad y eficiencia del corazón 622
Los corazones de cuatro cavidades constan de dos bombas separadas 622
Estudio de caso continuación *Correr con el corazón* 623
Las válvulas mantienen la dirección del flujo sanguíneo 623
El músculo cardiaco sólo está presente en el corazón 623
Las contracciones coordinadas de las aurículas y los ventrículos producen el ciclo cardiaco 623
Los impulsos eléctricos coordinan la secuencia de las contracciones de las cavidades cardiacas 624
El sistema nervioso y las hormonas influyen en la frecuencia cardiaca 626

32.3 ¿Qué es la sangre? 626
Estudio de caso continuación *Correr con el corazón* 626
El plasma es principalmente agua en la que se disuelven proteínas, sales, nutrimentos y desechos 626
Los componentes sanguíneos basados en las células se forman en la médula ósea 627
Los glóbulos rojos transportan oxígeno de los pulmones a los tejidos 627
Estudio de caso continuación *Correr con el corazón* 628
Los glóbulos blancos defienden al cuerpo contra enfermedades 628



Las plaquetas son fragmentos celulares que ayudan en la coagulación sanguínea 629

32.4 ¿Cuáles son los tipos y funciones de los vasos sanguíneos? 629
Las arterias y arteriolas transportan la sangre fuera del corazón 630
Los capilares permiten el intercambio de nutrimentos y desechos 630
Guardián de la salud *¿Cómo reparar corazones enfermos?* 632
Las venas y vénulas transportan la sangre de regreso al corazón 634
Las arteriolas controlan la distribución del flujo sanguíneo 634

32.5 ¿Cómo trabaja el sistema linfático con el sistema circulatorio? 635
Los vasos linfáticos se parecen a los capilares y las venas del sistema circulatorio 635
El sistema linfático regresa el líquido extracelular a la sangre 635
El sistema linfático transporta las grasas del intestino delgado a la sangre 637
Los órganos linfáticos defienden al organismo y filtran la sangre 637
Estudio de caso otro vistazo *Correr con el corazón* 637

33 Respiración 640

Estudio de caso *Vidas entre humo* 640

33.1 ¿A qué se debe el intercambio de gases? 641

33.2 ¿Cuáles son algunas adaptaciones evolutivas para el intercambio de gases? 641
Algunos animales que habitan en ambientes húmedos carecen de estructuras respiratorias especializadas 641
Los aparatos respiratorios facilitan el intercambio de gases por difusión 642
Las branquias facilitan el intercambio de gases en los ambientes acuáticos 642
Los animales terrestres tienen estructuras respiratorias internas 643

33.3 ¿Cómo funciona el aparato respiratorio en los seres humanos? 645
La parte conductora del aparato respiratorio transporta aire a los pulmones 645
De cerca *Las branquias y los gases, un intercambio a contracorriente* 646
El intercambio de gases ocurre en los alveolos 647
El oxígeno y el dióxido de carbono se transportan a la sangre mediante distintos mecanismos 648
Guardián de la salud *Fumar, una decisión de vida y respiración* 649
Estudio de caso continuación *Vidas entre humo* 650
Estudio de caso continuación *Vidas entre humo* 651
El aire se inhala en forma activa y se exhala de manera pasiva 651
El centro respiratorio del cerebro controla la frecuencia respiratoria 632
Estudio de caso otro vistazo *Vidas entre humo* 653

34 Nutrición y digestión 655

Estudio de caso *Adelgazar hasta morir?* 655

34.1 ¿Qué nutrimentos necesitan los animales? 656
Casi toda la energía se obtiene de los carbohidratos y los lípidos 656
Estudio de caso continuación *Adelgazar hasta morir?* 657
Los nutrimentos esenciales proporcionan materias primas 657
Cerca de 60% del cuerpo humano es agua 660
Las guías nutricionales ayudan a la gente a obtener una dieta balanceada 660

34.2 ¿Cómo ocurre la digestión? 661
En las esponjas, la digestión se produce en células individuales 661
El aparato digestivo más simple es una cavidad con una abertura 661
Casi todos los animales tienen sistemas digestivos tubulares con compartimentos especializados 662
Especializaciones digestivas de los vertebrados 662

34.3 ¿Cómo digieren los humanos el alimento? 665
La digestión mecánica y química comienza en la boca 665
El esófago conduce los alimentos al estómago, donde continúa la digestión mecánica y química 666
Estudio de caso continuación *¿Adelgazar hasta morir?* 668
Casi toda la digestión química ocurre en el intestino delgado 668
Investigación científica *El vínculo entre las bacterias y la úlcera* 669
Casi toda la absorción ocurre en el intestino delgado 669
Guardián de la salud *¿Comer hasta morir?* 671
En el intestino grueso se absorbe el agua y se forman las heces 672
El sistema nervioso y las hormonas controlan la digestión 672
Estudio de caso otro vistazo *Adelgazar hasta morir?* 673

35 El sistema urinario 676
Estudio de caso *Cadena de favores* 676

35.1 ¿Cuáles son las funciones básicas de los sistemas urinarios? 677

35.2 ¿Cuáles son algunos ejemplos de sistemas excretores de invertebrados? 677
Los protonefridios filtran el líquido extracelular en los gusanos planos 677
Los túbulos de Malpighi filtran la hemolinfa de los insectos 678
Los nefridios filtran el líquido extracelular en las lombrices de tierra 678

35.3 ¿Cuáles son las funciones del sistema urinario de los seres humanos? 678
Los riñones de los seres humanos y otros mamíferos desempeñan diversas funciones homeostáticas 678
La urea es un producto de desecho de la digestión de las proteínas 679

35.4 ¿Cuáles son las estructuras del sistema urinario de los seres humanos? 679
La estructura del riñón apoya su función de producir orina 680
El suministro de sangre del riñón le permite ajustar la composición de la sangre 681
Guardián de la salud *Cuando los riñones colapsan* 681

35.5 ¿Cómo se forma y se concentra la orina? 682
La orina se forma en el glomérulo y el túbulo de cada nefrona 682
El asa de Henle crea un gradiente de concentración extracelular en la médula renal 683
Estudio de caso continuación *Cadena de favores* 683

35.6 ¿De qué manera los riñones de los vertebrados ayudan a mantener la homeostasis? 683
Los riñones regulan la osmolaridad de la sangre 683
De cerca *La nefrona y la formación de orina* 684
Los riñones liberan sustancias que ayudan a regular la presión arterial y los niveles de oxígeno 686
Los riñones de los vertebrados están adaptados a diversos ambientes 686
Estudio de caso continuación *Cadena de favores* 687
Estudio de caso otro vistazo *Cadena de favores* 688

36 Las defensas contra las enfermedades 691
Estudio de caso *Bacterias "come carne"* 691

36.1 ¿Cuáles son los mecanismos de defensa contra las enfermedades? 692
Los animales vertebrados tienen tres líneas principales de defensa 693
Los animales invertebrados poseen las dos primeras líneas de defensa 693

36.2 ¿Cómo funcionan las defensas no específicas? 694
La piel y las membranas mucosas forman barreras externas contra la invasión 694
La respuesta inmunitaria innata combate a los microbios invasores 695
Estudio de caso continuación *Bacterias "come carne"* 695

36.3 ¿Cuáles son los componentes clave del sistema inmunitario de adaptación? 697
El sistema inmunitario de adaptación consta de células y moléculas dispersas en todo el cuerpo 697

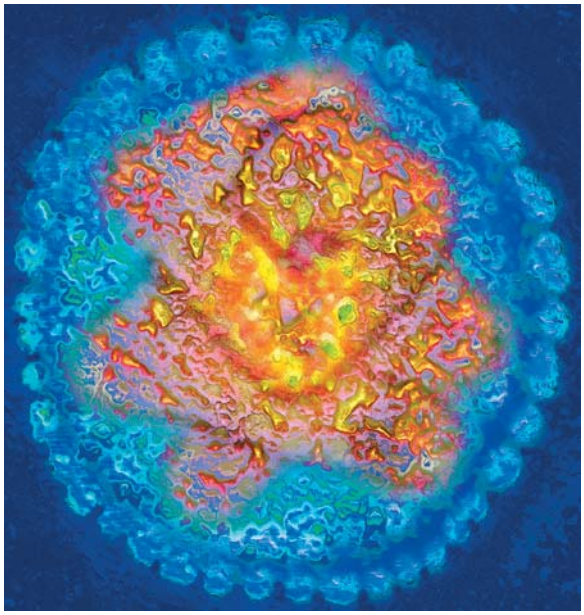
36.4 ¿Cómo identifica el sistema inmunitario de adaptación a los invasores? 698
El sistema inmunitario de adaptación identifica las complejas moléculas de los invasores 698
Los anticuerpos y receptores de linfocitos T identifican y se adhieren a antígenos extraños 698
El sistema inmunitario puede identificar a millones de antígenos diferentes 699
El sistema inmunitario distingue lo propio de lo extraño 701

36.5 ¿Cómo ataca el sistema inmunitario de adaptación? 701
Una respuesta inmunitaria tarda en desarrollarse 701
Los anticuerpos disueltos en la sangre producen la inmunidad humoral 701
Estudio de caso continuación *Bacterias "come carne"* 703
Los linfocitos T citotóxicos producen la inmunidad mediada por células 703
Los linfocitos T auxiliares mejoran la respuesta inmunitaria humoral y la mediada por células 703

36.6 ¿Cómo recuerda sus victorias previas el sistema inmunitario de adaptación? 703

36.7 ¿Cómo logra la atención médica mejorar la respuesta inmunitaria? 705
Los antibióticos disminuyen la producción microbiana 705
Las vacunas estimulan el desarrollo de células de memoria y una futura inmunidad contra enfermedades 705

36.8 ¿Qué pasa cuando no funciona correctamente el sistema inmunitario? 705



Las alergias son respuestas inmunitarias mal dirigidas 705
Guardián de la salud *Virus gripales exóticos* 706
Investigación científica *El descubrimiento de las vacunas* 707
Una enfermedad autoinmune es una respuesta inmunitaria contra las moléculas del mismo cuerpo 707
Las enfermedades de deficiencia inmune ocurren cuando el cuerpo no puede establecer una respuesta inmunitaria eficaz 708

36.9 ¿Cómo combate el cáncer al sistema inmunitario? 709
El sistema inmunitario identifica a casi todas las células cancerosas como extrañas 709
La vacunación puede prevenir algunos tipos de cáncer 709
Quizá algún día las vacunas ayuden a curar el cáncer 710
La mayoría de los tratamientos médicos para el cáncer dependen de eliminar selectivamente las células cancerosas 710
Estudio de caso otro vistazo *Bacterias "come carne"* 710

37 Control químico del cuerpo de los animales: el sistema endocrino 713
Estudio de caso *Esteroides anabólicos: ¿el oro de los tontos?* 713

37.1 ¿Cómo se comunican las células en los animales? 714
Las hormonas locales se extienden a las células blanco cercanas 715
El sistema circulatorio transporta a las hormonas endocrinas hacia las células blanco en el cuerpo 715

37.2 ¿Cómo funcionan las hormonas en los animales? 715
Las hormonas actúan al unirse a los receptores localizados en el exterior o interior de las células blanco 716
Estudio de caso continuación *Esteroides anabólicos: ¿el oro de los tontos?* 717
La liberación de hormonas es regulada por mecanismos de retroalimentación 718
A menudo las hormonas endocrinas de vertebrados e invertebrados tienen mecanismos de acción similares 718

37.3 ¿Cuáles son las estructuras y las funciones del sistema endocrino de los mamíferos 719
Las hormonas del hipotálamo y la glándula hipófisis regulan muchas funciones en todo el cuerpo 721
Las glándulas tiroides y paratiroides influyen en el metabolismo y los niveles de calcio 722
El páncreas tiene funciones digestivas y endocrinas 725
Los órganos sexuales producen tanto gametos como hormonas sexuales 726
Estudio de caso continuación *Esteroides anabólicos: ¿el oro de los tontos?* 726
Guardián de la salud *Más cerca de una cura para la diabetes* 727
Las glándulas adrenales secretan hormonas que regulan el metabolismo y las respuestas al estrés 727
Guardián de la Tierra *Decepción endocrina* 728
La glándula pineal, el timo, los riñones, el corazón, el tracto digestivo y los adipocitos también producen hormonas 729
Estudio de caso otro vistazo *Esteroides anabólicos: ¿el oro de los tontos?* 730

38 El sistema nervioso 733
Estudio de caso *¿Cómo te amo?* 733

38.1 ¿Cuáles son las estructuras y las funciones de las células nerviosas? 734
Las funciones de una neurona se localizan en partes separadas de la célula 734

38.2 ¿De qué manera las neuronas producen y transmiten la información? 735
Las señales eléctricas transportan la información dentro de una sola neurona 736
Las neuronas utilizan sustancias químicas para comunicarse entre sí en las sinapsis 737
De cerca *Las señales eléctricas en las neuronas* 738
De cerca *La transmisión sináptica* 740
Estudio de caso continuación *¿Cómo te amo?* 741

38.3 ¿Cómo procesan la información los sistemas nerviosos? 741
El flujo de información en el sistema nervioso requiere cuatro operaciones básicas 741

38.4 ¿Cómo están organizados los sistemas nerviosos? 742
Los sistemas nerviosos complejos están centralizados 742

38.5 ¿Cuáles son las estructuras y funciones del sistema nervioso en los seres humanos? 743
El sistema nervioso periférico une al sistema nervioso central con el resto del cuerpo 743
El sistema nervioso central está conformado por la médula espinal y el cerebro 744
La médula espinal controla muchos reflejos y conduce la información hacia y desde el cerebro 744
El encéfalo se conforma de varias estructuras que realizan funciones específicas 747
Guardián de la salud *Drogas, neurotransmisores y adicción* 750
Estudio de caso continuación *¿Cómo te amo?* 752
El "hemisferio izquierdo" y el "hemisferio derecho" del cerebro se especializan en distintas funciones 752
El aprendizaje y la memoria implican cambios bioquímicos y estructurales en partes específicas del cerebro 753
Investigación científica *Neuroimagenología: observando al cerebro en acción* 754
Estudio de caso otro vistazo *¿Cómo te amo?* 755

39 Los sentidos 758

Estudio de caso *Oídos biónicos* 758

39.1 ¿Cómo percibe el sistema nervioso el entorno? 759
Los sentidos informan al cerebro acerca la naturaleza e intensidad de los estímulos ambientales 759

Estudio de caso continuación *Oídos biónicos* 759
Muchos receptores sensoriales están rodeados de estructuras accesorias 761

39.2 ¿Cómo se detectan los estímulos mecánicos? 761

39.3 ¿Cómo detecta el oído el sonido? 762
El oído convierte las ondas sonoras en señales eléctricas 762
El aparato vestibular detecta la gravedad y el movimiento 764

39.4 ¿Cómo detectan los ojos la luz? 765
Los ojos compuestos de los artrópodos producen una imagen de mosaico 765
El ojo de los mamíferos recopila y enfoca la luz, y la convierte en señales eléctricas 765

39.5 ¿Cómo se perciben las sustancias químicas? 768
Los receptores olfatorios detectan las sustancias químicas en el aire 768
Los receptores del gusto detectan las sustancias químicas disueltas en los líquidos 769

39.6 ¿Cómo se percibe el dolor? 769
Muchos tipos de estímulos dañinos se perciben como dolor 770
Estudio de caso otro vistazo *Oídos biónicos* 770

40 Acción y sostén: músculos y esqueleto 774

Estudio de caso *Músculos de oro* 774

40.1 ¿Cómo funcionan juntos los músculos y el esqueleto para proporcionar el movimiento? 775
El reino animal tiene tres tipos de sistemas coordinados de esqueleto y músculo 775

40.2 ¿Cuáles son las estructuras de los músculos de los animales vertebrados? 777
Los músculos esqueléticos tienen estructuras repetitivas muy organizadas 778

Estudio de caso continuación *Músculos de oro* 778

40.3 ¿Cómo se contraen los músculos esqueléticos? 779
Las fibras musculares se contraen por medio de interacciones entre filamentos delgados y gruesos 779
El sistema nervioso controla la contracción de los músculos esqueléticos 781
Las fibras musculares están especializadas para distintos tipos de actividad 783

Estudio de caso continuación *Músculos de oro* 783

40.4 ¿En qué difieren los músculos cardiaco y liso del músculo esquelético? 783
El músculo cardiaco acciona el corazón 783
El músculo liso produce contracciones lentas e involuntarias 783

40.5 ¿Cuáles son las funciones y las estructuras del esqueleto de los vertebrados? 783
El esqueleto de los vertebrados se compone de cartílagos, huesos y ligamentos 785

Guardián de la salud *Osteoporosis: cuando los huesos se vuelven frágiles* 787

40.6 ¿Cómo mueven los músculos el esqueleto de un vertebrado? 787

Estudio de caso otro vistazo *Músculos de oro* 789

41 Reproducción animal 792

Estudio de caso *Crianza de un rinoceronte* 792

41.1 ¿Cómo se reproducen los animales? 793
En la reproducción asexual, un organismo se reproduce solo 793
La reproducción sexual requiere de la unión del espermatozoide y el óvulo 794

41.2 ¿Cuáles son las estructuras y las funciones del aparato reproductor en los seres humanos? 796
La capacidad para reproducirse empieza en la pubertad 796

Estudio de caso continuación *Crianza de un rinoceronte* 796
El aparato reproductor masculino incluye los testículos y las estructuras auxiliares 796
El aparato reproductor femenino incluye los ovarios y estructuras auxiliares 799
Las interacciones hormonales controlan el ciclo menstrual 801

Estudio de caso continuación *Crianza de un rinoceronte* 802
Durante la copulación, los espermatozoides son depositados en la vagina 803

Guardián de la salud *Infecciones de transmisión sexual* 804
Durante la fecundación, los núcleos del espermatozoide y el óvulo se fusionan 804

41.3 ¿De qué manera la gente puede limitar la fecundidad? 806
La esterilización ofrece una anticoncepción permanente 806

Guardián de la salud *Reproducción de alta tecnología* 807
Los métodos temporales para el control de la natalidad son fácilmente revertibles 808

Estudio de caso otro vistazo *Crianza un rinoceronte* 810

42 Desarrollo animal 813

Estudio de caso *Los rostros del síndrome de alcoholismo fetal* 813

42.1 ¿Cuáles son los principios del desarrollo animal? 814

42.2 ¿En qué se diferencian el desarrollo indirecto y el directo? 814
Durante el desarrollo indirecto, los animales sufren un cambio radical en la forma de su cuerpo 814
Los animales recién nacidos que tienen un desarrollo directo parecen adultos en miniatura 815

42.3 ¿Cómo ocurre el desarrollo animal? 815
La segmentación del cigoto inicia el desarrollo 815
La gastrulación forma tres capas de tejido 815

Las estructuras adultas se desarrollan durante la organogénesis 816
El desarrollo en reptiles y mamíferos depende de las membranas extraembrionarias 817

42.4 ¿Cómo se controla el desarrollo? 818
Las moléculas posicionadas en el huevo y producidas por las células cercanas controlan la expresión genética durante el desarrollo embrionario 818
Investigación científica *Descubrimiento de los mecanismos del desarrollo animal* 820

42.5 ¿Cómo se desarrollan los seres humanos? 822
La diferenciación y el crecimiento son rápidos durante los primeros dos meses 822
El crecimiento y el desarrollo continúan durante los últimos siete meses 824
La placenta intercambia materiales entre la madre y el embrión 824
Guardián de la salud *La promesa de las células madre* 826
La placenta secreta hormonas esenciales para el embarazo 826
Estudio de caso continuación *Los rostros del síndrome de alcoholismo fetal* 826
El embarazo culmina en el trabajo de parto y el alumbramiento 827
Guardián de la salud *La placenta: ¿barrera o puerta abierta?* 829
La secreción de la leche es estimulada por las hormonas del embarazo 830

42.6 ¿El envejecimiento es la etapa final del desarrollo humano? 830
Estudio de caso otro vistazo *Los rostros del síndrome de alcoholismo fetal* 831

Unidad 6
Anatomía y fisiología de las plantas 835

43 Anatomía de las plantas y transporte de nutrimentos 836
Estudio de caso *¿Por qué las hojas cambian de color en el otoño?* 836

43.1 ¿Qué desafíos enfrenta la vida en la Tierra? 837

43.2 ¿Cómo está organizado el cuerpo de las plantas? 837
Las plantas con flores se dividen en dos grupos 839

43.3 ¿Cómo crecen las plantas? 839
Durante el crecimiento de la planta, las células meristemáticas dan lugar a células diferenciadas 839

43.4 ¿Cuáles son los tipos de tejidos y células de las plantas? 840
El sistema de tejido dérmico cubre el cuerpo de la planta 841
El sistema de tejido fundamental comprende la mayor parte del cuerpo de las plantas jóvenes 841
El sistema de tejido vascular transporta agua y nutrimentos 842

43.5 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de las hojas? 843
La epidermis regula el movimiento de los gases dentro y fuera de la hoja 844
La fotosíntesis se realiza en las células mesofílicas 844
Las nervaduras transportan agua y nutrimentos a toda la planta 844
Estudio de caso continuación *¿Por qué las hojas cambian de color en el otoño?* 844
Muchas plantas producen hojas especializadas 844

43.6 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de los tallos? 845
Las estructuras superficiales del tallo 845
La organización interna del tallo 847
El crecimiento secundario produce tallos más gruesos y fuertes 847
Muchas plantas producen tallos o ramas especializados 848

43.7 ¿Cuáles son la estructuras y funciones de las raíces? 849
La cofía radicular protege el meristemo apical 850
La epidermis de la raíz es permeable al agua y a los minerales 850
La corteza almacena alimento y controla la absorción de agua y minerales en la raíz 851
El cilindro vascular contiene tejidos conductores y forma raíces ramificadas 851
Las raíces pueden experimentar un crecimiento secundario 851

43.8 ¿Cómo adquieren las plantas los nutrimentos? 852
Las raíces transportan minerales del suelo al xilema del cilindro vascular 852
Las raíces absorben el agua del suelo por ósmosis 854
Las relaciones simbióticas ayudan a las plantas a obtener nutrimentos 854

43.9 ¿Cómo transportan las plantas el agua y los minerales de las raíces a las hojas? 855
El movimiento del agua en el xilema se explica por la teoría de la cohesión-tensión 855
Los minerales se mueven hacia arriba en el xilema disueltos en agua 856
Los estomas controlan el índice de la transpiración 857
Guardián de la Tierra *Los sorprendentes impactos de las selvas tropicales sobre el clima y su propio crecimiento* 858

43.10 ¿Cómo transportan las plantas a los carbohidratos? 860
La teoría de flujo-presión explica el movimiento de los carbohidratos en el floema 861
Estudio de caso otro vistazo *¿Por qué las hojas cambian de color en el otoño?* 862

44 Reproducción y desarrollo de las plantas 865
Estudio de caso *A algunos les agradan calientes ¡y malolientes!* 865

44.1 ¿Cómo se reproducen las plantas? 866
El ciclo sexual de las plantas alterna etapas diploides y haploides 866

44.2 ¿Cuál es la función y la estructura de la flor? 868
Las flores son las estructuras reproductivas de las angiospermas 868
Guardián de la salud *¿Eres alérgico al polen?* 869
El grano de polen es el gametofito masculino 870
Estudio de caso continuación *A algunos les agradan calientes ¡y malolientes!* 871
El gametofito femenino se forma dentro del óvulo 871
La polinización de la flor conduce a la fecundación 871

44.3 ¿Cómo se desarrollan los frutos y las semillas? 873
El fruto se desarrolla del ovario 873
La semilla se desarrolla del óvulo 873
Guardián de la Tierra *Polinizadores, diseminadores de semilla y arreglo del ecosistema* 874

44.4 ¿Cómo germinan y crecen las semillas? 875
El periodo de latencia de la semilla ayuda a asegurar la germinación en un momento apropiado 875
Durante la germinación, la semilla emerge primero, seguida del brote 877

44.5 ¿En qué forma interactúan las plantas y sus polinizadores ¿ 877
Algunas flores proporcionan alimento para los polinizadores 877
Estudio de caso continuación *A algunos les agradan calientes ¡y malolientes!* 878
Algunas flores son señuelos para el apareamiento 879
Algunas flores proporcionan cuneros para los polinizadores 879

44.6 ¿Cómo ayudan los frutos a diseminar las semillas? 880
Los frutos explosivos disparan las semillas 880
Los frutos de peso ligero suelen transportarse por medio del viento 880
Los frutos flotantes permiten la diseminación en el agua 880
Los animales diseminan los frutos pegajosos o comestibles 880
Estudio de caso otro vistazo *A algunos les agradan calientes ¡y malolientes!* 882

45 Respuestas de las plantas al medio ambiente 885

Estudio de caso *Plantas depredadoras* 885

45.1 ¿Cuáles son algunas de las principales hormonas de las plantas? 886

45.2 ¿Cómo regulan las hormonas los ciclos de vida de las plantas? 887
El ciclo de vida de las plantas comienza con una semilla 887
La auxina controla la orientación de los brotes 888
Guardián de la Tierra *Donde hay humo, hay germinación* 888
Investigación científica *¿Cómo se descubrieron las hormonas de las plantas?* 890
La planta en crecimiento responde a las presiones del ambiente 891
La auxina y la citocinina controlan las ramificaciones del tallo y la raíz 891
Las plantas detectan y responden a la luz y la oscuridad 893
Las hormonas coordinan el desarrollo de semillas y frutos 895
La senescencia y el estado latente preparan a la planta para el invierno 895

45.3 ¿Cómo se comunican las plantas y cómo atrapan a sus presas? 896
Las plantas pueden convocar a insectos "guardaespaldas" cuando son presas de un ataque 896
Estudio de caso continuación *Plantas depredadoras* 897
Las plantas se defienden cuando perciben un ataque 897
Las plantas heridas advierten a sus vecinas 897
Las plantas sensitivas reaccionan al tacto 897
Las plantas carnívoras rocío de sol y utricularia responden con rapidez ante sus presas 898
Estudio de caso otro vistazo *Plantas depredadoras* 898

Apéndice I:
Vocabulario de biología: raíces, sufijos y prefijos de uso común 901

Apéndice II:
Tabla periódica de los elementos 904

Apéndice III:
Conversiones del sistema métrico 905

Apéndice IV:
Clasificación de los principales grupos de eucariontes 906

Glosario 907

Respuestas a preguntas selectas 936

Créditos fotográficos 947

Índice analítico 952

Prefacio

En la actualidad, diversos temas bombardean a los estudiantes, como: calentamiento de la atmósfera, biocombustibles, cultivos agrícolas producidos mediante bioingeniería, usos médicos de las células madre, posibles pandemias de gripe y las condiciones difíciles de los osos polares y los osos pandas. Internet los conecta casi instantáneamente a un cúmulo de información confiable, pero también a oleadas de falsedades y exageraciones. Las preocupaciones que circulan en este mundo cada vez más interconectado son reales y urgentes y están interrelacionadas entre sí. Las sociedades con cultura científica nunca habían sido más importantes para el futuro de la humanidad. Como educadores, nos sentimos empequeñecidos ante este poderoso desafío. Como autores, tenemos la esperanza de que con esta novena edición de *Biología: la vida en la Tierra, con fisiología*, podamos ayudar a los estudiantes de introducción a la biología en el camino de la adquisición de conocimientos.

La cultura científica requiere una base de conocimientos factuales que sea un marco cognoscitivo sólido y exacto en el que se pueda integrar la información. Sin embargo, lo más importante es que proporciona a las personas las herramientas mentales necesarias para aplicar esos conocimientos en situaciones siempre cambiantes. Un individuo con cultura científica entiende las relaciones entre los conceptos y la necesidad de integrar información de muchos campos antes de llegar a una conclusión. Los ciudadanos con cultura científica captan y evalúan fácilmente la nueva información en la prensa y pueden tomar decisiones importantes en el ámbito de la política, lo mismo que en su vida personal.

En esta nueva edición, nos esforzamos por:

- Presentar la información del ámbito de la biología de tal manera que se refuerce la cultura científica de los estudiantes.
- Inspirar a los estudiantes a maravillarse del mundo natural y del papel que juegan en él, lo cual favorecerá una vida de estudio y descubrimiento.
- Enseñar a los estudiantes a pensar acerca de la naturaleza de la ciencia, y reconocer la importancia de lo que aprenden para su vida diaria y en su mundo de cambios acelerados.

BIOLOGÍA: LA VIDA EN LA TIERRA NOVENA EDICIÓN

... sigue una organización clara y uniforme

En cada capítulo, los lectores encontrarán auxiliares para estudiar los temas cubiertos:

- Los capítulos inician con un apartado llamado "De un vistazo", en el cual se presentan las principales secciones y ensayos. Los lectores pueden conocer de una ojeada de qué trata el capítulo y cuál es la organización y relación de los capítulos. Los maestros pueden asignar fácilmente los temas más relevantes de los capítulos (y los alumnos pueden localizarlos).
- Las principales secciones se introducen como preguntas para alentar las reflexiones sobre el material que sigue, mientras que los encabezados menores son enunciados breves que se refieren a un contenido más específico. Un objetivo importante de esta organización es presentar a la biología como una jerarquía de conceptos estrechamente relacionados, más que como un compendio de temas independientes.
- Un "Resumen de conceptos clave" reúne las ideas importantes a partir de los encabezados del capítulo, para que estudiantes y profesores lo repasen con eficacia.

... atrae y motiva a los estudiantes

No puede imponerse una cultura científica a los estudiantes, sino que éstos deben participar para adquirir la información y las destrezas necesarias. Para sentirse motivados a ello, primero deben entender que la biología se refiere a su propia vida. Uno de los propósitos principales de los maestros de biología es ampliar la percepción de los estudiantes acerca de lo que es importante en su existencia. Por ejemplo, queremos que los estudiantes entiendan su cuerpo como una maravilla de la evolución, al mismo tiempo que adquieren un conocimiento básico de sus funciones.

Además, esperamos que nuestros estudiantes recién cultivados en los temas biológicos observen el mundo exterior con una percepción diferente; que vean estanques, campos y bosques como ecosistemas vibrantes interconectados, rebosantes de formas de vida, y no como elementos triviales del entorno cotidiano. Si hicimos bien nuestro trabajo, los lectores también tendrán el interés, los conocimientos y la información necesarias para entender cómo interviene la humanidad en el mundo natural. Nos sentimos optimistas sobre el futuro si logramos hacer que se pregunten si sus actividades son sustentables y si aplican lo que saben, así como el desarrollo de sus habilidades de pensamiento crítico, para dar con la respuesta.

En apoyo de estas metas, la novena edición sigue ofreciendo estos elementos revisados y actualizados:

- **Estudio de caso** Cada capítulo abre con una monografía basada en noticias importantes, historias personales interesantes o temas biológicos especialmente atractivos. El caso se continúa en apartados breves a lo largo del texto y al final del capítulo se hace una revisión para ahondar en el tema con base en lo que se trató en las páginas anteriores.
- **Preguntas de BioÉtica** Muchos de los temas que se abordan en el libro tienen implicaciones para la sociedad humana, como la clonación de personas, el cultivo de alimentos genéticamente modificados y nuestro impacto en otras especies. Las preguntas de BioÉtica están marcadas con un icono que alerta a estudiantes y maestros sobre una oportunidad para discutir e investigar.
- **Apartados con ensayos** Todos nuestros ensayos, que abordan temas pertinentes para el capítulo y para los objetivos de esta edición, fueron exhaustivamente revisados y actualizados. Cinco tipos de ensayo enriquecen el texto: "Enlaces con la vida diaria", que se ocupan de temas familiares e interesantes para los estudiantes, dentro del contexto de la temática del capítulo; "Guardián de la Tierra", donde se exploran asuntos ambientales imperiosos; "Guardián de la salud", que cubre temas médicos importantes e intrigantes; "Investigación científica", el cual explica cómo se adquiere el conocimiento científico, y por último, "De cerca", que les permite a los estudiantes profundizar en temas selectos.

- **Preguntas de razonamiento crítico** Al final de la sección "Estudio de caso otro vistazo", en las leyendas de algunas figuras, y en la sección "Aplicación de conceptos", al final de cada capítulo, nuestras preguntas de razonamiento crítico incitan a los estudiantes a que reflexionen en la ciencia, más que simplemente a memorizar hechos.
- **Preguntas al final de cada capítulo** Las preguntas con las que se concluye cada capítulo permite a los estudiantes revisar la información en diferentes formatos. Las preguntas de respuesta abierta así como las de razonamiento crítico y ensayos, ayudan a los estudiantes a evaluar lo aprendido. Todas las respuestas a estas preguntas han sido revisadas por los autores y se encuentran en el área de estudio del sitio Web MasteringBiology. Las respuestas a las preguntas de las leyendas de figura aparecen al final del texto.
- **Términos clave y glosario minucioso** Los principales términos se destacan en negritas y se definen claramente en el texto cuando se presentan por primera vez. Estos términos también aparecen al final de cada capítulo para ofrecer a los estudiantes una rápida referencia de vocabulario técnico. Esta edición incluye un glosario excepcional, revisado completamente por los autores y en el que se definen de forma esmerada todos los términos clave y otros que también son importantes.

... es un completo paquete de aprendizaje

La novena edición de *Biología: la vida en la Tierra* no es nada más un libro de texto sustancialmente mejorado. Gracias al apoyo sin precedentes de nuestros nuevos editores, Pearson Benjamin Cummings, se ha convertido en un paquete de aprendizaje completo y magnífico que ofrece nuevos e innovadores auxiliares educativos para los maestros, así como nuevas ayudas de aprendizaje para los estudiantes, como se describe en las secciones que siguen.

QUÉ HAY DE NUEVO EN ESTA EDICIÓN

La novena edición de *Biología: la vida en la Tierra* pasó por una revisión exhaustiva para comunicar la maravilla y la importancia de la biología aún mejor que en las ediciones anteriores.

Agregamos elementos completamente nuevos, como:

- **"¿Te has preguntado…"** Este nuevo elemento explora las preguntas de gran interés que formulan los estudiantes a sus maestros. En cada capítulo hay una pregunta con una explicación científica clara que está relacionada con el tema del capítulo. Cuestiones como, por ejemplo, "¿Te has preguntado… por qué duele tanto un "panzazo", por qué el cianuro es mortífero, por qué los perros se lamen las heridas, y si lo que comes está modificado genéticamente?" estimulan el interés de los estudiantes y les muestran que los temas tratados en el libro guardan una relación directa con sus experiencias cotidianas.
- **Apartados "Estudio de caso continuación"** Como en ediciones anteriores, el "Estudio de caso" y "Estudio de caso otro vistazo" abren y cierran los capítulos. En la novena edición añadimos breves secciones "Estudio de caso continuación" que relacionan el caso con el material estudiado en partes oportunas del capítulo.
- **Preguntas que consisten en espacios para llenar** El material de repaso "Razonamiento de conceptos" ahora comienza con preguntas de respuesta abierta para que los estudiantes determinen mejor cuánto recuerdan de los principales términos y conceptos. Estas preguntas abarcan más de los temas del capítulo que las preguntas de opción múltiple a las que sustituyen. Pero no hay de qué preocuparse: en el sitio Web MasteringBiology está disponible para venta un conjunto extenso de preguntas de opción múltiple para cada capítulo (en inglés).

El contenido y las ilustraciones se revisaron exhaustivamente para incluir los más importantes avances de la biología, y para que el texto fuera más claro y congruente.

- **Nuevos estudios de caso** Hay seis estudios de caso completamente nuevos, como "Los virus, ¿están vivos?" (capítulo 1) y "La migración de las mariposas monarca" (capítulo 30). Todos los estudios de caso que vienen de la octava edición fueron revisados para verificar su pertinencia, interés y actualidad.
- **Ensayos** Nuestros apartados con ensayos (Guardián de la salud, Guardián de la Tierra, Investigación científica y De cerca) fueron revisados y actualizados.
- **Extensa revisión del texto** Todos los capítulos fueron revisados y recibieron una amplia corrección de estilo para mejorar la claridad y la congruencia, así como para mejorar la organización.
- **Programa de ilustraciones renovado** Todas las ilustraciones del texto fueron revisadas por un supervisor editorial especializado que colaboró estrechamente con los autores para verificar que explicaran claramente los conceptos y que reflejaran con fidelidad lo que se dice en el texto. Se hicieron correcciones en casi 70% de las ilustraciones y muchas fueron bellamente dibujadas de nuevo para que su presentación ganara claridad y coherencia.
- **Una gran cantidad de fotografías nuevas** Quienes ya han llevado el texto encontrarán que hicimos un esfuerzo por localizar fotografías atractivas e informativas que den vida al contenido.

Resumen por capítulo de los principales cambios

Unidad 1: La vida de la célula

- El **capítulo 1: Introducción a la vida en la Tierra** tiene un nuevo caso de estudio que explora la pregunta sobre si los virus están vivos y pone las bases para la exposición en el capítulo de las propiedades de los seres vivos.
- El **capítulo 2: Átomos, moléculas y vida** también comienza con un nuevo caso de estudio, "Aplastados por el hielo", que relaciona las propiedades del agua con la pérdida del *Endurance*, el malhadado barco que en 1914 llevaba a la Antártica al explorador Ernest Shackleton. Este capítulo presenta también un ensayo "Enlaces con la vida diaria" sobre el desastroso viaje final del *Hindenburg* e ilustra dramáticamente cómo las diferentes estructuras químicas del helio y el hidrógeno influyen en sus propiedades químicas.
- El **capítulo 4: Estructura y funciones de la célula** incluye hermosas ilustraciones nuevas de células vegetales y animales, así como una nueva tabla con la estructura y función de los componentes del citoesqueleto.
- El **capítulo 5: Estructura y función de la membrana celular** contiene nuevas ilustraciones de la estructura y la difusión por las membranas que aclaran estos conceptos fundamentales.
- El **capítulo 6: Flujo de energía en la vida de la célula** se revisó para explicar mejor cómo se regula el funcionamiento de las enzimas.

- En el **capítulo 7: Captación de la energía solar: la fotosíntesis** se explican con mayor precisión y claridad la reacciones luminosas. Ahora estudiamos la fotosíntesis CAM y agregamos ilustraciones en que se comparan las vías fotosintéticas C_4 y CAM. Nuestro ensayo "Guardián de la Tierra", sobre los biocombustibles, estimula las reflexiones acerca de cómo la energía solar que captan las plantas puede usarse como combustible y de si los métodos actuales para producir biocombustibles son sustentables.
- El **capítulo 8: Aprovechamiento de la energía: glucólisis y respiración celular** fue reorganizado y se volvieron a dibujar las ilustraciones sinópticas, para hacer más accesible este complejo tema.

Unidad 2: Herencia

- Los capítulos de la unidad 2 fueron reorganizados para mejorar la secuencia de la exposición. Ahora la unidad comienza con la reproducción celular, seguida por la genética de Mendel, ADN, regulación genética y biotecnología.
- El **capítulo 9: La continuidad de la vida: reproducción celular** fue reorganizado para acomodar su nueva función introductoria de la unidad. Tiene un nuevo y atractivo estudio de caso sobre la clonación animal.
- El **capítulo 10: Patrones de la herencia** incluye un nuevo ensayo "Guardián de la salud" sobre la distrofia muscular y su herencia.
- El **capítulo 12: Expresión y regulación de los genes** abre ahora con una monografía sobre la fibrosis quística. En el ensayo "Investigación científica" se describen los ingeniosos experimentos con que se demostró que la mayor parte de los genes codifican proteínas.
- El **capítulo 13: Biotecnología** fue actualizado completamente para reflejar los nuevos avances en este campo que progresa vertiginosamente.

Unidad 3: Evolución y diversidad de la vida

- Los temas principales del **capítulo 14: Principios de la evolución** se reorganizaron para desarrollar de manera más lógica este tema fundamental. El capítulo lleva también un ensayo "Guardián de la Tierra" en el que se describen los cambios evolutivos que guardan una relación directa con las modificaciones humanas en la biosfera.
- El **capítulo 17: La historia de la vida** incluye ilustraciones mejoradas e información de los ribozomas.
- La sistemática fue sometida a una extensa revisión a partir de nueva información genética. El **capítulo 18: Sistemática: búsqueda de orden en medio de la diversidad** guía al lector por estos cambios con nuevas ilustraciones y texto que describe la importancia de la cladística.
- En el **capítulo 19: La diversidad de procariontes y virus** los lectores verán que se revisaron los contenidos e ilustraciones que describen la replicación de los virus para aclarar mejor este tema fascinante.
- El **capítulo 20: La diversidad de los protistas** contiene una nueva exposición clara y cuidadosa del ciclo de vida del paludismo y cubre un importante grupo taxonómico: los rizarios.
- El **capítulo 21: La diversidad de las plantas** lleva en todo el texto nuevas ilustraciones sobre ciclos de vida de las plantas, aclarados con pasos numerados para cada etapa.
- El reino Fungi está organizado en una tabla sinóptica contenida en el **capítulo 22: La diversidad de los hongos,** en el que ahora también se destacan los glomeromicetos, componentes esenciales de muchos bosques de la Tierra. Todos los ciclos de vida de los hongos fueron revisados nuevamente para dar mayor claridad y congruencia.
- En el **capítulo 24: Diversidad animal II: vertebrados** se describen los clados de cordados y se comparan los grupos craneanos mediante una tabla.

Unidad 4: Comportamiento y ecología

- El **capítulo 25: Comportamiento animal** ofrece un nuevo ensayo "Enlaces con la vida diaria" sobre ratas entrenadas para detectar minas terrestres, que ilustra a los estudiantes acerca de la plaga de minas que azota a varios países desgarrados por conflictos bélicos y acerca de las sorprendentes capacidades sensoriales de estos animales.
- El **capítulo 26: Crecimiento y regulación poblacional** incluye un nuevo ensayo "Guardián de la salud" en el que se describen los ciclos de altas y bajas demográficas en las floraciones azarosas de las algas.
- El **capítulo 27: Interacciones de las comunidades** contiene hermosos dibujos nuevos de las etapas de una sucesión y un nuevo ensayo de "Investigación científica" en el que se describen las fascinantes investigaciones que llevaron al descubrimiento de un parásito que hace que ciertas hormigas tropicales parezcan moras.
- En el **capítulo 28: ¿Cómo funcionan los ecosistemas?**, un connotado dibujante naturalista volvió a trazar todas las ilustraciones de los ciclos biogeoquímicos, prestando mucha atención a la congruencia y la claridad.
- El **capítulo 29: Diversos ecosistemas de la Tierra** abre con un nuevo caso en el que se pone de relieve la agricultura sustentable en los trópicos. Casi todos los dibujos de este capítulo excepcionalmente bien ilustrado se hicieron nuevamente. Se incluyen abundantes fotografías nuevas que muestran la diversidad de ecosistemas de la Tierra.
- El **capítulo 30: La conservación de la biodiversidad de la Tierra** abre con un nuevo estudio de caso en el que se describe la magnífica migración de las mariposas monarca y las dificultades que enfrentan. En este capítulo se aborda la pérdida de especies conforme crece la huella ecológica de la humanidad y se amplía el tratamiento de la creciente amenaza para la diversidad que presenta el calentamiento de la atmósfera.

Unidad 5: Anatomía y fisiología animal

- El **capítulo 31: La homeostasis y organización del cuerpo animal** comienza con un nuevo estudio de caso sobre el jugador profesional de fútbol americano Korey Stringer, quien murió de un infarto a los 27 años. Se ilustra la importancia de la homeostasis y la posibilidad de que haya consecuencias mortales si ésta falla. Las ilustraciones del capítulo fueron revisadas y se incluyeron asombrosos dibujos nuevos y micrografías de tipos de tejidos.
- El **capítulo 32: Circulación** contiene un caso nuevo e inspirador sobre Donald Arthur, que de ser un "deportista de sofá" se convirtió en maratonista cuando recibió un trasplante de corazón. En el nuevo tratamiento de la coagulación sanguínea se ilustran los pasos involucrados en el proceso.
- El **capítulo 33: Respiración** ofrece ilustraciones y explicaciones más claras sobre el intercambio a contracorriente, la dinámica de la respiración en las aves y el mecanismo del transporte de gases en la sangre.

- El **capítulo 34: Nutrición y digestión** contiene nuevas ilustraciones del aparato digestivo de lombrices y rumiantes.
- El **capítulo 35: El sistema urinario** abre con la historia de Anthony DeGiulio, quien decidió marcar una diferencia donando un riñón a un desconocido, con lo que inició una concatenación de donaciones que salvaron cuatro vidas. El contenido y las ilustraciones del ensayo "De cerca", sobre las nefronas y la formación de la orina, se revisaron y actualizaron para tener una explicación más clara y completa sobre cómo regulan la nefronas la composición de la orina.
- El **capítulo 36: Las defensas contra las enfermedades** comienza con un nuevo caso de estudio sobre bacterias "come carne" y por qué estos microbios son tan virulentos y destructivos. Se actualizó la exposición sobre la biología de la influenza, tanto la humana (H1N1) como la aviar (H5N1). Se amplió la cobertura de las respuestas inmunitarias innatas y aprendidas, así como de la generación de diversos anticuerpos. Nuestra revisión incluye también nuevas ilustraciones y contenido sobre el sistema linfático.
- El **capítulo 37: Control químico del cuerpo de los animales: el sistema endocrino** comienza con un estudio de caso completamente actualizado sobre los esteroides anabólicos, incluyendo el abuso de parte de conocidos deportistas. Ahora, el capítulo incluye un ensayo del "Guardián de la salud" en el que se describen las investigaciones sobre la posibilidad de usar células madre para curar la diabetes.
- El **capítulo 38: El sistema nervioso** es ahora un capítulo independiente (los sentidos se describen en el capítulo 39), con lo que es más corto y accesible para los estudiantes. Revisamos completamente las ilustraciones del cerebro humano, la estructura y funcionamiento de la sinapsis, y la función de los canales de iones en el potencial de reposo, el potencial de acción y la transmisión sináptica.
- El **capítulo 39: Los sentidos** es ahora un capítulo aparte y comienza con un caso fascinante sobre cómo los implantes cocleares confieren a personas con sordera profunda la capacidad de oír. El capítulo incluye nuevas ilustraciones y descripciones de la transducción sensorial y del sistema vestibular. Se amplió y se actualizó la cobertura de la percepción del dolor y es la base para un breve ensayo en el que se explica por qué pican los chiles.
- El **capítulo 40: Acción y sostén: músculos y esqueleto** comienza con un nuevo estudio de caso sobre los atletas olímpicos y la función de tipos de fibras musculares en las capacidades deportivas. Agregamos ilustraciones y descripciones del mecanismo de deslizamiento de los filamentos en la contracción muscular y del papel de los potenciales de acción de las fibras musculares y los canales de calcio en el control de la concentración.
- El **capítulo 41: Reproducción animal** empieza con un nuevo caso sobre los esfuerzos cruciales por criar especies en peligro de extinción. Se actualizó la tabla de métodos anticonceptivos y se explica el mecanismo de medicamentos para tratar la disfunción eréctil, como el Viagra™.
- El **capítulo 42: Desarrollo animal** tiene un nuevo ensayo de "Investigación científica" en el que se cuenta el descubrimiento de mecanismos fundamentales del desarrollo humano tomando a los anfibios como modelo. Ampliamos nuestra cobertura de los genes homebox, con ilustraciones nuevas que esquematizan esos genes en la mosca de la fruta. Se actualizó el ensayo "Guardián de la Tierra" sobre las células madre e incluye una exposición de la posibilidad de usar células madre pluripotentes en aplicaciones terapéuticas.

Unidad 6: Anatomía y fisiología de las plantas

- El **capítulo 43: Anatomía de las plantas y transporte de nutrimentos** está reforzado con ilustraciones completamente revisadas de la anatomía vegetal, crecimiento primario y secundario, asimilación del agua y los minerales en las raíces y los mecanismos de apertura y cierre de los estomas. Se revisaron las descripciones auxiliares para complementar las nuevas ilustraciones.
- El **capítulo 44: Reproducción y desarrollo de las plantas** incluye nuevas ilustraciones del ciclo de las plantas con flores, el desarrollo de los gametofitos masculinos y femeninos, polinización y fecundación y desarrollo de la semilla. El capítulo incluye también una amena sección acerca de las confusiones botánicas de los mercados, donde muchas frutas se venden como si fueran verduras.
- El **capítulo 45: Respuestas de las plantas al medio ambiente** contiene varias figuras que se volvieron a dibujar para mayor claridad de la presentación.

AGRADECIMIENTOS

Cuando Pearson Educación se reorganizó, *Biología: la vida en la Tierra* tuvo la enorme fortuna de haber sido adquirido por Benjamin Cummings. Nuestra nueva editora, Beth Wilbur, aceptó con entusiasmo y afabilidad el paquete sorpresa que dejaron en su puerta y lo cuidó hasta que madurara. Tanto Beth como el jefe de compras, Star MacKenzie, trabajaron muy bien en la supervisión de la edición, nos escucharon, alisaron las arrugas y, junto con Deborah Gale, la directora ejecutiva de desarrollo, coordinaron esta tarea compleja y multifacética.

Nuestra editora de desarrollo, Mary Ann Murray, examinó atentamente cada palabra y cada ilustración con un asombroso amor por el detalle. Trabajó con los autores incansablemente (los autores nos cansamos en ocasiones) y llevó el contenido y las imágenes a un nivel sin precedentes de claridad y coherencia. Lorretta Palagi, nuestra correctora de estilo, puso los toques finales al texto, combinando una atención concienzuda y minuciosa, con sugerencias llenas de tacto. Muchas fotografías nuevas dan vida al texto y agradecemos a nuestra investigadora fotográfica, Yvonne Gerin, quien, con pericia y buen ánimo, nos ofreció una gama de selecciones, y de nueva cuenta, a Mary Ann Murray, que estudió cada fotografía y nos ayudó a escoger las que mejor comunican la maravilla que es la vida en la Tierra.

El extenso programa de revisión de las ilustraciones, que también supervisó Mary Ann, fue ejecutado por dos casas gráficas excelentes: Imagineering Media Services, bajo la esmerada dirección de la gerente de proyectos Winnie Luong, y McEntee Art and Design. El artista plástico Steve McEntee merece un elogio especial por su excepcional interpretación de paisajes, plantas y animales. Gracias a Blakely Kim por su ayuda para crear nuevos estilos pictóricos para la novena edición. Le debemos el hermoso diseño nuevo del texto y la portada a Gary Hespenheide. Los autores nos sentimos agradecidos con Gary y con nuestras editoras por habernos permitido participar en el diseño y la selección de la fotografía de la portada, y también agradecemos los esfuerzos de Lauren Harp, gerente ejecutiva de comercialización, para poner este libro en manos de los lectores.

La producción del libro no habría sido posible sin los esfuerzos considerables de Camille Herrera, supervisora de producción, en coordinación con Erin Gregg, gerente ejecutivo, y Michael Early, gerente. Camille y Mary Tindle, jefa de proyectos de S4Carlisle Publishing Services, conjuntaron las ilustraciones y las fotografías con

el manuscrito de una manera homogénea resolviendo gentilmente los cambios de última hora. En su función como comprador de manufactura, nos sirvió mucho la experiencia de Michael Penne.

Los complementos evolucionaron y se convirtieron en una empresa tan importante como el libro en sí. Nina Lewallen Hufford, asistida de forma competente por Erin Mann y Frances Sink, coordinaron con destreza el enorme esfuerzo de producir un paquete excepcional que completa y apoya al libro. Jane Brundage supervisó la producción de la Tarjeta de estudio que acompaña al libro, mientras que James Bruce se encargó del CD-ROM con recursos para los maestros. Por último, gracias al jefe productor de medios Jonathan Ballard por sus esfuerzos para desarrollar el sorprendente sitio electrónico MasteringBiology que acompaña al libro.

Estamos encantados de encontrarnos bajo la égida del equipo de Benjamin Cummings. La novena edición de *Biología: la vida en la Tierra* refleja su dedicación y sus competencias excepcionales.

Con nuestro agradecimiento

TERRY AUDESIRK, GERRY AUDESIRK
Y BRUCE BYERS

REVISORES DE LA NOVENA EDICIÓN

Mike Aaron,
Shelton State Community College
Ana Arnizaut-Vilella,
Mississippi University for Women
Dan Aruscavage,
State University of New York, Potsdam
Isaac Barjis
New York City College of Technology
Mike Barton,
Centre College
Robert Benard,
American International College
Heather Bennett,
Illinois College
Karen E. Bledsoe,
Western Oregon University
David Brown,
Marietta College
Diep Burbridge,
Long Beach City College
Judy A. Chappell,
Luzerne County Community College
Art Conway,
Randolph-Macon College
Clifton Cooper,
Linn-Benton Community College
Brian E. Corner,
Augsburg College
Peter Cumbie,
Winthrop University
Joe Demasi,
Massachusetts College
Christy Donmoyer,
Winthrop University
Doug Florian,
Trident Technical College
Cynthia Galloway,
Texas A&M University–Kingsville
Janet Gaston,
Troy University
Charles Good,
Ohio State University, Lima
Joan-Beth Gow,
Anna Maria College
Mary Ruth Griffin,
University of Charleston
Wendy Grillo,
North Carolina Central University
Robert Hatherill,
Del Mar College
Kathleen Hecht,
Nassau Community College
Wiley Henderson,
Alabama A&M University
Kristy Y. Johnson,
The Citadel
Ross Johnson,
Chicago State University
Ragupathy Kannan,
University of Arkansas, Fort Smith
Patrick Larkin,
Sante Fe College
Mary Lipscomb,
Virginia Polytechnic and State University
Richard W. Lo Pinto,
Fairleigh Dickinson University
Jonathan Lochamy,
Georgia Perimeter College
Paul Lonquich,
California State University Northridge
Bernard Majdi,
Waycross College
Cindy Malone,
California State University Northridge
Barry Markillie,
Cape Fear Community College
Daniel Matusiak,
St. Charles Community College
Jeanne Minnerath,
St. Mary's University of Minnesota
Russell Nemecek,
Columbia College, Hancock
Murad Odeh,
South Texas College
Luis J. Pelicot,
City University of New York, Hostos
Larry Pilgrim,
Tyler Junior College
Therese Poole,
Georgia State University
Cameron Russell,
Tidewater Community College
Tim Sellers,
Keuka College
Rick L. Simonson,
University of Nebraska, Kearney
Howard Singer,
New Jersey City University
Anthony Stancampiano,
Oklahoma City Community College
Jose G. Tello,
Long Island University
Richard C. Tsou,
Gordon College
Jim Van Brunt,
Rogue Community College
Jerry G. Walls,
Louisiana State University, Alexandria
Holly Walters,
Cape Fear Community College
Winfred Watkins,
McLennan Community College
Richard Whittington,
Pellissippi State Technical Community College
Roger K. Wiebusch,
Columbia College
Taek H. You,
Campbell University
Martin Zahn,
Thomas Nelson Community College
Michelle Zurawski,
Moraine Valley Community College

REVISORES DE EDICIONES ANTERIORES

W. Sylvester Allred,
Northern Arizona University
Judith Keller Amand,
Delaware County Community College
William Anderson,
Abraham Baldwin Agriculture College
Steve Arch,
Reed College
George C. Argyros,
Northeastern University
Kerri Lynn Armstrong,
Community College of Philadelphia
G.D. Aumann,
University of Houston
Vernon Avila,
San Diego State University
J. Wesley Bahorik,
Kutztown University of Pennsylvania
Peter S. Baletsa,
Northwestern University
John Barone,
Columbus State University
Bill Barstow,
University of Georgia-Athens
Michael C. Bell,
Richland College
Colleen Belk,
University of Minnesota, Duluth
Gerald Bergtrom,
University of Wisconsin
Arlene Billock,
University of Southwestern Louisiana
Brenda C. Blackwelder,
Central Piedmont Community College
Melissa Blamires,
Salt Lake Community College
Raymond Bower,
University of Arkansas
Robert Boyd,
Auburn University
Michael Boyle,
Seattle Central Community College
Marilyn Brady,
Centennial College of Applied Arts and Technology
Virginia Buckner,
Johnson County Community College
Arthur L. Buikema, Jr.,
Virginia Polytechnic Institute
J. Gregory Burg,
University of Kansas
William F. Burke,
University of Hawaii
Robert Burkholter,
Louisiana State University
Matthew R. Burnham,
Jones County Junior College
Kathleen Burt-Utley,
University of New Orleans
Linda Butler,
University of Texas–Austin
W. Barkley Butler,
Indiana University of Pennsylvania
Jerry Button,
Portland Community College
Bruce E. Byers,
University of Massachusetts-Amherst
Sara Chambers,
Long Island University
Nora L. Chee,
Chaminade University
Joseph P. Chinnici,
Virginia Commonwealth University
Dan Chiras,
University of Colorado-Denver
Nicole A. Cintas,
Northern Virginia Community College
Bob Coburn,
Middlesex Community College
Joseph Coelho,
Culver Stockton College

Martin Cohen,
University of Hartford
Jay L. Comeaux,
Louisiana State University
Walter J. Conley,
State University of New York at Potsdam
Mary U. Connell,
Appalachian State University
Jerry Cook,
Sam Houston State University
Sharon A. Coolican,
Cayuga Community College
Joyce Corban,
Wright State University
Ethel Cornforth,
San Jacinto College-South
David J. Cotter,
Georgia College
Lee Couch,
Albuquerque Technical Vocational Institute
Donald C. Cox,
Miami University of Ohio
Patricia B. Cox,
University of Tennessee
Peter Crowcroft,
University of Texas-Austin
Carol Crowder,
North Harris Montgomery College
Mitchell B. Cruzan,
Portland State University
Donald E. Culwell,
University of Central Arkansas
Robert A. Cunningham,
Erie Community College, North
Karen Dalton,
Community College of Baltimore County-Catonsville Campus
Lydia Daniels,
University of Pittsburgh
David H. Davis,
Asheville-Buncombe Technical Community College
Jerry Davis,
University of Wisconsin, LaCrosse
Douglas M. Deardon,
University of Minnesota
Lewis Deaton,
University of Southwestern Louisiana
Lewis Deaton,
University of Louisiana-Lafayette
Fred Delcomyn,
University of Illinois-Urbana
David M. Demers,
University of Hartford
Lorren Denney,
Southwest Missouri State University
Katherine J. Denniston,
Towson State University
Charles F. Denny,
University of South Carolina-Sumter
Jean DeSaix,
University of North Carolina-Chapel Hill
Ed DeWalt,
Louisiana State University
Daniel F. Doak,
University of California-Santa Cruz
Matthew M. Douglas,
University of Kansas
Ronald J. Downey,
Ohio University
Ernest Dubrul,
University of Toledo
Michael Dufresne,
University of Windsor
Susan A. Dunford,
University of Cincinnati
Mary Durant,
North Harris College
Ronald Edwards,
University of Florida
Rosemarie Elizondo,
Reedley College
George Ellmore,
Tufts University
Joanne T. Ellzey,
University of Texas-El Paso
Wayne Elmore,
Marshall University
Thomas Emmel,
University of Florida
Carl Estrella,
Merced College
Nancy Eyster-Smith,
Bentley College
Gerald Farr,
Southwest Texas State University
Rita Farrar,
Louisiana State University
Marianne Feaver,
North Carolina State University
Susannah Feldman,
Towson University
Linnea Fletcher,
Austin Community College-Northridge
Charles V. Foltz,
Rhode Island College
Dennis Forsythe,
The Citadel
Douglas Fratianne,
Ohio State University
Scott Freeman,
University of Washington
Donald P. French,
Oklahoma State University
Harvey Friedman,
University of Missouri-St. Louis
Don Fritsch,
Virginia Commonwealth University
Teresa Lane Fulcher,
Pellissippi State Technical Community College
Michael Gaines,
University of Kansas
Irja Galvan,
Western Oregon University
Gail E. Gasparich,
Towson University
Farooka Gauhari,
University of Nebraska-Omaha
John Geiser,
Western Michigan University
George W. Gilchrist,
University of Washington
David Glenn-Lewin,
Iowa State University
Elmer Gless,
Montana College of Mineral Sciences
Charles W. Good,
Ohio State University-Lima
Margaret Green,
Broward Community College
David Grise,
Southwest Texas State University
Martha Groom,
University of Washington
Lonnie J. Guralnick,
Western Oregon University
Martin E. Hahn,
William Paterson College
Madeline Hall,
Cleveland State University
Georgia Ann Hammond,
Radford University
Blanche C. Haning,
North Carolina State University
Richard Hanke,
Rose State College
Helen B. Hanten,
University of Minnesota
John P. Harley,
Eastern Kentucky University
William Hayes,
Delta State University
Stephen Hedman,
University of Minnesota
Jean Helgeson,
Collins County Community College
Alexander Henderson,
Millersville University
Timothy L. Henry,
University of Texas-Arlington
James Hewlett,
Finger Lakes Community College
Alison G. Hoffman,
University of Tennessee-Chattanooga
Kelly Hogan,
University of North Carolina-Chapel Hill
Leland N. Holland,
Paso-Hernando Community College
Laura Mays Hoopes,
Occidental College
Dale R. Horeth,
Tidewater Community College
Michael D. Hudgins,
Alabama State University
David Huffman,
Southwest Texas State University
Joel Humphrey,
Cayuga Community College
Donald A. Ingold,
East Texas State University
Jon W. Jacklet,
State University of New York-Albany
Rebecca M. Jessen,
Bowling Green State University
James Johnson,
Central Washington University
J. Kelly Johnson,
University of Kansas
Florence Juillerat,
Indiana University-Purdue University at Indianapolis
Thomas W. Jurik,
Iowa State University
Arnold Karpoff,
University of Louisville
L. Kavaljian,
California State University
Joe Keen,
Patrick Henry Community College
Jeff Kenton,
Iowa State University
Hendrick J. Ketellapper,
University of California, Davis
Jeffrey Kiggins,
Blue Ridge Community College
Aaron Krochmal,
University of Houston-Downtown
Harry Kurtz,
Sam Houston State University
Kate Lajtha,
Oregon State University
Tom Langen,
Clarkson University
Stephen Lebsack,
Linn-Benton Community College
Patricia Lee-Robinson,
Chaminade University of Honolulu
David E. Lemke,
Texas State University
William H. Leonard,
Clemson University
Edward Levri,
Indiana University of Pennsylvania
Graeme Lindbeck,
University of Central Florida
Jerri K. Lindsey,
Tarrant County Junior College-Northeast
Jason L. Locklin,
Temple College
John Logue,
University of South Carolina-Sumter
William Lowen,
Suffolk Community College
Ann S. Lumsden,
Florida State University
Steele R. Lunt,
University of Nebraska-Omaha
Daniel D. Magoulick,
The University of Central Arkansas
Cindy Malone,
California State University-Northridge
Paul Mangum,
Midland College
Richard Manning,
Southwest Texas State University
Mark Manteuffel,
St. Louis Community College
Ken Marr,
Green River Community College
Kathleen A. Marrs,
Indiana University-Purdue University Indianapolis
Michael Martin,
University of Michigan
Linda Martin-Morris,
University of Washington
Kenneth A. Mason,
University of Kansas
Margaret May,
Virginia Commonwealth University
D. J. McWhinnie,
De Paul University
Gary L. Meeker,
California State University, Sacramento

Thoyd Melton,
North Carolina State University
Joseph R. Mendelson III,
Utah State University
Karen E. Messley,
Rockvalley College
Timothy Metz,
Campbell University
Steven Mezik,
Herkimer County Community College
Glendon R. Miller,
Wichita State University
Hugh Miller,
East Tennessee State University
Neil Miller,
Memphis State University
Christine Minor,
Clemson University
Jeanne Mitchell,
Truman State University
Lee Mitchell,
Mt. Hood Community College
Jack E. Mobley,
University of Central Arkansas
John W. Moon,
Harding University
Nicole Moore,
Austin Peay University
Richard Mortenson,
Albion College
Gisele Muller-Parker,
Western Washington University
James Mulrooney,
Central Connecticut State University
Kathleen Murray,
University of Maine
Robert Neill,
University of Texas
Harry Nickla,
Creighton University
Daniel Nickrent,
Southern Illinois University
Jane Noble-Harvey,
University of Delaware
David J. O'Neill,
Community College of Baltimore County-Dundalk Campus
James T. Oris,
Miami University of Ohio
Marcy Osgood,
University of Michigan
C. O. Patterson,
Texas A&M University
Fred Peabody,
University of South Dakota
Charlotte Pedersen,
Southern Utah University
Harry Peery,
Tompkins-Cortland Community College
Rhoda E. Perozzi,
Virginia Commonwealth University
Gary B. Peterson,
South Dakota State University
Bill Pfitsch,
Hamilton College
Ronald Pfohl,
Miami University of Ohio
Robert Kyle Pope,
Indiana University South Bend
Bernard Possident,
Skidmore College
Ina Pour-el,
DMACC-Boone Campus
Elsa C. Price,
Wallace State Community College
Marvin Price,
Cedar Valley College
Kelli Prior,
Finger Lakes Community College
Jennifer J. Quinlan,
Drexel University
James A. Raines,
North Harris College
Paul Ramp,
Pellissippi State Technical College
Robert N. Reed,
Southern Utah University
Wenda Ribeiro,
Thomas Nelson Community College
Elizabeth Rich,
Drexel University
Mark Richter,
University of Kansas
Robert Robbins,
Michigan State University
Jennifer Roberts,
Lewis University
Frank Romano,
Jacksonville State University
Chris Romero,
Front Range Community College
Paul Rosenbloom,
Southwest Texas State University
Amanda Rosenzweig,
Delgado Community College
K. Ross,
University of Delaware
Mary Lou Rottman,
University of Colorado-Denver
Albert Ruesink,
Indiana University
Connie Russell,
Angelo State University
Marla Ruth,
Jones County Junior College
Christopher F. Sacchi,
Kutztown University
Eduardo Salazar,
Temple College
Doug Schelhaas,
University of Mary
Brian Schmaefsky,
Kingwood College
Alan Schoenherr,
Fullerton College
Brian W. Schwartz,
Columbus State University
Edna Seaman,
University of Massachusetts, Boston
Patricia Shields,
George Mason University
Marilyn Shopper,
Johnson County Community College
Anu Singh-Cundy,
Western Washington University
Linda Simpson,
University of North Carolina-Charlotte
Steven Skarda,
Linn-Benton Community College
Russel V. Skavaril,
Ohio State University
John Smarelli,
Loyola University
Mark Smith,
Chaffey College
Dale Smoak,
Piedmont Technical College
Jay Snaric,
St. Louis Community College
Phillip J. Snider,
University of Houston
Shari Snitovsky,
Skyline College
Gary Sojka,
Bucknell University
John Sollinger,
Southern Oregon University
Sally Sommers Smith,
Boston University
Jim Sorenson,
Radford University
Mary Spratt,
University of Missouri, Kansas City
Bruce Stallsmith,
University of Alabama-Huntsville
Benjamin Stark,
Illinois Institute of Technology
William Stark,
Saint Louis University
Barbara Stebbins-Boaz,
Willamette University
Kathleen M. Steinert,
Bellevue Community College
Barbara Stotler,
Southern Illinois University
Nathaniel J. Stricker,
Ohio State University
Martha Sugermeyer,
Tidewater Community College
Gerald Summers,
University of Missouri-Columbia
Marshall Sundberg,
Louisiana State University
Bill Surver,
Clemson University
Eldon Sutton,
University of Texas-Austin
Peter Svensson,
West Valley College
Dan Tallman,
Northern State University
David Thorndill,
Essex Community College
William Thwaites,
San Diego State University
Professor Tobiessen,
Union College
Richard Tolman,
Brigham Young University
Sylvia Torti,
University of Utah
Dennis Trelka,
Washington and Jefferson College
Sharon Tucker,
University of Delaware
Gail Turner,
Virginia Commonwealth University
Glyn Turnipseed,
Arkansas Technical University
Lloyd W. Turtinen,
University of Wisconsin, Eau Claire
Robert Tyser,
University of Wisconsin, La Crosse
Robin W. Tyser,
University of Wisconsin, LaCrosse
Kristin Uthus,
Virginia Commonwealth University
Rani Vajravelu,
University of Central Florida
F. Daniel Vogt,
State University of New York-Plattsburgh
Nancy Wade,
Old Dominion University
Susan M. Wadkowski,
Lakeland Community College
Jyoti R. Wagle,
Houston Community College-Central
Lisa Weasel,
Portland State University
Michael Weis,
University of Windsor
DeLoris Wenzel,
University of Georgia
Jerry Wermuth,
Purdue University-Calumet
Diana Wheat,
Linn-Benton Community College
Jacob Wiebers,
Purdue University
Carolyn Wilczynski,
Binghamton University
Lawrence R. Williams,
University of Houston
P. Kelly Williams,
University of Dayton
Roberta Williams,
University of Nevada-Las Vegas
Emily Willingham,
University of Texas-Austin
Sandra Winicur,
Indiana University-South Bend
Bill Wischusen,
Louisiana State University
Michelle Withers,
Louisiana State University
Chris Wolfe,
North Virginia Community College
Stacy Wolfe,
Art Institutes International
Colleen Wong,
Wilbur Wright College
Wade Worthen,
Furman University
Robin Wright,
University of Washington
Taek You,
Campbell University
Brenda L. Young,
Daemen College
Cal Young,
Fullerton College
Tim Young,
Mercer University
Martin Zahn,
Thomas Nelson Community College
Izanne Zorin,
Northern Virginia Community College–Alexandria

Semblanza de los autores

TERRY Y GERRY AUDESIRK

Crecieron en Nueva Jersey y ahí se conocieron en la universidad. Se casaron en 1970 y se mudaron a California. Terry obtuvo un doctorado en ecología marina en la University of Southern California y Gerry cursó un doctorado en neurobiología en el California Institute of Technology. Como estudiantes de posdoctorado en los laboratorios marinos de la University of Washington, investigaron las bases neurológicas del comportamiento tomando como modelo un molusco marino.

En la actualidad son profesores eméritos de biología en la University of Colorado Denver, donde impartieron las materias de Introducción a la biología y Neurobiología de 1982 a 2006. En sus investigaciones, financiadas principalmente por los Institutos Nacionales de Salud de Estados Unidos, estudiaron los mecanismos por los cuales concentraciones escasas de contaminantes ambientales dañan a las neuronas, mientras que el estrógeno las protege.

Terry y Gerry profesan gran amor por la naturaleza y por la vida al aire libre. Les gusta salir de excursión a las Montañas Rocallosas y pasear alrededor de su casa en Steamboat Springs; también cultivan un jardín a 2,100 metros de altitud, donde hay ciervos y alces hambrientos. Son miembros desde hace mucho tiempo de numerosas organizaciones dedicadas a la conservación del ambiente. Su hija, Heather, representa alegremente otro centro de atención en su vida.

BRUCE E. BYERS

Es un nativo del medio oeste de Estados Unidos que se trasladó a las colinas occidentales de Massachusetts; ahí, en Amherst, es profesor del Departamento de Biología de la University of Massachusetts. Desde 1993 es miembro del claustro de esa universidad, donde también terminó su doctorado. Bruce imparte cursos de introducción a la biología para estudiantes de ciencias biológicas y de especialidad. También imparte cursos de ornitología y comportamiento animal.

La fascinación que ha sentido toda su vida por las aves lo llevó finalmente al estudio científico de su biología. Sus investigaciones actuales se centran en la ecología conductual de las aves, especialmente en la función y evolución de las señales vocales que utilizan éstas para comunicarse. La búsqueda de vocalizaciones impulsa a Bruce a salir al campo, donde es posible encontrarlo antes de que amanezca, con una grabadora en mano, a la espera de los primeros cantos del nuevo día.

Con amor para Jack y Lori y en recuerdo cariñoso de Eve y Joe

T.A. y G.A.

Para Bob y Ruth, con agradecimiento

B.E.B.

Introducción a la vida en la Tierra

Capítulo 1

▲ El virus del Ébola (detalle) es tan contagioso, que las personas que atienden a los enfermos tienen que protegerse con trajes aislantes especiales.

Estudio de caso

Los virus, ¿están vivos?

EN 1996, EN GABÓN, ÁFRICA, una partida de caza descubrió un chimpancé que había muerto recientemente y lo destazaron para comerlo. Al cabo de un mes, la aldea estaba devastada: 37 residentes, incluidos los cazadores y muchos de sus familiares, habían enfermado. Antes de que terminara el azote, más de la mitad de los afectados había muerto.

Los aldeanos fueron víctimas de uno de los patógenos más terribles del planeta: el virus del Ébola (*véase* la imagen abajo). La sola mención de la fiebre hemorrágica del Ébola suscita el miedo de quien conoce los síntomas, que inician con fiebre, jaqueca, dolor de articulaciones y músculos, así como del estómago. La enfermedad progresa a vómito intenso, diarrea sanguinolenta y falla orgánica. Por la hemorragia interna, las víctimas sangran por todos los orificios del cuerpo. La muerte ocurre entre 7 y 16 días después del inicio de los síntomas, y no hay cura. La fiebre del Ébola es tan contagiosa y letal (tiene un índice de mortalidad de hasta 90%), que deben tomarse precauciones extremas para que los cuidadores no tengan contacto con los líquidos corporales de los pacientes (*véase* la foto de la derecha).

La fiebre del Ébola es una de muchas enfermedades infecciosas causadas por virus. Se supuso por primera vez la existencia de virus —entidades mucho más pequeñas que la mayoría de las bacterias— a finales del siglo XIX. El nombre "virus" procede de la palabra latina que significa "veneno", en razón de sus efectos patogénicos. Algunos, como el de la viruela o la polio, están casi completamente erradicados, mientras que otros, como los del resfriado común y la influenza, permanecen con nosotros pero sólo nos debilitan temporalmente. Los virus que más preocupan a las autoridades sanitarias son el virus de inmunodeficiencia humana (VIH), que causa el sida y produce la muerte de unos dos millones de personas cada año, y el virus de la influenza aviar (H5N1). Aunque el recuento total de muertos por la gripe aviar a inicios de 2009 fue de unas 250 personas, su índice de mortalidad es mayor de 60%. A las autoridades sanitarias les preocupa que la gripe aviar mute a una forma mucho más infecciosa que cause una epidemia mundial.

A juzgar por las desgracias que causan, los virus tienen un éxito arrollador. Infectan toda forma de vida sobre la Tierra y son las partículas infecciosas que más abundan en el planeta. Los virus se propagan de un organismo a otro, se reproducen fácilmente y mutan. Esta tendencia a mutar les sirve para evadir nuestros intentos por crear vacunas que los combatan. A pesar de esto, la mayoría de los científicos opinan que los virus no están vivos. ¿Por qué? Y, a fin de cuentas, ¿qué es la vida?

De un vistazo

Estudio de caso Los virus, ¿están vivos?

1.1 ¿Cómo estudian los científicos la vida?

La vida puede estudiarse en diferentes niveles de organización

Los principios científicos fundamentan toda investigación científica

El método científico es la base de la investigación científica

Investigación científica Los experimentos controlados, antes y ahora

La comunicación es crucial para la ciencia

La ciencia es un esfuerzo humano

Las teorías científicas han sido sometidas a pruebas exhaustivas

1.2 Evolución: la teoría unificadora que cohesiona la biología

Tres procesos naturales que sustentan la evolución

1.3 Características de los seres vivos

Los seres vivos son complejos, están organizados y se componen de células

Guardián de la Tierra ¿Por qué conservar la biodiversidad?

Los seres vivos mantienen relativamente constantes sus condiciones internas mediante la homeostasis

Los seres vivos responden a los estímulos

Los seres vivos adquieren y usan materiales y energía

Los seres vivos crecen

Los seres vivos se reproducen

Los seres vivos, en conjunto, poseen la capacidad de evolucionar

Estudio de caso continuación Los virus, ¿están vivos?

1.4 ¿Cómo clasifican los científicos la diversidad de la vida?

Los dominios Bacteria y Archaea están compuestos por células procariontes; el dominio Eukarya está compuesto por células eucariontes

Los organismos de los dominios Bacteria y Archaea son unicelulares. Casi todos los organismos de los reinos Fungi, Plantae y Animalia son multicelulares

Los organismos de los diferentes reinos tienen maneras distintas de obtener energía

Estudio de caso continuación Los virus, ¿están vivos?

Enlaces con la vida diaria El conocimiento de la biología arroja luces sobre la vida

Estudio de caso otro vistazo Los virus, ¿están vivos?

1.1 ¿CÓMO ESTUDIAN LOS CIENTÍFICOS LA VIDA?

La vida puede estudiarse en diferentes niveles de organización

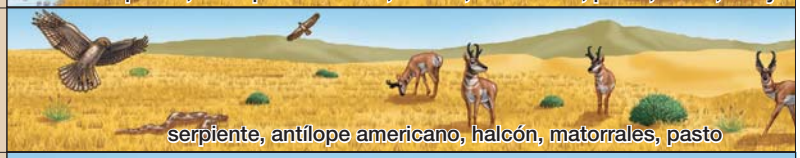
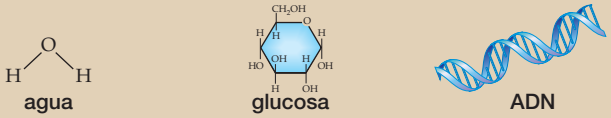
Así como se hacen ladrillos para levantar una pared, que a su vez puede ser el soporte de una construcción, los seres vivos y la materia inanimada tienen varios niveles de organización. Cada nivel constituye los cimientos del nivel superior y cada nivel superior incorpora componentes de todos los anteriores (**FIGURA 1-1**).

Toda la materia sobre la Tierra está compuesta por átomos de sustancias llamadas **elementos**, y cada cual es único. Un **átomo** es la partícula más pequeña de un elemento que conserva todas las propiedades de éste. Por ejemplo, un diamante es una forma del elemento carbono. La unidad mínima de un diamante es un simple átomo de carbono. Los átomos se combinan de maneras específicas para formar cadenas llamadas **moléculas**. Por ejemplo, un átomo de carbono puede combinarse con dos de oxígeno para formar una molécula de dióxido de carbono. Aunque muchas moléculas simples se forman espontáneamente, los seres vivos elaboran moléculas muy grandes y complejas. El cuerpo de los seres vivos —los **organismos**— está compuesto de moléculas complejas llamadas **moléculas orgánicas**, lo que significa que contienen una estructura de carbono a la cual se une por lo menos algo de hidrógeno.

Aunque los átomos y las moléculas constituyen los bloques de construcción de la vida, la verdadera cualidad de la vida surge en el nivel celular. Así como un átomo es la unidad mínima de un elemento, la **célula** es la unidad mínima de la vida (**FIGURA 1-2**). Muchas formas de vida constan de células únicas, pero en los organismos multicelulares, las células del mismo tipo se combinan para formar estructuras llamadas **tejidos**; por ejemplo, las células musculares que funcionan juntas forman el tejido muscular. Diferentes tejidos se combinan para formar **órganos** (como el corazón). Un grupo de órganos unidos en una función se llaman **aparatos o sistemas** (por ejemplo, el corazón es parte del sistema circulatorio). Los organismos multicelulares suelen tener varios aparatos o sistemas.

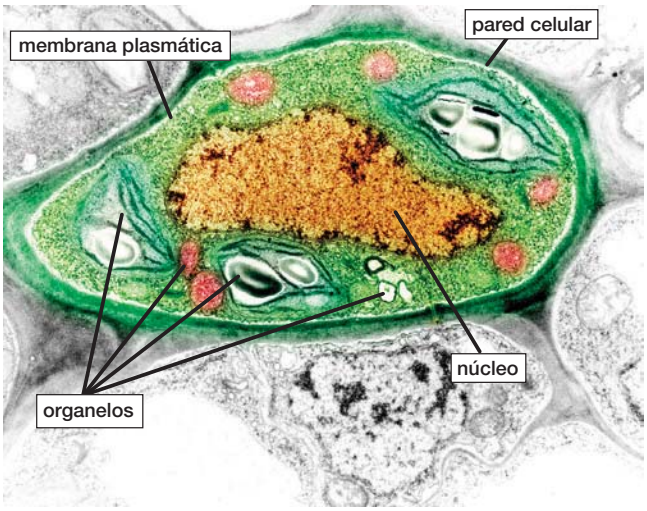
Los niveles de organización van mucho más allá de los organismos individuales. En un espacio cualquiera, un grupo de organismos del mismo tipo (de la misma especie) constituye una **población**. Todos los organismos con características morfológicas, fisiológicas y genéticas similares que son capaces de reproducirse entre sí y dejar descendencia constituyen una **especie**. Un conjunto de poblaciones de diferentes especies que interactúan forman una **comunidad** (*véase* la figura 1-1). Una comunidad más el medio abiótico en que se encuentra constituyen un **ecosistema**. Por último, la superficie terrestre completa y los seres vivos que moran en ella forman la **biosfera**.

Los biólogos trabajan con los distintos niveles, dependiendo del tema que investiguen. Por ejemplo, para averiguar cómo digiere el antílope su comida, un biólogo podría estudiar los órganos del aparato digestivo del animal o, en un nivel inferior, las células que revisten el conducto digestivo. Si se profundiza, un investigador podría examinar las moléculas biológicas depositadas en el aparato digestivo y que descomponen lo que come el animal. Por otro lado, para averiguar si la destrucción del hábitat reduce

Biosfera	Parte de la Tierra habitada por los seres vivos. Incluye seres vivos y componentes abióticos	Superficie de la Tierra
Ecosistema	Una comunidad más su ambiente abiótico	serpiente, antílope americano, halcón, matorrales, pasto, rocas, arroyo
Comunidad	Dos o más poblaciones de especies diferentes que viven e interactúan en la misma zona	 serpiente, antílope americano, halcón, matorrales, pasto
Especie	Organismos muy parecidos que pueden reproducirse y tener descendencia	manada de antílopes americanos
Población	Miembros de una especie que viven en la misma zona	
Organismo multicelular	Ser vivo compuesto por muchas células	antílope americano
Sistema de aparatos	Dos o más órganos que ejecutan juntos una función específica del organismo	sistema digestivo
Órgano	Estructura compuesta por varios tipos de tejidos que forman una unidad funcional	estómago
Tejido	Grupo de células semejantes que desempeñan una función específica	tejido epitelial
Célula	La mínima unidad de la vida	glóbulo rojo célula epitelial neurona
Molécula	Combinación de átomos	 agua glucosa ADN
Átomo	Mínima partícula de un elemento que conserva sus propiedades	hidrógeno carbono nitrógeno oxígeno

▲ **FIGURA 1-1 Niveles de organización de la materia** Las interacciones entre los componentes de cada nivel y los niveles inferiores permiten el desarrollo del nivel superior de organización.

PREGUNTA ¿Qué cambio ambiental actual es probable que afecte toda la biosfera?



▲ **FIGURA 1-2 La célula es la unidad mínima de la vida** Esta micrografía de una célula vegetal (una célula eucarionte) con colores artificiales muestra la pared celular de soporte que rodea las células de los vegetales (pero no de los animales). Dentro de la pared celular, la membrana plasmática (que se encuentra en todas las células) tiene el control sobre qué sustancias entran y salen. La célula contiene también varios organelos especializados y el núcleo.

el número de antílopes, los biólogos investigarían las poblaciones de antílopes así como las poblaciones en interacción de otras especies, que forman la comunidad a la que pertenece el antílope. Sin temor a equivocación, se puede decir que como la investigación biológica ocurre en tantos niveles, la biología es la ciencia más diversa de todas.

Los principios científicos fundamentan toda investigación científica

El biólogo de Harvard E. O. Wilson define ciencia como "la actividad organizada y sistemática de reunir conocimientos sobre el mundo y condensarlos en leyes y principios que pueden ser sometidos a prueba". La investigación científica se basa en un conjunto pequeño de premisas. Aunque nunca es posible demostrar por completo la validez de estas premisas, están tan demostradas y validadas que podemos llamarlas *principios científicos*. Estos principios son: causalidad natural, uniformidad de espacio y tiempo, y percepción común.

La causalidad natural es el principio de que el origen de todo lo que sucede tiene causas naturales

En el curso de la historia humana se han seguido dos enfoques en el estudio de la vida y otros fenómenos naturales. El primero supone que algunos sucesos ocurren por intervención de fuerzas sobrenaturales que superan nuestro entendimiento. Los antiguos griegos creían que Zeus lanzaba relámpagos desde el cielo. Durante la Edad Media, muchos estaban convencidos de que la vida surgía de la materia inerte de manera espontánea. Y en alguna época se pensó que los ataques epilépticos eran resultado de una visita de los dioses.

En cambio, la ciencia se apega al segundo enfoque, el principio de la **causalidad natural**. Éste establece que todos los sucesos tienen su origen en causas naturales que tenemos la capacidad potencial de comprender. En la actualidad, entendemos que el relámpago es una descarga eléctrica, que los gusanos son las larvas de las moscas y que la epilepsia es un trastorno cerebral. El principio de la causalidad natural tiene un corolario importante: las pruebas que reunimos no están distorsionadas deliberadamente para engañarnos. Este corolario podría parecer obvio, pero algunas personas han argumentado que los fósiles no son evidencia de la evolución, sino que fueron puestos en la Tierra por Dios, para probar nuestra fe. Los enormes logros de la ciencia tienen como fundamento la premisa de la causalidad natural.

Las leyes de la naturaleza se aplican en todo tiempo y lugar

El segundo principio fundamental de la ciencia es que las leyes de la naturaleza, que se derivan del estudio del medio natural, son uniformes en el espacio y el tiempo. Por ejemplo, las leyes de la gravedad, los fenómenos luminosos y las interacciones de los átomos son los mismos hoy que hace miles de millones de años y son válidos en todas las partes de la Tierra o de nuestro universo. El principio de la uniformidad del tiempo y el espacio es de especial relieve para la biología, porque muchos sucesos biológicos importantes, como la evolución de la diversidad actual de los seres vivos, se produjeron antes de que hubiera seres humanos que los observaran.

Algunas personas creen que todos los tipos de organismos fueron creados en algún momento del pasado por la intervención directa de Dios, una doctrina llamada creacionismo. Los científicos admiten abiertamente que no es posible refutar esta idea, pero el creacionismo es contrario a la causalidad natural y a la uniformidad en el tiempo. El abrumador éxito de la ciencia al explicar los sucesos naturales por medio de causas naturales ha llevado a los científicos a rechazar el creacionismo como explicación de la diversidad de la vida sobre la Tierra.

La investigación científica se basa en la premisa de que los seres humanos percibimos los sucesos naturales de manera similar

La tercera premisa básica es que, en general, las personas somos capaces de percibir y medir los sucesos y que estas percepciones y mediciones suministran información confiable y objetiva sobre el mundo natural. Hasta cierto punto, la premisa de la percepción común objetiva es única de la ciencia. Los sistemas de valores, como los que privan en la apreciación de las artes plásticas, la poesía o la música, no presuponen una percepción común. Podemos percibir los colores y formas de un cuadro de manera parecida (el lado objetivo del arte), pero discrepar sobre su valor estético (el aspecto subjetivo humanista del arte; **FIGURA 1-3**). Los valores difieren entre individuos, muchas veces en virtud de sus ideas culturales o religiosas. Como los sistemas de valores son subjetivos y no es posible medirlos, la ciencia no puede dar respuesta a ciertas preguntas filosóficas o éticas, por ejemplo, la moralidad del aborto.

El método científico es la base de la investigación científica

Dadas estas premisas, ¿cómo estudian los biólogos el funcionamiento de la vida? La investigación científica es un método riguroso para hacer observaciones de fenómenos específicos y buscar el orden en que se basan dichos fenómenos. La biología y las demás ciencias aplican el **método científico**, que consta de seis elementos relacionados: observación, pregunta, hipótesis, predicción, experimentación y conclusión (**FIGURA 1-4**). Toda investigación científica comienza con la **observación** de un fenómeno.

▲ **FIGURA 1-3 Los sistemas de valores difieren** La ciencia supone que la gente estará de acuerdo sobre los colores y las formas de esta pintura, que son los aspectos objetivos de la percepción. Pero que cada observador dará una respuesta diferente a preguntas subjetivas, como: ¿cuál es el significado de la obra?, ¿es hermosa?, o ¿la colocaría en mi pared?

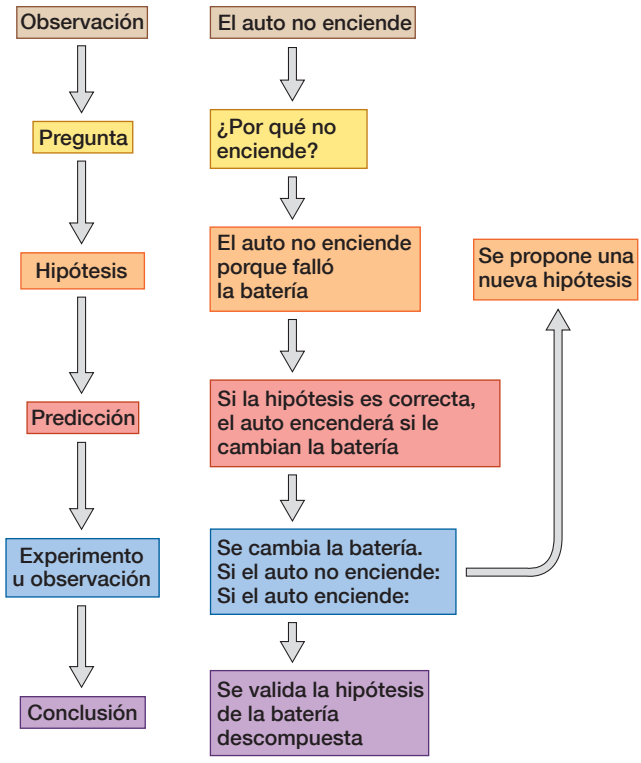
PREGUNTA Esta obra de arte contemporáneo del pintor y genetista Hunter Cole se titula "Endosimbiosis". La pintura representa una mitocondria y cloroplastos, organelos que probablemente evolucionaron al paso de millones de años a partir de bacterias que vivían dentro de otras células (*véanse* las páginas 325-326). ¿Esta información objetiva cambia tu percepción de la obra?

Dicha observación lleva a una **pregunta**: ¿cómo ocurrió esto? Luego, en un momento de lucidez (o, más a menudo, luego de intenso razonamiento), se formula una hipótesis. Una **hipótesis** es una suposición basada en observaciones anteriores, que se ofrece como posible respuesta a una pregunta y como explicación natural del fenómeno observado. Para que sea útil, la hipótesis debe llevar a una **predicción**, expresada por lo regular en un enunciado condicional: "si... entonces...". La predicción se somete a prueba mediante manipulaciones cuidadosamente controladas llamadas **experimentos**. Los experimentos producen resultados que, al analizarlos, sostienen o refutan la hipótesis, con lo que el investigador puede llegar a una **conclusión** sobre la validez de ésta. Un experimento único nunca es una base suficiente para llegar a una conclusión; el mismo investigador y otros deben poder repetir los resultados.

Los experimentos simples, por lo menos aquellos de las ciencias de la vida, ponen a prueba la afirmación de que un factor único (una **variable**) es la causa de una observación en particular. Para ser válido desde el punto de vista científico, el experimento debe descartar otras posibles variables como la causa de la observación. Por eso, los biólogos incluyen **controles** en sus experimentos. Las situaciones de control, en las que todas las variables que no se prueban se mantienen constantes, se comparan con la situación experimental en la que sólo se modifica la variable que se prueba. A comienzos del siglo XVII, Francesco Redi aplicó el método científico para probar la hipótesis de que las moscas no surgen espontáneamente de la carne en putrefacción y este método se usa todavía, como lo muestra el experimento de Malte Andersson para probar la hipótesis de que las hembras de cierta ave prefieren aparearse con los machos de cola larga (*véase* el apartado "Investigación científica: los experimentos controlados, antes y ahora", páginas 6 y 7).

Es probable que utilices alguna variación del método para resolver problemas cotidianos (*véase* la figura 1-4). Por ejemplo, digamos que vas con retraso a una cita importante, te metes de prisa al automóvil, accionas la llave del encendido y *observas* que no enciende. Te *preguntas*: "¿Por qué no enciende el coche?", lo que te lleva a una *hipótesis*: "Falló la batería". Tu hipótesis lleva a la *predicción*: con una batería nueva, el coche encenderá. Diseñas a toda velocidad un experimento: cambias tu batería por la del automóvil nuevo de tu compañero y vuelves a encender el tuyo. Tu coche arranca de inmediato, lo que valida tu hipótesis. Pero aguarda, no controlaste otras variables, como el que la batería tuviera un cable suelto. Para probarlo, puedes volver a poner tu batería vieja, colocando bien los cables, e intentar encenderlo de nuevo. Si no lo hace apretando bien los cables de la batería vieja, pero arranca en cuanto le pones la batería nueva, aislaste una sola variable: la batería. Aunque es muy tarde para llegar a tu cita, ahora puedes concluir, sin temor a equivocarte, que la batería se averió.

El método científico es potente, pero es importante entender sus limitaciones. En particular, los científicos casi nunca están seguros de haber controlado *todas* las posibles variables o de haber hecho todas las posibles observaciones que sustenten una


Observación
Pregunta
Hipótesis
Predicción
Experimento u observación
Conclusión
El auto no enciende
¿Por qué no enciende?
El auto no enciende porque falló la batería
Si la hipótesis es correcta, el auto encenderá si le cambian la batería
Se cambia la batería.
Si el auto no enciende:
Si el auto enciende:
Se valida la hipótesis de la batería descompuesta
Se propone una nueva hipótesis

▲ **FIGURA 1-4 El método científico** Las etapas del método científico están a la izquierda, y en la derecha se ilustran con un ejemplo de la "vida real".

Investigación científica

Los experimentos controlados, antes y ahora

Un experimento clásico del físico italiano Francesco Redi (1621-1697) demuestra bellamente el método científico y ejemplifica el principio de la causalidad natural en el que se basa la ciencia moderna. Redi investigó por qué aparecen gusanos (la forma larvaria de las moscas) en la carne en putrefacción. En la época de Redi, la aparición de gusanos en la carne se consideraba evidencia de generación espontánea, la creación de seres vivos a partir de la materia inerte.

Redi *observó* que las moscas pululaban alrededor de la carne fresca y que aparecían gusanos en la carne que se abandonaba algunos días. Así, formuló una *hipótesis* que se podía someter a prueba: las moscas producen los gusanos. En su *experimento*, Redi quiso comprobar una única variable: el acceso de las moscas a la carne. Por tanto, tomó dos frascos limpios y los llenó con cantidades parecidas de carne. Dejó un frasco destapado (el frasco control) y cubrió el otro con gasa para que no entraran las moscas (el frasco experimental). Hizo lo que pudo para mantener constantes otras variables (por ejemplo, el tipo de frasco, el tipo de carne y la temperatura). Al cabo de unos días, observó gusanos en la carne del frasco destapado, pero ninguno en la carne del frasco tapado. Redi *concluyó* que su hipótesis era la correcta y que los gusanos eran producidos por las moscas, no por la carne muerta (**FIGURA E1-1**). Sólo mediante experimentos controlados se pudo desechar la vieja hipótesis de la generación espontánea.

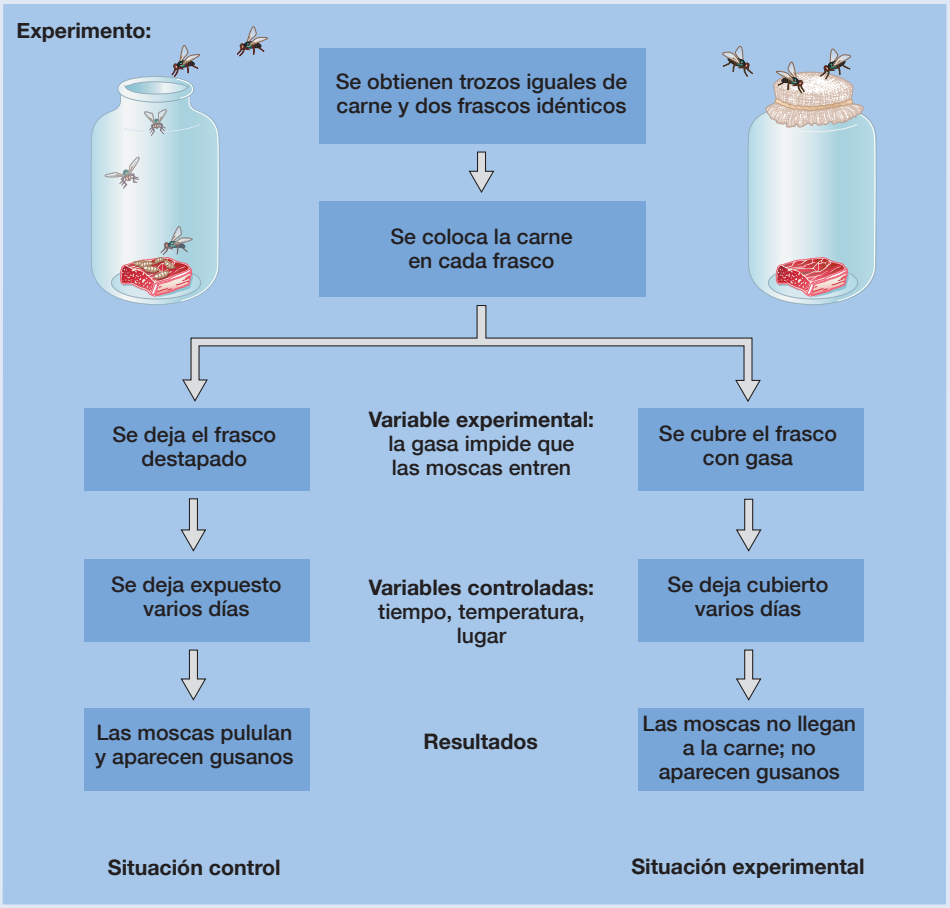
Hoy, más de 300 años después del experimento de Redi, los científicos todavía siguen la misma metodología para diseñar sus experimentos. Revisemos el experimento de Malte Andersson, diseñado para investigar la colas largas de las aves llamadas *viudas del paraíso*. Andersson *observó* que los machos —pero no las hembras— de estas aves tienen colas extravagantemente largas, las cuales ostentan al volar por las praderas africanas. Esta observación llevó a Andersson a formular una *pregunta*: ¿Por qué en particular los machos, sólo los machos, tienen colas largas? Su *hipótesis* fue que los machos tienen la cola larga porque las hembras prefieren aparearse con machos de cola larga, los cuales tienen entonces más descendientes con tal cola que los machos de cola corta. A

Observación: Las moscas pululan en la carne dejada a la intemperie. Aparecen gusanos en la carne.

Pregunta: ¿De dónde salen los gusanos en la carne?

Hipótesis: Las moscas producen los gusanos.

Predicción: SI la hipótesis es correcta, ENTONCES apartar las moscas de la carne evitará que aparezcan gusanos.


Experimento:
Se obtienen trozos iguales de carne y dos frascos idénticos
Se coloca la carne en cada frasco
Se deja el frasco destapado
Variable experimental: la gasa impide que las moscas entren
Se cubre el frasco con gasa
Se deja expuesto varios días
Variables controladas: tiempo, temperatura, lugar
Se deja cubierto varios días
Las moscas pululan y aparecen gusanos
Resultados
Las moscas no llegan a la carne; no aparecen gusanos
Situación control
Situación experimental

Conclusión: El experimento valida la hipótesis de que las moscas son el origen de los gusanos y que no ocurre generación espontánea de éstos.

▶ FIGURA E1-1 Los experimentos de Francesco Redi

PREGUNTA El experimento de Redi refutó la idea de la generación espontánea de los gusanos; pero, ¿el experimento demostró en forma convincente que las moscas producen los gusanos? ¿Qué experimento de seguimiento se necesitaría para determinar de manera más concluyente el origen de los gusanos?

partir de esta hipótesis, Andersson *predijo* que si era verdadera, entonces más hembras pondrían nidos en el territorio de machos con la cola alargada artificialmente que en el territorio de machos con la cola acortada, también en forma artificial. Así, atrapó varios machos, les recortó la cola aproximadamente a la mitad de su longitud y los liberó (grupo *experimental* 1). A otro grupo de machos le pegó las plumas que le cortaron a los primeros, como extensiones de su cola (grupo *experimental* 2). Por último, Andersson dispuso dos grupos *control.* En uno, cortó y volvió a pegar la cola (para controlar el efecto de atrapar a las aves y manipular sus plumas). En el otro, simplemente capturó y soltó a las aves. El investigador se esforzó en que la longitud de la cola fuera la única variable que cambiara. Después de unos días, Andersson contó el número de nidos que habían puesto las hembras en el territorio de cada tipo de macho. Descubrió que había más nidos en el territorio de los machos con las colas alargadas, que había menos en el de los machos con colas recortadas, y que había una cifra intermedia en el territorio de los machos control (con colas de tamaño normal) (**FIGURA E1-2**). Andersson *concluyó* que esta hipótesis era la correcta y que las hembras de las aves viudas del paraíso prefieren aparearse con machos que tengan la cola larga.

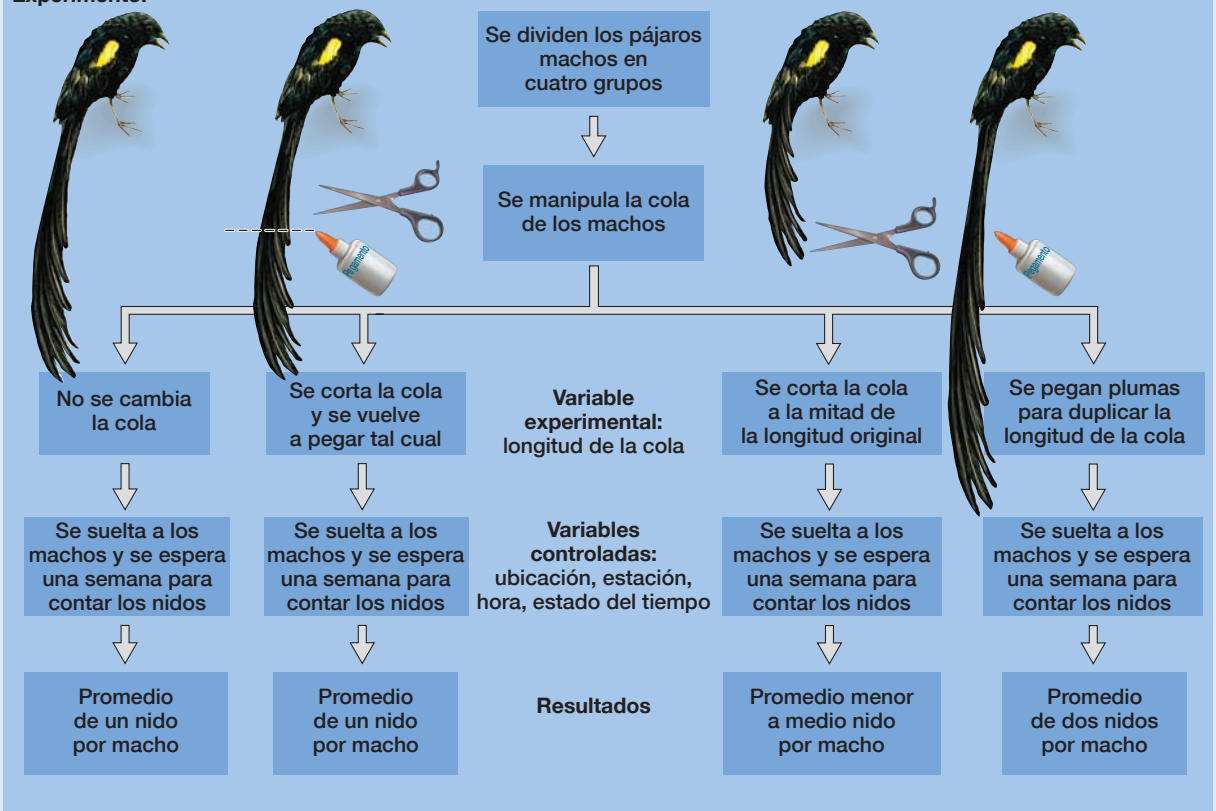
Observación: Los machos de la especie viudas del paraíso tienen colas muy largas

Pregunta: ¿Por qué los machos, no las hembras, tienen colas tan largas?

Hipótesis: Los machos tienen la cola larga porque las hembras prefieren aparearse con machos de cola larga.

Predicción: SI las hembras prefieren machos de cola larga, ENTONCES los machos con cola artificialmente larga atraerán más hembras.

Experimento:


Se dividen los pájaros machos en cuatro grupos
Se manipula la cola de los machos
No se cambia la cola
Se corta la cola y se vuelve a pegar tal cual
Variable experimental: longitud de la cola
Se corta la cola a la mitad de la longitud original
Se pegan plumas para duplicar la longitud de la cola
Se suelta a los machos y se espera una semana para contar los nidos
Se suelta a los machos y se espera una semana para contar los nidos
Variables controladas: ubicación, estación, hora, estado del tiempo
Se suelta a los machos y se espera una semana para contar los nidos
Se suelta a los machos y se espera una semana para contar los nidos
Promedio de un nido por macho
Promedio de un nido por macho
Resultados
Promedio menor a medio nido por macho
Promedio de dos nidos por macho
Grupos de control
Grupos experimentales

Conclusión: Se valida la hipótesis de que las viudas del paraíso hembras prefieren aparearse con machos de cola larga, y que es menos probable que se apareen con machos de cola corta.

▲ **FIGURA E1-2 Los experimentos de Malte Andersson**

hipótesis dada. Por tanto, las conclusiones científicas deben permanecer sujetas a revisión si así lo exigen nuevos experimentos u observaciones.

La comunicación es crucial para la ciencia

Por bien que se haya diseñado un experimento, no sirve de nada si no se comunica de manera completa y fiel. El diseño y la conclusión del experimento de Redi sobreviven hasta nuestros días porque se esmeró en anotar sus métodos y observaciones. Si los experimentos no se comunican a otros científicos con suficientes detalles, no pueden repetirse para verificar las conclusiones. Sin verificación, los hallazgos científicos no pueden usarse como base para nuevas hipótesis y más experimentos.

Un aspecto fascinante de la investigación científica es que cuando un científico llega a una conclusión, ésta suscita de inmediato nuevas preguntas que llevan a otras hipótesis y más experimentos: ¿por qué se arruinó la batería del automóvil? La ciencia es la búsqueda interminable del conocimiento.

La ciencia es un esfuerzo humano

Los científicos son personas. Los mueven las mismas ambiciones, orgullos y miedos que a los demás, y a veces cometen errores. Como veremos en el capítulo 11, la ambición tuvo un papel importante en el descubrimiento del ADN de James Watson y Francis Crick. Accidentes, conjeturas afortunadas, controversias con rivales científicos y, desde luego, las facultades intelectuales de los investigadores contribuyen en buena medida a los adelantos científicos. Para ilustrar lo que podríamos llamar la "ciencia real", veamos un caso tomado de la realidad.

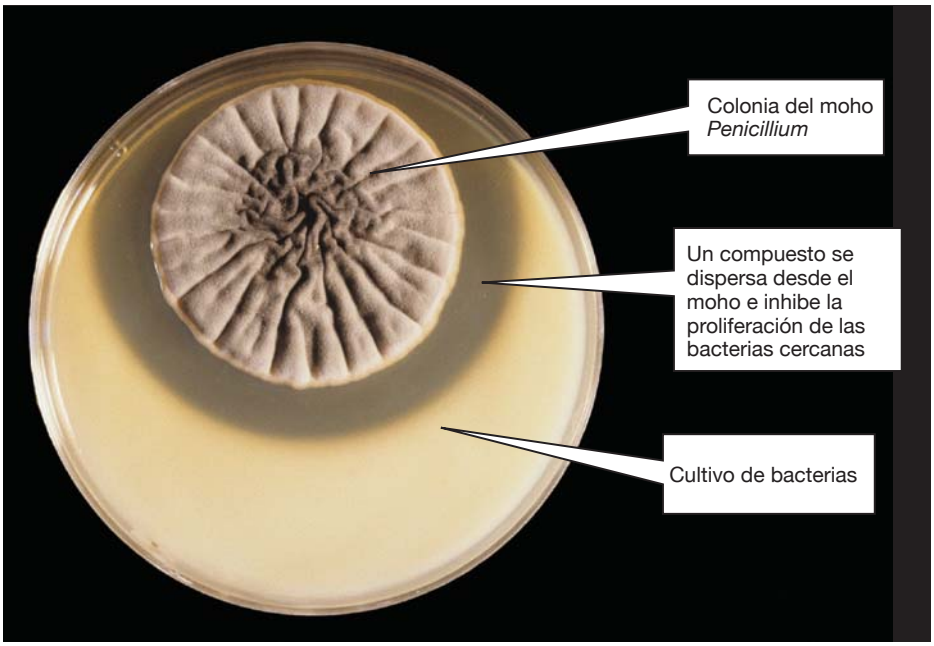
Para estudiar las bacterias los microbiólogos usan cultivos puros; es decir, placas con bacterias no contaminadas por otras bacterias o mohos. Al primer indicio de contaminación de un cultivo, se descarta entre refunfuños y acusaciones de mala técnica. Ahora bien, en una ocasión así, a finales de la década de 1920, Alexander Fleming convirtió un cultivo bacteriano arruinado en uno de los mayores avances médicos de la historia.

Uno de los cultivos bacterianos de Fleming se contaminó con un moho (una especie de hongo) llamado *Penicillium*. Antes de desechar la placa del cultivo, Fleming observó que alrededor del moho no crecían bacterias (**FIGURA 1-5**). ¿Por qué? Fleming formuló la hipótesis de que el *Penicillium* despedía un compuesto que eliminaba las bacterias. Para probar su hipótesis, realizó un experimento. Cultivó *Penicillium* en un caldo con abundantes nutrimentos, luego filtró el moho y colocó parte del líquido restante en una placa con un cultivo bacteriano sin contaminar. Desde luego, algo que estaba en el líquido mataba a las bacterias, lo que justificó la hipótesis y llevó a la conclusión de que el *Penicillium* produce algo que elimina las bacterias. Nuevas investigaciones con este extracto del moho llevaron a la producción del primer antibiótico: la penicilina, un compuesto que destruye bacterias y que, desde entonces, ha salvado millones de vidas.

Los experimentos de Fleming son un ejemplo característico de la aplicación de la metodología científica. Comenzó con una observación que llevó a una hipótesis, seguida por pruebas experimentales de ésta que desembocaron en una conclusión. Pero el método científico por sí solo habría sido inútil sin la afortunada combinación de un accidente y una brillante mente científica. Si Fleming hubiera sido un microbiólogo perfecto, no habría tenido ningún cultivo contaminado. Si hubiera sido menos observador, la contaminación le habría parecido otra placa de cultivo echada a perder. En cambio, fue el principio del tratamiento con antibióticos de las enfermedades bacterianas. Como dijo el microbiólogo francés Louis Pasteur: "la suerte favorece a la mente preparada".

Las teorías científicas han sido sometidas a pruebas exhaustivas

Los científicos usan la palabra teoría de forma distinta al uso cotidiano. Si el Dr. Watson le preguntara a Sherlock: "Estimado Holmes, ¿tienes alguna teoría de quién cometió este repugnante crimen?, en términos científicos le estaría pidiendo una hipótesis: una "conjetura informada", basada en evidencias observables, las claves. Una **teoría científica** es mucho más general y más confia-


Colonia del moho *Penicillium*
Un compuesto se dispersa desde el moho e inhibe la proliferación de las bacterias cercanas
Cultivo de bacterias

▶ **FIGURA 1-5 La penicilina destruye las bacterias** Una borrosa colonia blanca del moho *Penicillium* produjo una sustancia (la penicilina) que inhibió la proliferación de la bacteria patógena *Staphylococcus aureus* (frotada a izquierda y derecha en esta placa de medio de cultivo gelatinoso). El moho y las bacterias se ven hasta que proliferan y alcanzan densidades elevadas.

PREGUNTA ¿Por qué ciertos mohos producen compuestos tóxicos para las bacterias?

ble que una hipótesis. Lejos de ser una conjetura informada, una teoría científica es una explicación general de un fenómeno natural importante, desarrollada mediante numerosas observaciones reproducibles. En lenguaje llano, es más como un principio o una ley natural. Por ejemplo, teorías científicas como la teoría atómica (que toda la materia está compuesta por átomos) y la teoría de la gravitación (que los objetos se atraen recíprocamente) son fundamentales en la ciencia de la física. De la misma manera, la teoría celular (que todos los seres vivos están compuestos por células) y la teoría de la evolución (que veremos en la sección 1.2) son fundamentales en el estudio de la biología. Los científicos llaman "teorías" a los principios fundamentales y no "hechos", porque la premisa básica de la investigación científica es que debe emprenderse con la mente abierta. Si se encuentran pruebas convincentes, la teoría científica debe modificarse.

Un ejemplo moderno de la necesidad de tener una mente abierta a la luz de nuevas evidencias científicas es el descubrimiento de los *priones*, que son proteínas infecciosas (*véase* el estudio de caso del capítulo 3). Antes del inicio de la década de 1980, todos los patógenos conocidos poseían material genético, fuera ADN o la molécula relacionada ARN. Cuando en 1982 el neurólogo Stanley Prusiner, de la University of California (Universidad de California) en San Francisco, publicó evidencias de que la *tembladera* (una enfermedad infecciosa que causa la degeneración del cerebro de las ovejas) es en realidad causada y transmitida por una proteína sin material genético, sus resultados fueron recibidos con incredulidad generalizada. Desde entonces, se ha visto que los priones causan la "enfermedad de las vacas locas" (también llamada *encefalopatía espongiforme bovina*, EEB) que ha causado la muerte no sólo de ganado, sino de alrededor de 200 personas que comieron carne infectada. Antes del descubrimiento de los priones, la ciencia desconocía el concepto de proteína infecciosa; pero como los científicos están dispuestos a modificar las ideas aceptadas para explicar los datos nuevos, mantuvieron la integridad del proceso científico al tiempo que ampliaban nuestro entendimiento sobre cómo se producen tales enfermedades. Por sus trabajos de vanguardia, Stanley Prusiner recibió el premio Nobel de fisiología o medicina en 1997.

La ciencia se basa en el razonamiento

Las teorías científicas surgen por **razonamiento inductivo**, que es la generalización que resulta de hacer muchas observaciones que la respalden y ninguna contradictoria. Dicho en forma simple, la teoría de que la Tierra ejerce una fuerza gravitacional sobre las cosas comenzó con observaciones repetidas de objetos que caían y, por el contrario de la absoluta falta de observaciones de objetos que "cayeran para arriba". La teoría celular surge de la observación de que todos los organismos que poseen los atributos de la vida están compuestos de una o más células y que nada que no esté compuesto de células comparte estos atributos.

Una vez planteada una teoría científica, puede usarse para sostener un razonamiento deductivo. En las ciencias, el **razonamiento deductivo** es el proceso de elaboración de una hipótesis sobre cuál será el resultado de una observación o experimento, a partir de una generalización justificada, como una teoría científica. Por ejemplo, en el caso de la teoría celular, si los científicos descubrieran un nuevo organismo que exhibiera todos los atributos de la vida, deducirían con seguridad (plantearían la hipótesis) que está compuesto por células. Desde luego, el nuevo organismo debe ser examinado detenidamente bajo el microscopio para determinar su estructura celular; si surgen nuevas evidencias convincentes, puede modificarse una teoría científica.

Las teorías científicas se formulan de modo que puedan refutarse

Una diferencia importante entre una teoría científica y una convicción basada en la fe es que la primera puede refutarse, mientras que la afirmación de fe, no. Por esta posibilidad de refutación es que los científicos se refieren a los preceptos básicos de las ciencias como "teorías". Para explicar la refutabilidad, tomemos el ejemplo de los elfos. La postura científica respecto de los elfos es que no existen porque ninguna prueba objetiva denota su existencia. Las personas que creen en los elfos los describirían como criaturas tan sigilosas que no se les puede atrapar ni detectar o bien dirían que los elfos se manifiestan sólo ante quienes creen en ellos. La teoría científica de que los elfos no existen se refutaría si alguien capturara uno, o si aportara alguna otra evidencia objetiva y repetible de su existencia. En cambio, las afirmaciones de fe (por ejemplo, que los elfos existen o que toda criatura terrestre fue creada independientemente) están formuladas de manera tal que no es posible refutarlas. Por este motivo, no son ciencia, sino artículos de fe.

1.2 EVOLUCIÓN: LA TEORÍA UNIFICADORA QUE COHESIONA LA BIOLOGÍA

En palabras del biólogo Theodosius Dobzhansky, "en la biología nada es lógico si no se contempla a la luz de la evolución". ¿Por qué las víboras no tienen patas? ¿Por qué hay dinosaurios fósiles pero no dinosaurios vivos? ¿Por qué los monos se nos parecen, no sólo en el aspecto sino también en la estructura de sus genes y proteínas? Las respuestas a estas preguntas y miles más están en la evolución, que estudiaremos con detalle en la unidad 3.

La **evolución**, la noción de que los organismos modernos descienden, con modificaciones, de formas de vida anteriores, explica el origen de la diversidad de la vida y también las notables semejanzas entre organismos diferentes. Desde que dos naturalistas ingleses, Charles Darwin y Alfred Russel Wallace, formularon la teoría de la evolución a mediados del siglo XIX, ésta ha sido validada por fósiles, estudios geológicos, datación radiactiva de rocas, genética, biología molecular, bioquímica y experimentos de crianza animal para estudio de la anatomía comparada. Las personas que dicen que la evolución "es pura teoría" confunden profundamente el concepto de teoría científica.

Tres procesos naturales que sustentan la evolución

La **teoría científica de la evolución** establece que los organismos modernos descienden, con modificaciones, de formas de vida anteriores. La fuerza más importante de la evolución es la **selección natural**, proceso por el cual organismos con ciertos rasgos que les permiten enfrentar los rigores de su entorno, se reproducen con mayor éxito que otros que no los tienen. Los cambios que se producen en la evolución se deben a la acción de la selección natural sobre las variaciones hereditarias que presentan los organismos de una población y que ocasionan cambios en las generaciones subsecuentes. La variación en la que actúa la selección natural es resultado de pequeñas diferencias en la composición genética de los organismos de esa población.

La evolución es consecuencia de tres hechos naturales: la variabilidad genética entre organismos de una población debi-

da a diferencias en su ADN, la herencia de esas variaciones a los descendientes de los organismos que las poseen, y la selección natural, que favorece la reproducción de los organismos con variaciones que les ayudan a sobrevivir en su entorno.

La variabilidad genética entre organismos es hereditaria

Observa a tus compañeros y ve cuán diferentes son. También, visita un refugio animal y constata las diferencias de los perros en cuanto a tamaño, forma y color del pelaje. Aunque parte de esta variación (en particular entre tus compañeros) se debe a diferencias del entorno y del estilo de vida, mucha está influida por los genes. Por ejemplo, casi todos podríamos levantar pesas el resto de nuestra vida y casi ninguno desarrollaría un cuerpo como el de Mr. Universo.

Pero, ¿qué son los genes? La información hereditaria de todas las formas conocidas de vida se encuentra en una molécula llamada **ácido desoxirribonucleico** o **ADN** (FIGURA 1-6). El ADN de un organismo está en los **cromosomas** de cada célula; es el "mapa" genético de la célula o el "manual de instrucciones" molecular, una guía para la construcción y funcionamiento del cuerpo. Los genes son segmentos de ADN. Cada gen dirige la formación de uno de los componentes moleculares cruciales del organismo. Cuando un organismo se reproduce, pasa una copia de sus cromosomas con ADN a sus descendientes.

La exactitud del copiado del ADN es sorprendentemente alta. En las personas, ocurren tan sólo unos 25 errores (llamados **mutaciones**) por cada mil millones de subunidades de la molécula de ADN. También se producen mutaciones por daño al ADN; por ejemplo, por luz ultravioleta, partículas radiactivas o compuestos tóxicos, como los del humo del cigarro. Estos errores ocasionales pueden alterar la información de los genes o modificar el conjunto de genes en los cromosomas. Algunas mutaciones son nocivas; por ejemplo, las mutaciones de las células de la piel causadas por exceso de luz ultravioleta o de las células pulmonares expuestas a las sustancias tóxicas del humo del cigarro pueden causar cáncer.

En raras ocasiones ocurrirá una mutación cuando se forman un espermatozoide o un óvulo, de manera que el cambio se transmite a los descendientes del organismo. Por consiguiente, todas las células del nuevo organismo llevan la mutación hereditaria. Algunas de estas mutaciones impiden el desarrollo del organismo, mientras que otros cambios del material genético causan enfermedades como el síndrome de Down. Muchas mutaciones no tienen efectos observables o cambian al organismo sin ocasionar daños. Pero en circunstancias excepcionales, se produce una mutación que contribuye a la supervivencia y la reproducción del organismo. Mutaciones ocurridas hace cientos o miles de años se han transmitido de los progenitores a la descendencia a lo largo de innumerables generaciones, lo que explica las diferencias individuales de estatura, proporciones físicas, rasgos faciales y color de la piel, cabello y ojos.

▲ **FIGURA 1-6 ADN** Modelo del ADN, la molécula de la herencia. Como lo explicó uno de sus descubridores, James Watson: "Una estructura tan hermosa simplemente tenía que existir".

La selección natural tiende a conservar los genes que ayudan al organismo a sobrevivir y reproducirse

Los organismos que superan mejor las dificultades de su entorno dejan más descendientes. Estos descendientes heredan los genes que hicieron tener éxito a sus padres. Así, la selección natural conserva los genes que ayudan a los organismos a desarrollarse en su medio. Por ejemplo, podemos plantear la hipótesis de que los castores modernos tienen dientes delanteros grandes por una mutación que pasó a los descendientes de una única pareja de castores, por la cual tenían dientes más prolongados que los normales. Los castores con la mutación mordían los árboles mejor y construían presas y madrigueras más grandes y comían más corteza que los castores normales, los que no tenían la mutación. Como estos castores dientones tenían más comida y mejor refugio, podían criar más descendientes, los cuales heredaron los genes de sus padres para tener dientes grandes. Con el tiempo, los castores menos exitosos con dientes pequeños fueron cada vez más escasos y después de muchas generaciones, todos los castores tenían los dientes grandes.

Se llama **adaptaciones** a las estructuras, procesos fisiológicos o comportamientos que contribuyen a la supervivencia y a la reproducción en un ambiente particular. Casi todas las características que admiramos en otras formas de vida, como la larga cornamenta de los ciervos, las alas de las águilas y los poderosos troncos de las secuoyas, son adaptaciones con las que escapan de sus depredadores, atrapan presas, captan la luz del Sol o logran otras hazañas que favorecen su supervivencia y reproducción. Estas características se conformaron en millones de años de acción de la selección natural sobre mutaciones aleatorias.

Al paso del tiempo, las relaciones recíprocas del entorno, variación genética y selección natural, dan por resultado inevitable una evolución, es decir, un cambio en la composición genética de una población. La evolución ha sido documentada innumerables veces, tanto en laboratorio como en la vida silvestre. Por ejemplo, los antibióticos actúan como agentes de selección natural en las poblaciones de bacterias y suscitan la aparición de cepas resistentes. Las podadoras de pasto han producido cambios en la composición genética de las poblaciones de dientes de león en favor de los que producen flores con tallos muy pequeños. Los científicos han documentado la aparición espontánea de especies completamente nuevas de plantas debido a mutaciones que alteran su número de cromosomas, lo que les impide reproducirse con la especie de sus padres.

Lo que hoy ayuda a un organismo a sobrevivir, mañana puede ser una desventaja. Si cambia el entorno (por ejemplo, si se produce el calentamiento de la atmósfera), la composición genética de los organismos mejor adaptados a su ambiente cambiará también al paso del tiempo. Cuando nuevas mutaciones aleatorias incrementan la idoneidad de un organismo en un medio alterado, esas mutaciones se difundirán entre toda la población. Las poblaciones de una especie que viven en ambientes diferentes están sometidas a tipos distintos de selección natural. Si las diferen-

▲ **FIGURA 1-7** ***Triceratops* fósil** Este *Triceratops* murió en lo que hoy es la región estadounidense de Montana hace unos 70 millones de años. Nadie sabe con certeza la causa de la extinción de los dinosaurios, pero sí sabemos que no pudieron adquirir por evolución adaptaciones con la suficiente rapidez para mantener el ritmo de los cambios de su entorno.

cias son significativas y se prolongan lo suficiente, es posible que con el tiempo hagan que las poblaciones sean tan distintas unas de otras que no se puedan cruzar: evolucionó una especie nueva.

Ahora bien, si pese a todo no se producen mutaciones favorables, un cambio en el ambiente puede condenar a una especie a la extinción. Los dinosaurios (**FIGURA 1-7**) se extinguieron no por sus fallas (de hecho, prosperaron durante 100 millones de años), sino debido a que no evolucionaron con suficiente prontitud para adaptarse a los cambios de las condiciones. En las últimas décadas, las actividades humanas han acelerado drásticamente el ritmo del cambio ambiental. Las mutaciones de adaptación son en realidad escasas; así, muchas especies no consiguen adaptarse a cambios ambientales rápidos y, en consecuencia, la velocidad de la extinción se ha incrementado de manera notable. En el apartado "Guardián de la Tierra: ¿Por qué conservar la biodiversidad?" examinamos más a fondo este concepto.

1.3 CARACTERÍSTICAS DE LOS SERES VIVOS

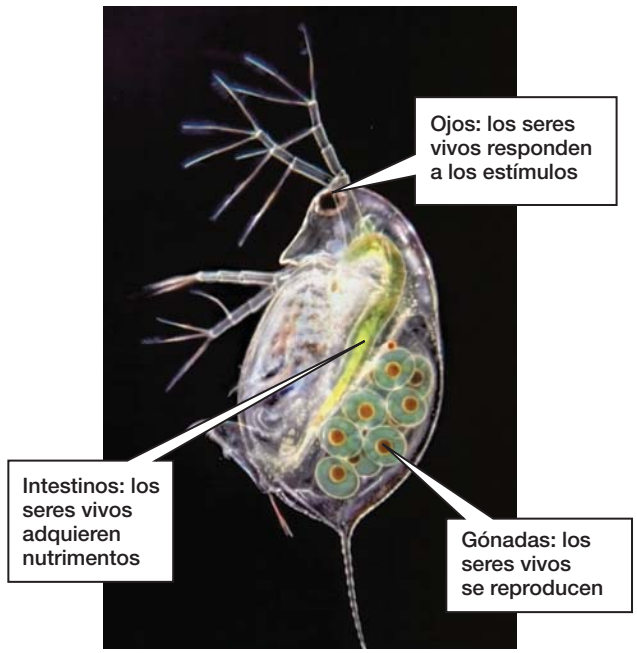
La palabra biología viene de la raíz griega *bio*, que significa vida, y de *logos*, que significa estudio (en el apéndice I se encuentran muchas otras raíces). Pero, ¿qué es la vida con exactitud? Si buscamos "vida" en el diccionario, leemos definiciones como "cualidad que distingue a un ser vital y funcional de un cuerpo inerte", mas no encontrarás de qué cualidad se trata. La vida surge como resultado de interacciones ordenadas e increíblemente complejas entre moléculas que no están vivas. ¿Cómo se originó la vida? Aunque los científicos tienen varias hipótesis sobre cómo apareció la vida en la Tierra (*véase* el capítulo 17), naturalmente es imposible demostrarlas. La vida es una cualidad intangible que se resiste a las definiciones simples, incluso entre biólogos. Sin embargo, la mayoría de ellos estaría de acuerdo en que los seres vivos comparten ciertas características que, tomadas en conjunto, no se encuentran en las cosas inertes. Las características de los seres vivos son las siguientes:

- Los seres vivos están compuestos de células con estructura compleja y organizada.
- Los seres vivos mantienen su estructura compleja y su ambiente interno estable; este proceso se denomina homeostasis.
- Los seres vivos responden a los estímulos de su ambiente.
- Los seres vivos adquieren y aprovechan materiales y energía de su ambiente y los convierten en otras formas.
- Los seres vivos crecen.
- Los seres vivos se reproducen siguiendo el mapa molecular del ADN.
- Los seres vivos, en conjunto, tienen la capacidad de evolucionar.

Ahora examinaremos estas características a detalle.

Los seres vivos son complejos, están organizados y se componen de células

En el capítulo 4 veremos cómo los investigadores de comienzos del siglo XIX, al observar seres vivos con los primeros microscopios, concibieron la **teoría celular**, que establece que la célula es la unidad básica de la vida. Incluso una célula única posee una estructura interna compleja (*véase* la figura 1-2). Todas las células contienen **genes**, las unidades de la herencia que suministran la información necesaria para controlar la vida de la célula. Las células contienen también **organelos**, especializados en cumplir funciones específicas como mover a la célula, obtener energía o sintetizar moléculas grandes. Las células siempre están rodeadas de una delgada **membrana plasmática** que encierra al **citoplasma** (los organelos y el líquido que los rodea) y que separa a la célula del medio exterior. Algunos organismos, casi todos invisibles para el ojo humano, constan de una sola célula. Tu cuerpo (y el de los organismos con los que estamos más familiarizados) está compuesto por muchas células especializadas y muy bien organizadas que cumplen funciones específicas. La pulga de agua (*Daphnia*) es un buen ejemplo de la complejidad que encontramos en una forma de vida multicelular que es más pequeña que la letra *o* de este texto (**FIGURA 1-8**).


Ojos: los seres vivos responden a los estímulos
Intestinos: los seres vivos adquieren nutrimentos
Gónadas: los seres vivos se reproducen

▲ **FIGURA 1-8** **La vida es compleja y organizada** La pulga de agua, *Daphnia longispina*, mide apenas un milímetro (una milésima de metro), pero tiene patas, boca, aparato digestivo, órganos reproductivos, ojos sensibles a la luz y un cerebro sencillo.

Guardián de la Tierra

¿Por qué conservar la biodiversidad?

La pérdida de las especies es la insensatez que quizá nunca nos perdonarán nuestros descendientes.

E. O. Wilson
Profesor de la Universidad de Harvard

¿Qué es la biodiversidad y por qué debemos conservarla? La **biodiversidad** se refiere al número total de especies de una región dada. Se calcula que en los 3,500 millones de años de historia de la vida en la Tierra, la evolución ha producido de ocho a 10 millones de especies irremplazables. De éstas, los científicos han clasificado aproximadamente 1.4 millones y sólo se ha estudiado una diminuta fracción de esta cifra. Ahora bien, la evolución no simplemente ha producido en masa millones de especies independientes. Al paso de los milenios, los organismos de una región dada han sido moldeados por fuerzas de selección natural que ejercen otras especies vivas, además del medio ambiente en el que existen. El resultado es la *comunidad*, una red complejísima de organismos interdependientes cuyas interacciones se sostienen unas a otras. Al anticipar el ciclo natural del agua, oxígeno y otros nutrimentos y al producir un suelo fértil y purificar los desechos, las comunidades contribuyen también al sostenimiento de la vida humana.

Los trópicos son el hogar de la gran mayoría de las especies de la Tierra, quizá unos siete u ocho millones establecidos en comunidades complejas. La destrucción acelerada del hábitat en los trópicos (de los bosques lluviosos a los arrecifes de coral) como resultado de las actividades humanas está llevando a la extinción a numerosas especies (**FIGURA E1-3**). La mayor parte de estas especies no estaba clasificada y otras nunca fueron descubiertas. Además de las cuestiones éticas de erradicar formas de vida irremplazables al producir la extinción de organismos desconocidos, perdemos posibles fuentes de medicina, alimento y materias primas para la industria.

Por ejemplo, un pariente silvestre del maíz que es muy resistente a las enfermedades y también perenne (es decir, que dura más de una temporada de siembra), se encontró en una parcela de 10 hectáreas en México que se planeaba talar y quemar la semana siguiente al descubrimiento. Quizá los genes de esta planta algún día podrían mejorar la resistencia del maíz a las enfermedades, o crear una planta de maíz perenne. La pervinca rosa, una planta con flores del bosque tropical de la isla de Madagascar (frente a la costa oriental de África; *véase* el detalle de la figura E1-3), produce dos sustancias que ahora se sintetizan y venden para el tratamiento de la leucemia infantil y la enfermedad de Hodgkin, un cáncer de los órganos linfáticos. El hábitat silvestre de la pervinca ha sido deforestado extensamente. Sólo alrededor de 3% de las plantas con flores del planeta han sido estudiadas en busca de sustancias que pudieran combatir el cáncer u otras enfermedades. En región del Pacífico noroeste, los taladores cortaban y quemaban el tejo como una "especie molesta" hasta que se descubrió en su corteza el activo del medicamento anticáncer Taxol®.

A muchos ecólogos también les preocupa que al eliminar especies localmente o en su totalidad, las comunidades de las que son parte cambien, pierdan estabilidad y queden más vulnerables a enfermedades o a condiciones ambientales adversas. Ciertos resultados experimentales justifican esta postura, pero las interacciones dentro de las comunidades son tan complejas que se trata de hipótesis muy difíciles de poner a prueba. Es evidente que algunas especies tienen un papel mucho más importante que otras en la conservación de la estabilidad de un ecosistema, pero nadie sabe cuáles sean las más cruciales para cada uno. Las actividades humanas han aumentado el índice natural de extinción con un factor de al menos 100 y posiblemente hasta 1,000 veces el factor antes de que aparecieran los seres humanos. Al reducir la biodiversidad para sostener a más y más personas y estilos de vida derrochadores, nos hemos metido sin saberlo en un experimento planetario sin controlar, en el que la Tierra es el laboratorio. Los ecólogos de Stanford Paul y Ann Ehrlich comparan la pérdida de la biodiversidad con la acción de quitarle los remaches a las alas de un avión. Quienes lo hacen creen que hay muchos más remaches de los que se necesitan, hasta que un día, cuando el avión despegue, se demuestre que cometieron un trágico error. A medida que las actividades humanas llevan a las especies a extinguirse sin que sepamos gran cosa de la función que cumple cada una en la compleja trama de la vida, corremos el riesgo de quitar un remache de más.

▲ **FIGURA E1-3 Biodiversidad amenazada** La destrucción de los bosques tropicales amenaza el mayor almacén de diversidad biológica de la Tierra. El hábitat de la pervinca rosa ha disminuido significativamente por la tala en Madagascar.

Los seres vivos mantienen relativamente constantes sus condiciones internas mediante la homeostasis

No es fácil mantener estructuras organizadas y complejas. Sea que pensemos en las moléculas del cuerpo o en los libros y papeles de tu escritorio, la organización tiende a disolverse en el caos si no se aplica energía para sostenerla (volveremos a este concepto en el capítulo 6). Para conservar la vida y funcionar, los organismos deben mantener razonablemente constantes sus condiciones internas; en otras palabras, deben conservar la **homeostasis** (que se deriva de dos palabras griegas que significan "mantenerse igual"). Por ejemplo, los organismos deben regular con precisión la cantidad de agua y sales dentro de las células. Sus cuerpos también deben mantener temperaturas apropiadas para que ocurran las funciones biológicas. Entre los animales de sangre caliente, órganos vitales como el cerebro y el corazón se mantienen a una temperatura tibia constante pese a las amplias fluctuaciones de la temperatura externa. La homeostasis se mantiene por medio de varios mecanismos. En el caso de la regulación de la temperatura tenemos: la sudoración en tiempo cálido y durante el ejercicio, rociarse con agua fresca (FIGURA 1-9), metabolizar más alimentos en tiempo frío, tomar el sol o simplemente ajustar el termostato de una habitación.

Desde luego, no todo se mantiene igual durante la vida de un organismo, sino que se producen cambios importantes, como el crecimiento y la reproducción. Pero no son fallas de la homeostasis, son partes específicas y programadas genéticamente del ciclo de vida de los organismos.

Los seres vivos responden a los estímulos

Para vivir, reproducirse y conservar la homeostasis, los organismos deben percibir y responder a los estímulos del medio interno y el externo. Los animales han adquirido por evolución órganos sensoriales y sistemas musculares para detectar y responder a luces, sonidos, tacto, compuestos químicos y muchos otros estímulos del ambiente. Los estímulos internos son percibidos por receptores de estiramiento, temperatura, dolor y diversos compuestos químicos. Por ejemplo, cuando tienes hambre, percibes las contracciones de tu estómago vacío y las bajas concentraciones de azúcares y grasas en la sangre. Entonces, respondes a los estímulos externos escogiendo algo apropiado para comer, como un sándwich y no un plato. Sin embargo, los animales, con su elaborado sistema nervioso y capacidad de movimiento, no son los únicos organismos que perciben y responden a los estímulos. Las plantas de tu ventana crecen hacia la luz y hasta las bacterias intestinales se mudan adonde las condiciones sean favorables, para alejarse de sustancias nocivas.

▲ **FIGURA 1-9 Los seres vivos mantienen la homeostasis** El enfriamiento por evaporación de agua, tanto de sudor como de la botella, hace que el atleta mantenga la homeostasis de la temperatura corporal.

Los seres vivos adquieren y usan materiales y energía

Los organismos necesitan materiales y energía para mantener su nivel de complejidad y organización, para crecer, mantener la homeostasis y reproducirse. Los organismos adquieren los materiales que necesitan, llamados **nutrimentos**, del aire, el agua, el suelo o de otros seres vivos. Los nutrimentos son minerales, oxígeno, agua y todas las demás sustancias químicas que conforman las moléculas biológicas. Estos nutrimentos se obtienen del entorno, donde continuamente se intercambian y reciclan entre los seres vivos y el medio abiótico (FIGURA 1-10).

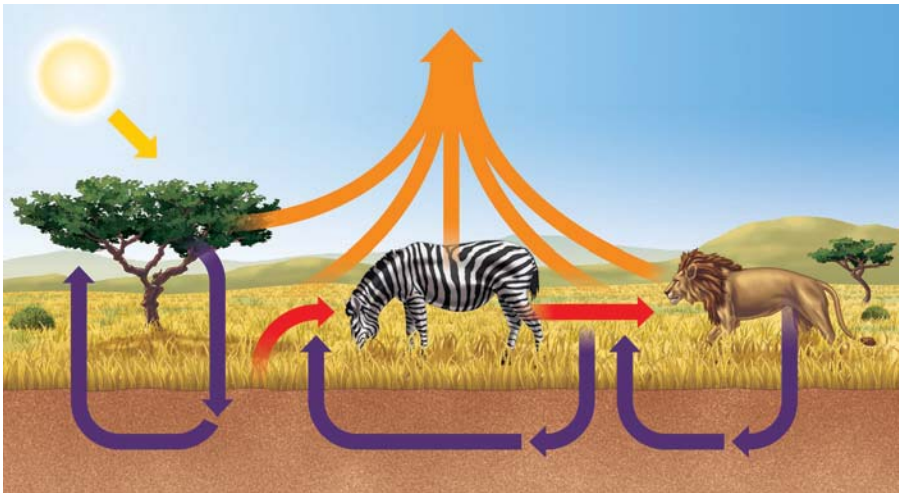
Para sostener la vida, los organismos deben obtener **energía**, que es la capacidad de realizar un trabajo, por ejemplo, efectuar reacciones químicas, producir hojas en la primavera o contraer un músculo. En última instancia, la energía que sostiene prácticamente toda la vida procede de la luz del Sol. Las plantas y algunos organismos unicelulares captan la energía de la luz solar directamente y la guardan en moléculas energéticas, como los azúcares, mediante el proceso llamado **fotosíntesis**. Sólo los organismos fotosintéticos pueden captar la energía solar. Los organismos que no pueden fotosintetizar, como los animales y los hongos, aprovechan la energía almacenada en las moléculas del cuerpo de otros organismos. Así, la energía fluye en dirección única del Sol a casi todas las formas de vida. Al final, la energía se libera en forma de calor, que no puede utilizarse para impulsar la vida (*véase* la figura 1-10).

Los seres vivos crecen

En algún momento del ciclo de vida, todo organismo se hace más grande; es decir, crece. Aunque esta característica es evidente en casi todos los animales y plantas, hasta las bacterias unicelulares crecen más o menos al doble de su tamaño inicial antes de dividirse. En todos los casos, el crecimiento comprende la conversión de las materias adquiridas del ambiente en moléculas específicas del cuerpo del organismo.

Los seres vivos se reproducen

Los organismos se reproducen, tienen descendientes de su mismo tipo y permiten la continuidad de la vida. Las maneras en que ocurre la reproducción varían enormemente con las formas de vida, pero el resultado es el mismo: la perpetuación de los genes de los padres.



▶ **FIGURA 1-10 El flujo de la energía y el reciclaje de los nutrimentos** Los organismos fotosintéticos obtienen energía de la luz solar (flecha amarilla), ésta se transfiere a los organismos que consumen otras formas de vida (flechas rojas) y se pierde como calor (flechas anaranjadas) en un flujo de una sola dirección. Por el contrario, los nutrimentos (flechas moradas) se reciclan entre los organismos y el ambiente abiótico.

Los seres vivos, en conjunto, poseen la capacidad de evolucionar

Las poblaciones de individuos evolucionan en respuesta a los cambios del ambiente. Aunque la composición genética de un único organismo es básicamente la misma a lo largo de su vida, la de una población cambia con el tiempo por obra de la selección natural.

Estudio de caso continuación

Los virus, ¿están vivos?

Los virus poseen sólo dos de las características de la vida que describimos aquí: se reproducen cuando están en una célula y evolucionan.

1.4 ¿CÓMO CLASIFICAN LOS CIENTÍFICOS LA DIVERSIDAD DE LA VIDA?

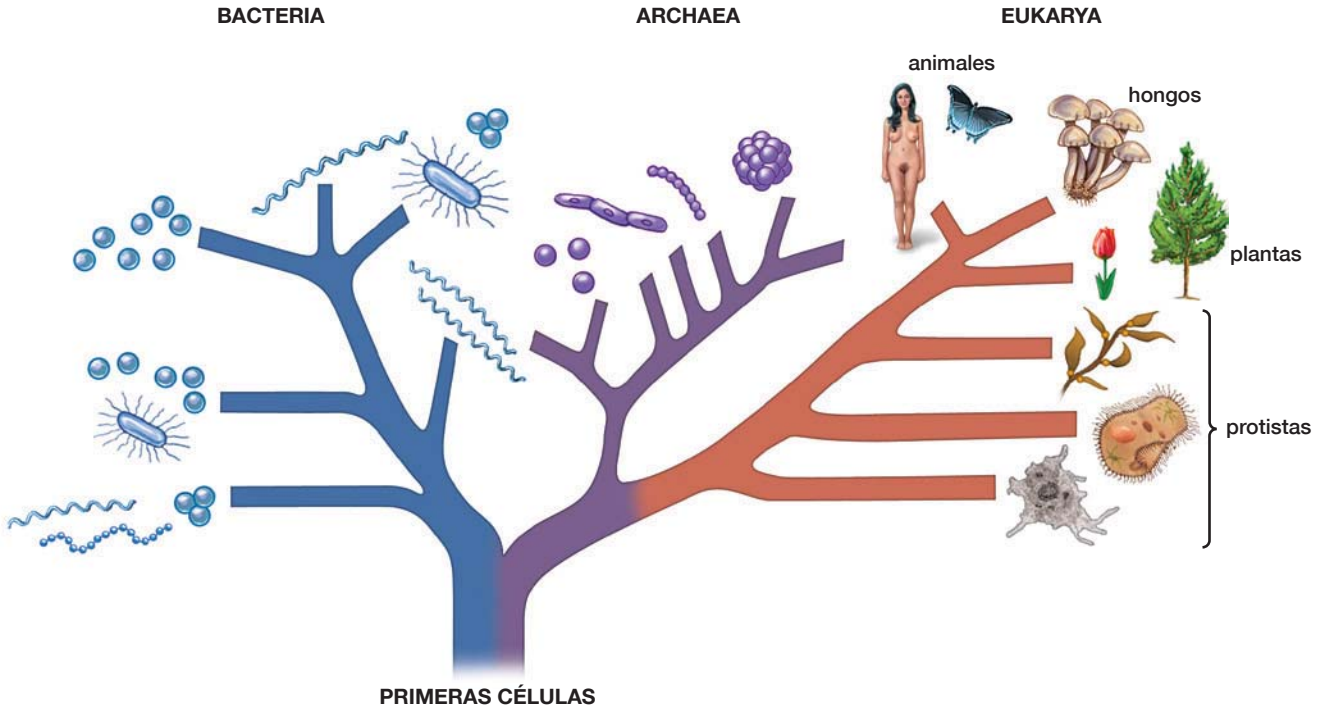
Todos los seres vivos poseen las características generales que expusimos en los párrafos anteriores, pero la evolución ha producido una variedad sorprendente de formas de vida. Los científicos clasifican a los organismos en tres grandes grupos o **dominios**: Bacteria, Archaea y Eukarya (**FIGURA 1-11**). Esta clasificación expresa diferencias fundamentales entre las células que los componen. Los miembros del dominio Bacteria y Archaea constan de células simples y únicas. Los sistemáticos (científicos que clasifican los organismos por sus relaciones evolutivas) no se han puesto de acuerdo sobre cómo distinguir a los reinos de esos dos dominios, en parte porque las células de los organismos de cada dominio son muy simples y tienen mucho en común. En cambio, los miembros del dominio Eukarya están compuestos por una o más células complejas. Este dominio tiene tres grandes divisiones o **reinos**: Fungi, Plantae y Animalia, así como un conjunto diverso de organismos casi todos unicelulares llamados protistas (*véase* la figura 1-11).

Dentro de los reinos, las categorías son filum, clase, orden, familia, género y especie. Estos agrupamientos forman una jerarquía en la que cada categoría abarca a todas las inferiores. En la última categoría, la especie, los miembros son tan parecidos que pueden cruzarse. Los biólogos se valen de un **sistema binominal** (del latín que significa "dos nombres") para designar a las especies. ¿Por qué? Por ejemplo, al animal de la figura 1-8 se le conoce como *pulga de agua* o *dafnia*, pero como hay muchos tipos de pulgas de agua, quienes las estudian tienen que ser más precisos. A cada tipo de organismo se le asigna un nombre científico de dos partes: género y especie. El género siempre va con mayúscula inicial y la especie con minúscula; los dos se ponen en cursivas. Así, la *Daphnia longispina*, la pulga de agua de la figura 1-8, pertenece al género *Daphnia* (que incluye muchas otras pulgas de agua) y a la especie *longispina* (que se refiere a la púa larga que sobresale de su parte posterior y que caracteriza a esta dafnia en particular). Las personas estamos clasificadas como *Homo sapiens* y somos los únicos miembros de este género y especie. Por este sistema binominal de nomenclatura, los científicos de todo el mundo se co-

¿Te has preguntado…

por qué los científicos estudian cosas oscuras, como las dafnias?

Cuanto más aprendemos de la vida, más nos percatamos de la interdependencia de sus formas. Las pulgas de agua o dafnias comen algas microscópicas y, en su momento, son la comida de peces jóvenes, que sobreviven, crecen y alimentan a otros peces, aves, mamíferos y personas. Además, al consumir algas microscópicas suspendidas, las dafnias limpian el agua de los lagos y así la luz solar penetra por la superficie y las plantas sumergidas prosperan. Estas plantas dan alimento y hábitat a diversos insectos acuáticos que mantienen poblaciones de peces adultos. La dafnia también es muy fácil de criar en los laboratorios y es sensible a compuestos tóxicos, así que a veces los científicos prueban la calidad del agua determinando si las dafnias pueden vivir en ella. ¿Cuál es la conclusión? Menciona cualquier organismo y los científicos darán buenas razones para estudiarlo.



▲ FIGURA 1-11 **Los dominios y reinos de la vida**

munican con mucha precisión acerca de cualquier organismo. En los párrafos siguientes daremos una breve introducción a los dominios y reinos de la vida. En la unidad 3 aprenderemos mucho más sobre la increíble diversidad y la evolución de los seres vivos.

Hay excepciones a todo conjunto simple de criterios usados para caracterizar los dominios y reinos, pero tres características son particularmente útiles: tipo de célula, cantidad de células en cada organismo y forma de adquirir la energía (Tabla 1-1).

Los dominios Bacteria y Archaea están compuestos por células procariontes; el dominio Eukarya está compuesto por células eucariontes

Hay dos tipos de células esencialmente distintas: **procariontes** y **eucariontes**. La terminación *-cariont*e se refiere al **núcleo** de la célula, un saco envuelto por una membrana que contiene el material genético celular (*véase* la figura 1-2). *Pro-* significa "antes" en griego. Es casi seguro que las células procariontes hayan evolucionado antes que las eucariontes (y, como veremos en el capítulo 17, es casi seguro que las eucariontes evolucionaron a partir de las procariontes). La células procariontes no tienen núcleo, sino que su material genético está en el citoplasma. En general son pequeñas, tienen un diámetro de una o dos micras, y carecen de organelos delimitados por membranas. Los dominios Bacteria y Archaea constan de células procariontes. En cambio, las células de Eukarya, como lo dice su nombre, son eucariontes. *Eu* significa "verdadero" en griego, pues las células eucariontes poseen un núcleo "verdadero" delimitado por una membrana. En general, las células eucariontes son más grandes que las procariontes y contienen otros y diversos organelos.

Los organismos de los dominios Bacteria y Archaea son unicelulares. Casi todos los organismos de los reinos Fungi, Plantae y Animalia son multicelulares

Todos los organismos de los dominios Bacteria y Archaea están formados de una sola célula, son **unicelulares**, aunque algunos viven en cadenas o aglomeraciones de células con poca comunicación, cooperación u organización entre ellos. La mayoría de los miembros de los reinos Fungi, Plantae y Animalia están formados de mu-

Tabla 1-1 Algunas características empleadas para clasificar los organismos

Dominio	Reino	Tipo de célula	Número de células	Adquisición de la energía
Bacteria	(En discusión)	Procarionte	Unicelular	Autótrofa o heterótrofa
Archaea	(En discusión)	Procarionte	Unicelular	Autótrofa o heterótrofa
Eukarya	Fungi	Eucarionte	Multicelular	Heterótrofa
	Plantae	Eucarionte	Multicelular	Autótrofa
	Animalia	Eucarionte	Multicelular	Heterótrofa
	"Protistas"*	Eucarionte	Uni- y multicelular	Autótrofa o heterótrofa

* Las "protistas" son un conjunto diverso de organismos que incluyen varios reinos que están en discusión.

chas células, son **multicelulares**; su vida depende de la comunicación y cooperación íntima de numerosas células especializadas.

Los organismos de los diferentes reinos tienen maneras distintas de obtener energía

Los organismos fotosintéticos, que incluyen algunas arqueas, bacterias, protistas y casi todas las plantas, son **autótrofos**, es decir, se alimentan ellos mismos. Los organismos que no pueden hacer fotosíntesis, como algunas arqueas, bacterias, protistas y todos los hongos y los animales, son **heterótrofos**, es decir, que se alimentan de otros. Algunos heterótrofos, como las arqueas, bacterias y hongos, absorben moléculas alimenticias individuales del exterior; otros, como la mayoría de los animales, ingieren trozos de alimentos que descomponen en moléculas dentro de su tracto digestivo.

Estudio de caso continuación

Los virus, ¿están vivos?

Observa que no incluimos a los virus en el sistema de clasificación de la vida. Infectan las células de todas las formas de vida conocidas, pero no se sabe cómo ni cuándo evolucionaron.

Enlaces *con la vida diaria*

El conocimiento de la biología arroja luces sobre la vida

Algunas personas consideran que la ciencia es una actividad "deshumanizadora" y piensan que una comprensión tan profunda del mundo nos quita visión de conjunto y capacidad de asombro. Nada puede estar más alejado de la verdad, como descubrimos una y otra vez en nuestra vida. Por ejemplo, las flores del lupino tienen dos pétalos bajos que forman una vaina que guarda las partes reproductivas masculina y femenina (FIGURA E1-4). En las flores jóvenes, el peso de una abeja sobre esos pétalos hace que el polen (que lleva el esperma) salga de la vaina y se pegue al vientre de la abeja (*véase* el recuadro en la figura E1-4). En las flores maduras, listas para ser fecundadas, la parte reproductiva femenina se proyecta por entre los pétalos bajos. Cuando llega una abeja cubierta de polen, deja algunos granos que contienen el esperma de lupino.

¿Este conocimiento de las flores del lupino nos impide apreciarlas? Lejos de ello. Contemplamos los lupinos con gran deleite porque entendemos algo de las relaciones recíprocas entre forma y función, entre abejas y flores, que conformaron la evolución de la flor. Hace algunos años, cuando estábamos acuclillados junto a un lupino silvestre en el Olympic National Park (Parque Nacional Olímpico) del Estado de Washington, un anciano se acercó y nos preguntó qué mirábamos con tanta insistencia. Escuchó con interés la explicación que le dimos de la estructura de la planta y se fue a otra mata de lupinos a observar a las abejas alimentándose. Él también sintió el aumento en el asombro que viene con el entendimiento.

En este libro queremos transmitirte ese entendimiento y asombro, y esperamos que tú también lo experimentes. Asimismo, enfatizamos que la biología no es una obra concluida, sino una exploración que, de hecho, acaba de comenzar. No podríamos ser más enfáticos en invitarte a unirte a la aventura de los descubrimientos biológicos a lo largo de tu vida, aunque no pienses en hacer una carrera en este campo. No asumas que la biología es otra materia que tienes que cursar, otro grupo de hechos por memorizar; por el contrario, piensa que la biología es una ruta hacia nuevos conocimientos sobre ti mismo y sobre la vida que te rodea en la Tierra.

▲ **FIGURA E1-4 Lupinos silvestres** Miles de personas visitan Hurricane Ridge, en el Olympic National Park (Parque Nacional Olímpico) del Estado de Washington, para contemplar con asombro el monte Olimpo, pero pocos se toman la molestia de investigar las pequeñas maravillas que tienen a sus pies. (Inserto) Una flor de lupino deposita polen en el abdomen de una abeja.

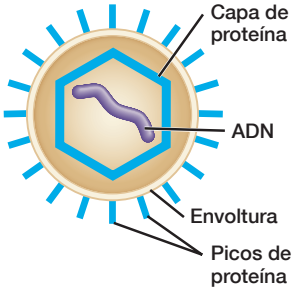
Estudio de caso otro vistazo

Los virus, ¿están vivos?

Los investigadores dieron su primera ojeada a los virus a mediados de la década de 1930, a través del recién inventado microscopio electrónico. Descubrieron que los virus más simples contienen material genético (ADN o ARN) rodeado por una capa de proteínas. Éste fue el primer indicio de que los virus no están compuestos por células. Muchos virus, como el del Ébola y del herpes, son algo más complejos y tienen una recubrimiento derivado en parte de la membrana de las células que infectan (**FIGURA 1-12**). Tienen picos de proteína que salen de su superficie y les ayudan a adherirse e infectar las células de sus víctimas. Pero esta complejidad no se acerca a la de una célula.

Los virus parecen ser paquetes inertes de compuestos biológicos complejos, es decir, mientras no invaden una célula viva. Cuando un virus penetra en la célula anfitriona, se apodera de sus procesos metabólicos y usa la energía, los organelos y los materiales de ésta para producir nuevos virus. Una vez recién formados salen de la célula, muchas veces rompiéndola, y en ocasiones adoptan una envoltura hecha de la membrana plasmática de ésta. Los errores en la copia del material genético del virus o la recombinación accidental de material genético de diversos virus, o de la propia célula, producen mutaciones que permiten a los virus evolucionar. Mediante su evolución, a veces los virus se vuelven más contagiosos o más mortíferos o adquieren la capacidad de infectar nuevos huéspedes.

La estructura poco compleja de los virus, junto con los sorprendentes avances de la biotecnología, ha permitido a los científicos sintetizar virus en el laboratorio, con materiales disponibles en las compañías de suministros químicos. El primer virus sintetizado fue el pequeño y relativamente simple virus de la polio. Lograron esta proeza en 2002 Eckard Wimmer y sus colaboradores de la Universidad de Nueva York en Stony Brook. ¿Los investigadores crearon vida en el laboratorio? Algunos científicos contestarían afirmativamente, porque definen la vida por su capacidad de reproducirse y evolucionar. La definición más rigurosa de vida propuesta en este capítulo explica por qué la mayoría de los científicos concuerda en que los virus no son exactamente una "forma de vida": no están compuestos de células, no obtienen ni aprovechan su propia energía y nutrimentos, no hacen nada por mantener la homeostasis, no responden a los estímulos y no crecen. Como dice el virólogo Luis Villarreal de la Universidad de California en Irvine: "los virus son parásitos que bordean los límites entre la vida y la materia inerte".



▲ **FIGURA 1-12 Virus del herpes**

BioÉtica Considera esto

El anuncio de Wimmer y sus colaboradores de que habían sintetizado el virus de la polio generó gran polémica dentro y fuera de la comunidad científica. La gente mostró su preocupación de que estas investigaciones pusieran en peligro la erradicación de la polio, pues la vacunación general casi ha erradicado al virus. Se teme que ahora, bioterroristas sinteticen virus letales y muy contagiosos, como del Ébola. Los investigadores respondieron que sólo aplicaron conocimientos y técnicas ya conocidas para demostrar el principio de que los virus son entidades esencialmente químicas que se pueden sintetizar en el laboratorio. ¿Crees que los científicos deben sintetizar virus? ¿Cuáles son las implicaciones de prohibir esas investigaciones?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

1.1 ¿Cómo estudian los científicos la vida?

Los científicos establecen una jerarquía de niveles de organización, como se ilustra en la figura 1-1. La biología se basa en los principios científicos de causalidad natural, uniformidad en el espacio y el tiempo y percepción común. En biología, el conocimiento se adquiere mediante la aplicación del método científico, que comienza con una observación que lleva a una pregunta y ésta a una hipótesis. La hipótesis lleva a una predicción que se somete a prueba con experimentos controlados que deben ser repetibles. Los resultados de los experimentos validan o refutan la hipótesis y llevan a una conclusión sobre la validez de ésta. Una teoría científica es una explicación general de fenómenos naturales formulada mediante copiosos experimentos y observaciones reproducibles.

1.2 Evolución: la teoría unificadora que cohesiona la biología

La evolución es la teoría científica de que los organismos modernos descienden, con modificaciones, de formas de vida anteriores. La evolución ocurre como consecuencia de diferencias genéticas (causadas por mutaciones) entre los miembros de una población, de la herencia de esas variaciones en los descendientes y de la selección natural de aquellas variaciones que mejor adaptan un organismo a su ambiente.

1.3 Características de los seres vivos

Los organismos poseen las siguientes características: su estructura es compleja y organizada, mantienen la homeostasis, responden a los estímulos, toman energía y materiales del ambiente, crecen, se reproducen y tienen la capacidad de evolucionar. Los organismos fotosintéticos captan y almacenan la energía de la luz solar en moléculas energéticas. Casi todos obtienen sus nutrimentos del ambiente abiótico. Los organismos que no pueden fotosintetizar y, por tanto, tienen que comer a otros organismos, obtienen toda su energía y casi todos sus nutrimentos de los organismos que comen.

1.4 ¿Cómo clasifican los científicos la diversidad de la vida?

Los organismos pueden agruparse en tres principales categorías llamadas dominios: Archaea, Bacteria y Eukarya. En el dominio Eukarya hay tres reinos: Fungi, Plantae y Animalia, y eucariontes unicelulares conocidos colectivamente como "protistas". Las características que se emplean para clasificar a los organismos son: tipo de célula (eucarionte o procarionte), cantidad de células (unicelular o multicelular) y la forma de adquirir energía (autótrofos o heterótrofos). El material genético de las eucariontes está guardado en un núcleo rodeado por una membrana. Las células procariontes

no tienen núcleo. El alimento que obtienen los organismos heterótrofos se ingiere en trozos o se absorbe en moléculas del ambiente. Las características de dominios y reinos se resumen en la tabla 1-1.

Términos clave

ácido desoxirribonucleico (ADN), *10*
adaptación, *10*
aparatos o sistemas, *2*
átomo, *2*
autótrofo, *16*
biodiversidad, *12*
biosfera, *2*
causalidad natural, *4*
célula, *2*
citoplasma, *11*
comunidad, *2*
conclusión, *5*
control, *5*
cromosoma, *10*
dominio, *14*
ecosistema, *2*
elemento, *2*
energía, *13*
especie, *2*
eucarionte, *15*
evolución, *9*
experimento, *5*
fotosíntesis, *13*
gen, *11*
heterótrofo, *16*
hipótesis, *5*
homeostasis, *13*
membrana plasmática, *11*
método científico, *4*
molécula, *2*
molécula orgánica, *2*
multicelular, *16*
mutación, *10*
núcleo, *15*
nutrimento, *13*
observación, *4*
organelo, *11*
organismo, *2*
órgano, *2*
población, *2*
predicción, *5*
pregunta, *5*
procarionte, *15*
razonamiento deductivo, *9*
razonamiento inductivo, *9*
reino, *14*
selección natural, *9*
sistema binominal, *14*
tejido, *2*
teoría celular, *11*
teoría científica, *8*
teoría científica de la evolución, *9*
unicelular, *15*
variable, *5*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. La mínima partícula de un elemento que conserva todas las propiedades de éste es un/a _____. La mínima unidad de la vida es el/la _____. Casi todas las moléculas de las células tienen una estructura de átomos de _____ y se llaman _____. Las células de un tipo específico de los organismos multicelulares se combinan para formar _____.
2. Un/a _____ es una explicación general de fenómenos naturales que se basa en pruebas y observaciones amplias y reproducibles. En cambio, un/a _____ es una explicación propuesta de sucesos observados. Para responder preguntas específicas sobre los seres vivos, los biólogos siguen un sistema general llamado _____.
3. Una importante teoría científica que explica por qué los organismos son tan parecidos y al mismo tiempo tan diversos es la teoría _____, la cual postula que la diversidad de la vida es resultado principalmente de la _____.
4. La molécula que guía la formación y funcionamiento del cuerpo de un organismo se llama [nombre completo] _____ y se abrevia _____. Esta molécula grande contiene segmentos diferenciados con instrucciones específicas. Estos segmentos se llaman: _____.
5. Anota lo siguiente respecto de los seres vivos: Los seres vivos se mantienen mediante _____ un medio interno relativamente estable. Los seres vivos responden a _____. Los seres vivos adquieren y aprovechan _____ y _____ del ambiente. Los seres vivos están compuestos de células con estructuras _____ y _____.

Preguntas de repaso

1. Anota la jerarquía de la organización de la vida de un átomo a un organismo multicelular y explica en forma breve cada nivel.
2. ¿Cuál es la diferencia entre una teoría científica y una hipótesis? Explica cómo los científicos se valen de cada una. ¿Por qué los científicos llaman "teorías" a los principios básicos y no "hechos"?
3. Explica las diferencias entre razonamiento inductivo y deductivo y da un ejemplo, real o hipotético, de cada uno.
4. Describe el método científico. ¿Cómo usamos el método científico en la vida cotidiana?
5. ¿Cuáles son las diferencias entre un cristal de sal y un árbol? ¿Cuál está vivo? ¿Cómo se sabe?
6. Define y explica los términos selección natural, evolución, mutación, creacionismo y población.
7. ¿Qué es la evolución? Describe brevemente cómo ocurre la evolución.
8. Define *homeostasis*. ¿Por qué los organismos deben adquirir continuamente energía y materiales del ambiente externo para mantener la homeostasis?

Aplicación de conceptos

1. Repasa la características de los seres vivos y comenta si los seres humanos somos únicos.
2. Repasa el experimento de Alexander Fleming que llevó al descubrimiento de la penicilina. Diseña un control apropiado para el experimento en que Fleming aplicó un medio filtrado de un cultivo de *Penicillium* a placas de bacterias.
3. La ciencia se basa en principios como el de uniformidad en el espacio y el tiempo y el de percepción común. Supongamos que los seres humanos encontramos vida inteligente en un planeta de otra galaxia, la cual evolucionó en condiciones muy diferentes. Comenta los dos principios que acabamos de mencionar y explica cómo afectarían la naturaleza de las observaciones científicas en los dos planetas, así como la comunicación de esas observaciones.
4. Identifica dos tipos diferentes de organismos que hayas visto en interacción; por ejemplo, una oruga en una planta de algodoncillo o una abeja en una flor. Ahora, plantea una hipótesis simple sobre la interacción. Usa el método científico y tu imaginación para diseñar un experimento con el que pondrías a prueba la hipótesis. Determina las variables y contrólalas.
5. Explica un caso en el que tu conocimiento de un fenómeno refuerza tu apreciación del mismo.

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

UNIDAD 1

La vida de la célula

Las células pueden ser organismos complejos e independientes, como este protista de agua dulce, un ciliado del género *Vorticella*, que consta de un cuerpo celular grande y redondo con una "boca" en la parte superior. De ésta se proyectan cilios que se agitan y producen corrientes de agua que acarrean alimento (protistas más pequeños y bacterias). Un tallo retorcido une a la *Vorticella* con objetos de su medio de agua dulce. Cuando la célula siente una perturbación, el tallo se contrae rápidamente para alejar al cuerpo celular del peligro.

Átomos, moléculas y vida

Capítulo 2

▲ El *Endurance* atrapado en el hielo.

Estudio de caso

Aplastados por el hielo

BASTARON CINCO MINUTOS para que el *Endurance* desapareciera en las profundidades del mar, pero el capitán no se hundió con su barco ni su tripulación corrió peligro de ahogarse. Observaron desde el hielo, a salvo pero abatidos, donde habían acampado tres semanas antes.

Capitaneado por el explorador y aventurero sir Ernest Shackleton, el *Endurance* y su tripulación de científicos y marinos veteranos habían zarpado de Plymouth, Inglaterra, en agosto de 1914. Su meta: cruzar la Antártica en un trineo de perros vía el polo Sur. Cinco meses después, cuando el barco dejó atrás el mar de Weddell en dirección de su atracadero, un tiempo frío fuera de temporada congeló las aguas que lo rodeaban y, literalmente, atrapó al barco entre el hielo y lo aplastó lentamente. La tripulación pasó a bordo noches en vela mientras rechinaba la madera alrededor de sus literas: crujía, se agrietaba y, a veces, se astillaba. Cuando la presión amenazó con partir las cubiertas bajo los pies de los marineros, Shackleton ordenó a la tripulación que evacuara y que usaran los trineos para acarrear sus provisiones al hielo, donde montaron un campamento.

El 21 de noviembre de 1915, el *Endurance* se movió. La popa se elevó conforme el barco se deslizaba bajo el hielo. Shackleton y su tripulación observaron sobrecogidos desde una distancia prudente. Tuvieron que soportar otros tres meses de frío incesante en el campamento congelado, en espera de que el hielo aflojara sus tenazas y el mar fuera navegable para los pequeños botes que habían rescatado del barco condenado.

El *Endurance* quedó atrapado y se hundió aplastado por el hielo en expansión que flotaba sobre el mar Antártico. La mayoría de los líquidos, incluyendo el agua, se contraen y se vuelven más densos al enfriarse; pero cuando el agua se congela, sufre una transformación inusitada que produce un sólido que es menos denso y que, por tanto, flota en lo que queda líquido. ¿Por qué ocurre esto? ¿Por qué el *Endurance* quedó aplastado por el hielo a su alrededor? ¿Qué influencia tienen las propiedades peculiares del agua en la vida en la Tierra?

De un vistazo

Estudio de caso Aplastados por el hielo

2.1 ¿Qué son los átomos?

Los átomos, las unidades estructurales básicas de los elementos, están compuestos por partículas todavía más pequeñas

Investigación científica La radiactividad en la investigación

2.2 ¿Cómo interactúan los átomos para formar moléculas?

Los átomos interactúan con otros átomos cuando hay vacíos en su capa electrónica externa

Los radicales libres reaccionan fuertemente y pueden dañar las células

Enlaces con la vida diaria Bueno..., ¿qué gas debería usar para inflar mi dirigible o para llenar el tanque de mi automóvil?

Los enlaces químicos unen a los átomos en moléculas

Se forman enlaces iónicos entre átomos con carga eléctrica diferente llamados iones

Guardián de la salud ¿Es bueno el chocolate para la salud?

Se forman enlaces covalentes entre átomos sin carga que comparten electrones

Los enlaces de hidrógeno son fuerzas de atracción entre moléculas polares

2.3 ¿Por qué el agua es tan importante para la vida?

Las moléculas de agua se atraen entre sí

El agua interactúa con muchas otras moléculas

Estudio de caso continuación Aplastados por el hielo

Las soluciones en agua pueden ser ácidas, básicas o neutras

El agua modera los efectos de los cambios de temperatura

Estudio de caso continuación Aplastados por el hielo

El agua forma un sólido singular: el hielo

Estudio de caso otro vistazo Aplastados por el hielo

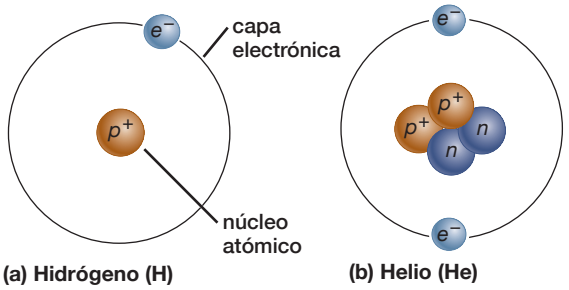
2.1 ¿QUÉ SON LOS ÁTOMOS?

Si cortas en partes un diamante (una forma de carbono), cada parte seguirá siendo carbono. Si pudieras hacer divisiones más y más pequeñas de estas partes, al final tendrías un montón de átomos de carbono tan pequeños, que 100 millones puestos en fila se extenderían apenas en un centímetro.

Los átomos, las unidades estructurales básicas de los elementos, están compuestos por partículas todavía más pequeñas

El carbono es un ejemplo de un **elemento,** una sustancia que no puede separarse en sustancias más simples ni convertirse en otras sustancias por medios químicos ordinarios (no podrías modificar elementos en el laboratorio de química de tu escuela). Los elementos, solos o combinados, forman toda la materia. Los **átomos** son las unidades estructurales fundamentales de los elementos; cada átomo conserva todas las propiedades de su elemento. Por su parte, los átomos están compuestos de un núcleo central alrededor del cual orbitan electrones (FIGURA 2-1). El **núcleo atómico** (llamado simplemente "núcleo") contiene dos clases de partículas subatómicas: **protones**, con carga positiva, y **neutrones**, sin carga. Los **electrones** en órbita alrededor del núcleo son partículas muy ligeras y con carga negativa. En general, los átomos tienen el mismo número de electrones y protones, de modo que son eléctricamente neutros.

Noventa y dos tipos de átomos se forman de manera natural y componen la unidad estructural de un elemento diferente. El número de protones del núcleo, el **número atómico**, es la característica que define a cada elemento. Por ejemplo, todo átomo de hidrógeno tiene un protón en el núcleo, todo átomo de carbono tiene seis protones y todo átomo de oxígeno tiene ocho; por tanto, el número atómico de estos átomos es 1, 6 y 8, respectivamente. Para equilibrar la carga positiva de los protones hay un número igual de electrones. Cada elemento tiene propiedades físicas y químicas exclusivas, basadas en el número y la configuración de las partículas subatómicas. Por ejemplo, algunos elementos, como el oxígeno y el hidrógeno, son gases a temperatura ambiental; otros, como el plomo, son sólidos extremadamente densos. Algunos reaccionan fácilmente con otros átomos; otros más permanecen inertes. En la biosfera, casi todos los elementos aparecen en cantidades pequeñas y pocos son esenciales para la vida en la Tierra. En la tabla periódica (apéndice II), los elementos se organizan por su número atómico (hileras o familias) y sus propiedades químicas (columnas o periodos). En la Tabla 2-1 se encuentran los elementos más comunes de los seres vivos. Cuatro elementos: oxígeno, carbono, hidrógeno y nitrógeno, suman alrededor de 96% del peso del cuerpo humano; en el resto de los organismos, el porcentaje es parecido. Por este motivo, estos elementos a veces se llaman los "ladrillos" de la vida en la Tierra.



▲ **FIGURA 2-1 Modelos atómicos** Representaciones estructurales de los dos átomos más pequeños, **(a)** hidrógeno y **(b)** helio. En estos modelos simplificados, los electrones (azul claro) se representan como planetas en miniatura que recorren órbitas específicas alrededor de un núcleo que contiene protones (dorado) y neutrones (azul oscuro).

Tabla 2-1 Elementos comunes de los organismos vivos

Elemento	Número atómico[1]	Masa atómica[2]	% por peso en el cuerpo humano[3]
Oxígeno (O)	8	16	65
Carbono (C)	6	12	18.5
Hidrógeno (H)	1	1	9.5
Nitrógeno (N)	7	14	3.0
Calcio (Ca)	20	40	1.5
Fósforo (P)	15	31	1.0
Potasio (K)	19	39	0.35
Azufre (S)	16	32	0.25
Sodio (Na)	11	23	0.15
Cloro (Cl)	17	35	0.15
Magnesio (Mg)	12	24	0.05
Hierro (Fe)	26	56	Trazas
Flúor (F)	9	19	Trazas
Zinc (Zn)	30	65	Trazas

[1] Número atómico: número de protones en el núcleo atómico.
[2] Masa atómica: masa total de protones, neutrones y electrones (insignificante). Las cifras están redondeadas.
[3] Porcentaje aproximado del elemento, por peso, en el cuerpo humano.

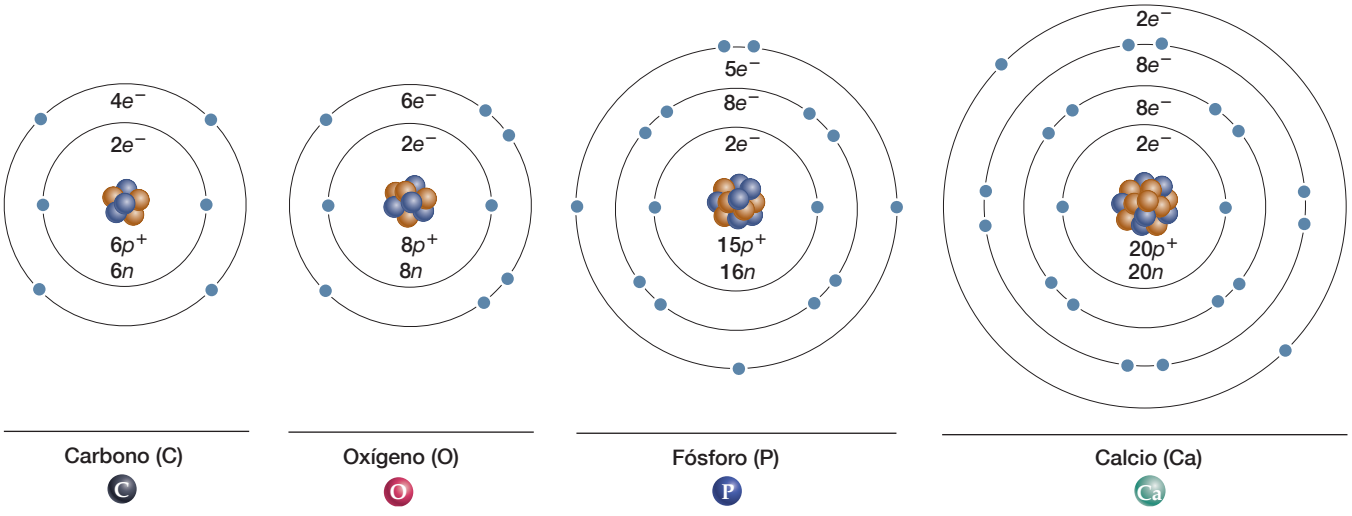
Todos los átomos, salvo el hidrógeno, tienen más de un protón en el núcleo. Pero los protones, como tienen carga positiva, se repelen unos a otros. ¿Cómo es que se compactan en el núcleo? La respuesta está en los neutrones, que actúan como "apaciguadores" entre los protones para que estén unos junto a otros. Los neutrones tienen la misma masa que los protones y todos los átomos, salvo el hidrógeno, tienen neutrones. La **masa atómica** de un elemento (*véase* el apéndice II) es la masa total de protones, neutrones y electrones (la masa de los electrones es insignificante en comparación con la de protones y neutrones). Los átomos del mismo elemento tienen a veces un número diferente de neutrones; cuando esto ocurre, los átomos se llaman **isótopos** de cada uno. La masa atómica de esos elementos es un promedio que tiene en cuenta la abundancia relativa de los isótopos de un elemento. Casi todos los isótopos son estables, pero algunos son **radiactivos**; es decir, se desintegran espontáneamente, forman otros átomos y liberan energía durante el proceso. Los isótopos radiactivos son herramientas extremadamente útiles para estudiar los procesos biológicos (*véase* el apartado "Investigación científica: la radiactividad en la investigación").

Los electrones ocupan regiones específicas llamadas "capas electrónicas" que corresponden a distintos niveles de energía

Como sabrás, por haber experimentado con imanes, los polos iguales se rechazan y los opuestos se atraen. De la misma manera, los electrones, que tienen carga eléctrica negativa, se repelen y son atraídos por los protones con carga positiva del núcleo. Un átomo con muchos protones en el núcleo necesita muchos electrones para compensarlos. Estos electrones orbitan el núcleo atómico en espacios tridimensionales bien definidos llamados **capas electrónicas**. Para simplificar, dibujamos estas capas como anillos de diámetro creciente alrededor del núcleo (**FIGURA 2-2**). Cuanto más lejos esté una capa electrónica del núcleo, mayor es la energía de los electrones que la ocupan.

Los electrones de un átomo llenan primero la capa más cercana al núcleo y luego ocupan capas de niveles superiores. La capa electrónica más cercana al núcleo atómico sólo puede contener dos electrones, los cuales llevan la menor energía posible. La primera capa es la única en los átomos de hidrógeno y helio (*véase* la figura 2-1). La segunda capa, correspondiente a un nivel de energía superior, puede tener hasta ocho electrones. Así, un átomo de carbono con seis electrones tiene dos en la primera capa y cuatro en la segunda (*véase* la figura 2-2). Observa que los electrones se distribuyen por separado en cuatro regiones conforme llenan una capa exterior; conforme se suman electrones para equilibrar las cargas positivas de núcleos más grandes, los electrones comienzan a formar pares.

Los núcleos y las capas atómicas cumplen funciones complementarias en los átomos. Los núcleos (suponiendo que no son radiactivos) dan estabilidad, mientras que las capas electrónicas



▲ **FIGURA 2-2 Capas electrónicas de los átomos** Casi todos los átomos biológicamente importantes tienen por lo menos dos capas electrónicas. La primera capa, la más cercana al núcleo, puede contener dos electrones. La siguiente contiene un máximo de ocho. Las capas más distantes aceptan más electrones.

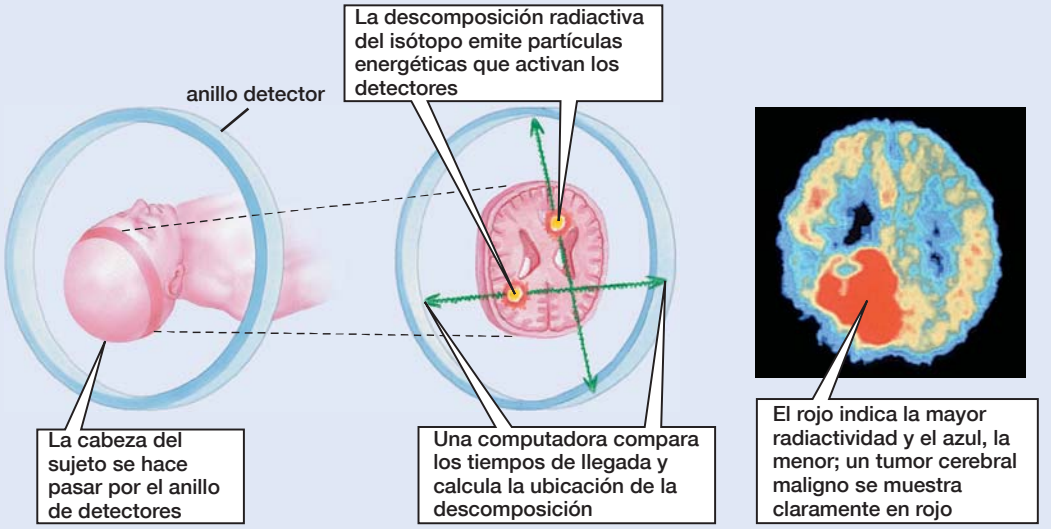
PREGUNTA ¿Por qué los átomos que reaccionan con otros tienen capas exteriores incompletas?

Investigación científica

La radiactividad en la investigación

¿Cómo saben los biólogos que el ADN es el material genético de las células? ¿Cómo miden los paleontólogos la edad de los fósiles? ¿Cómo saben los botánicos de qué manera transportan las plantas los azúcares formados en las hojas durante la fotosíntesis a otras partes de su organismo? Estos descubrimientos y muchos más fueron posibles gracias al uso de isótopos radiactivos. Durante la desintegración radiactiva, que es la división espontánea de un isótopo radiactivo, éste emite partículas que pueden detectarse con aparatos electrónicos sensibles. Un uso de los isótopos radiactivos particularmente fascinante e importante para la medicina es en la tomografía por emisión de positrones, PET (por sus siglas en inglés, *positron emission tomography*) (**FIGURA E2-1**). En una aplicación común de exploración PET, se administra a un sujeto glucosa marcada con un isótopo radiactivo de flúor. Cuando el isótopo se desintegra emite dos ráfagas de energía en direcciones opuestas. Un anillo de detectores colocado alrededor de la cabeza del sujeto capta las emisiones y registra los tiempos de llegada ligeramente diferentes de las dos emisiones de todas las partículas que se desintegran.

A continuación, una potente computadora calcula el lugar del cerebro en donde ocurrió la desintegración y genera un mapa con un código de color, de la frecuencia de desintegraciones en un corte transversal (una "rebanada") del cerebro. Cuanto más activa está una región cerebral, más glucosa utiliza como fuente de energía y más radiactividad se concentra ahí. Por ejemplo, las células tumorales crecen y se dividen rápidamente, y consumen grandes cantidades de glucosa, por ello aparecen en las exploraciones PET como "zonas calientes" (**FIGURA E2-1c**). Las regiones normales del cerebro activadas por tareas mentales específicas (como resolver un problema matemático) también tienen mayores demandas de glucosa que pueden detectarse con exploraciones PET. Así, los médicos usan esta técnica para localizar trastornos cerebrales y los investigadores la emplean para estudiar cuáles partes del cerebro se activan con diferentes procesos mentales.


anillo detector
La descomposición radiactiva del isótopo emite partículas energéticas que activan los detectores
La cabeza del sujeto se hace pasar por el anillo de detectores
Una computadora compara los tiempos de llegada y calcula la ubicación de la descomposición
El rojo indica la mayor radiactividad y el azul, la menor; un tumor cerebral maligno se muestra claramente en rojo
(a) Se coloca al sujeto en el escáner
(b) El cerebro se ve en "rebanadas"
(c) La imagen computarizada resultante

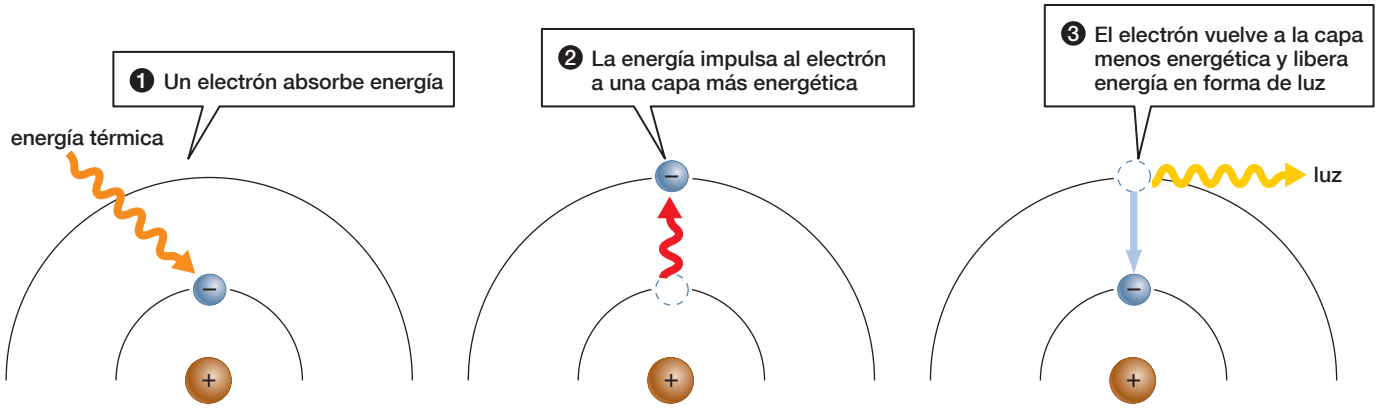
▲ **FIGURA E2-1** **El funcionamiento de la tomografía por emisión de positrones**

permiten interacciones de atracción, llamadas **enlaces químicos**, con otros átomos. Los núcleos resisten las perturbaciones de las fuerzas del exterior: las fuentes comunes de energía (como calor, electricidad y luz) apenas los afectan. Como el núcleo de un átomo de carbono es estable, sigue siendo carbono aunque forme parte de un diamante, una molécula de dióxido de carbono o un azúcar. Sin embargo, las capas electrónicas son dinámicas, capaces de captar y liberar energía y formar enlaces químicos.

La vida depende de la capacidad de los electrones de captar y liberar energía

Como las capas electrónicas corresponden a niveles energéticos, cuando un átomo se excita por medio de alguna forma de energía como calor o luz, esta energía hace que el electrón salte de una capa electrónica de poca energía a otra más energética. Poco después, el electrón regresa espontáneamente a su capa original y libera energía, muchas veces en forma de luz (**FIGURA 2-3**).

Aprovechamos esta propiedad de los electrones todos los días. Cuando encendemos un foco, la electricidad que fluye por el filamento del foco lo calienta y la energía térmica impulsa a los electrones del filamento metálico a una capa de más energía. Cuando los electrones vuelven a su capa original, emiten en forma de luz la energía que captaron. La vida misma depende de la capacidad de los electrones de captar y liberar energía, como se verá en los capítulos 7 y 8, cuando se hable de la fotosíntesis y la respiración celular.


❶ Un electrón absorbe energía
energía térmica
❷ La energía impulsa al electrón a una capa más energética
❸ El electrón vuelve a la capa menos energética y libera energía en forma de luz
luz

▲ **FIGURA 2-3 Captura y liberación de energía**

2.2 ¿CÓMO INTERACTÚAN LOS ÁTOMOS PARA FORMAR MOLÉCULAS?

Los átomos interactúan con otros átomos cuando hay vacíos en su capa electrónica externa

Una **molécula** consta de dos o más átomos del mismo elemento o de elementos diferentes, que se mantienen unidos por las interacciones de su capa electrónica externa. Una sustancia con moléculas formadas por diferentes tipos de átomos se llama **compuesto**. Los átomos operan según dos principios básicos:

- Un átomo no reacciona con otros si su capa electrónica externa está completamente llena. Se dice que este átomo es inerte.
- Un átomo reacciona con otros si su capa electrónica externa está incompleta. Se dice que el átomo es reactivo.

Para demostrar estos principios, tomemos tres átomos diferentes: helio, hidrógeno y oxígeno (*véanse* las figuras 2-1 y 2-2). El helio tiene dos protones en el núcleo y dos electrones llenan su última (y única) capa. Como la capa externa está llena, el helio es inerte. El hidrógeno tiene un protón en el núcleo y un electrón en su única capa, que puede contener dos electrones. El oxígeno tiene seis electrones en su capa externa, la cual puede tener ocho. Los átomos de hidrógeno y oxígeno, que tienen la capa externa incompleta, son reactivos. Una forma de que se estabilicen estos átomos es que reaccionen uno con el otro. Los electrones solos de dos átomos de hidrógeno pueden llenar la capa externa de un átomo de oxígeno y formar agua (H_2O; *véase* la figura 2-6b). De hecho, el hidrógeno reacciona tan vigorosamente con el oxígeno que el transbordador espacial y otros cohetes usan hidrógeno líquido como combustible para despegar (*véase* el apartado "Enlaces con la vida diaria: Bueno..., ¿qué gas debería usar para inflar mi dirigible o para llenar el tanque de mi automóvil?").

Un átomo con una capa electrónica externa incompleta puede estabilizarse si pierde electrones (si vacía completamente su capa), los adquiere (la llena completamente) o si los comparte con otro átomo (para que ambos se encuentren como si tuvieran llena su capa externa). En muchos casos, las reacciones que llenan o vacían las capas electrónicas externas producen enlaces químicos estables (como veremos después); en cambio, ciertas reacciones que ocurren de forma común en el organismo producen moléculas llamadas *radicales libres* que son muy inestables y reactivas.

Los radicales libres reaccionan fuertemente y pueden dañar las células

Algunas reacciones producen moléculas que tienen átomos con uno o más electrones sin par en la última capa. Esta molécula se llama **radical libre.** Los radicales libres, que pueden tener carga o no, reaccionan fácilmente con las moléculas cercanas y aceptan o ceden electrones para alcanzar una organización más estable. Pero al aceptar o donar electrones, muchas veces un radical libre deja un electrón suelto en la molécula que ataca, con lo que se forma un nuevo radical y se produce una serie de reacciones que puede llevar a la destrucción de moléculas biológicas cruciales para la vida. Los radicales libres que se forman más a menudo en las reacciones biológicas contienen oxígeno. Un ejemplo es el agua oxigenada (peróxido de hidrógeno, H_2O_2) que se usa para aclarar el pelo o blanquear los dientes, la cual reacciona con el pigmento (melanina) que da color al pelo, de modo que se vuelva incoloro.

La radiación (como la del Sol o de los rayos X), los productos químicos del escape de los automóviles y del humo del cigarro, lo mismo que metales industriales como el mercurio y el plomo pueden entrar en el cuerpo y generar radicales libres. Sin embargo, casi todos los radicales libres se generan en reacciones que son esenciales para la vida porque suministran a las células energía y consumen oxígeno. La muerte celular causada por los radicales libres es parte de varias dolencias humanas, por ejemplo enfermedades cardiacas o trastornos del sistema nervioso como la enfermedad de Alzheimer. Al dañar el material genético, los radicales libres también producen ciertas formas de cáncer. Muchos científicos piensan que el deterioro gradual del cuerpo que ocurre con la edad es resultado, al menos en parte, de la acumulación de daños de radicales libres por la exposición de toda la vida (**FIGURA 2-4**). Por fortuna, moléculas llamadas **antioxidantes** reaccionan con los radicales libres y los vuelven inofensivos. Nuestro cuerpo sintetiza varios antioxidantes y es posible obtener otros de una dieta sana. Las vitaminas E y C son antioxidantes, así como otros compuestos de frutas y verduras.

Enlaces *con la vida diaria*

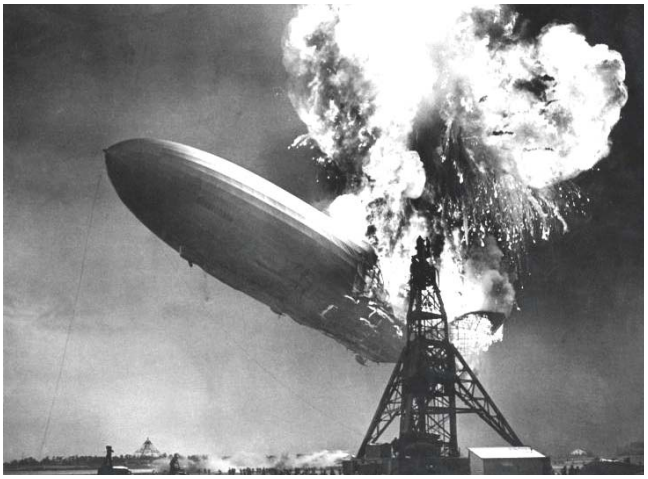
Bueno..., ¿qué gas debería usar para inflar mi dirigible o para llenar el tanque de mi automóvil?

El 6 de mayo de 1937, el dirigible de lujo para pasajeros *Hindenburg* descendía en Lakehurst, New Jersey, para concluir el viaje que había iniciado tres días antes en Alemania. Cuando soltó las líneas de amarre, la multitud de periodistas, fotógrafos y un locutor de radio que se habían reunido para hacer la crónica del aterrizaje miraron horrorizados la aparición súbita de llamas. En 40 segundos, la nave fue consumida completamente por el fuego (**FIGURA E2-2**). Murieron 36 personas.

El *Hindenburg* estaba lleno de gas hidrógeno (H_2). Ya que su última capa electrónica está incompleta, el gas de hidrógeno H_2 reacciona vigorosamente con el oxígeno del aire; en otras palabras, el hidrógeno arde. Por su naturaleza extremadamente combustible, es muy peligroso usar el hidrógeno en dirigibles, pero puede servir para reemplazar a la gasolina como combustible para automóviles. La combustión del hidrógeno sólo genera agua como producto de reacción. En cambio, la gasolina está compuesta de cadenas de carbonos unidos al hidrógeno, por lo que al quemarse, no sólo combina átomos de oxígeno e hidrógeno para producir agua, sino que también combina átomos de oxígeno y carbono, lo que produce dióxido de carbono, del que hoy se sabe es uno de los principales factores del calentamiento de la atmósfera.

¿Deben los automóviles impulsarse con hidrógeno? Si se usan combustibles fósiles en etapas de uso intenso de energía para generar, comprimir, transportar, guardar y distribuir el hidrógeno para los vehículos, se frustraría del todo la reducción de emisiones de dióxido de carbono, que sería la ventaja de usar hidrógeno. Pero si fuera posible usar fuentes de energía solar, eólica y otras formas renovables para producir y distribuir el hidrógeno, sería un sustituto sostenible y ecológico de la gasolina.

Dicho sea de paso, no te preocupes de que los dirigibles que flotan sobre los estadios en encuentros deportivos estallen en llamas, pues son dirigibles modernos, llenos de helio. Ya que su capa electrónica externa está completa, el helio no reacciona y no arde.



▲ **FIGURA E2-2 El *Hindenburg*, repleto de hidrógeno, arde en llamas**

PREGUNTA Llenar el *Hindenburg* con hidrógeno y no helio lo hizo elevarse un poco más. Explica por qué.

▲ **FIGURA 2-4 Daño de los radicales libres** El envejecimiento es resultado, en parte, de la acumulación de daños causados por los radicales libres a las moléculas que componen el organismo. Por ejemplo, la luz solar genera radicales libres en la piel, los cuales dañan las moléculas que le dan elasticidad y contribuyen a que nos arruguemos con los años.

PREGUNTA ¿Cómo dañan los radicales libres a las moléculas biológicas?

Para conocer otras fuentes de antioxidantes, consulta el apartado "Guardián de la salud: ¿Es bueno el chocolate para la salud?", de la página 26.

Los enlaces químicos unen a los átomos en moléculas

Los enlaces químicos, las fuerzas de atracción que mantienen unidos a los átomos para formar moléculas, se producen en interacciones entre átomos contiguos que ganan, pierden o comparten electrones. Los átomos de cada elemento tienen propiedades de enlace químico en virtud de la configuración de los electrones de su capa externa. Una **reacción química** es la formación y disolución de enlaces químicos, por los cuales una sustancia se convierte en otra. Hay tres tipos básicos de enlaces químicos: iónicos, covalentes y de hidrógeno (**Tabla 2-2**).

Se forman enlaces iónicos entre átomos con carga eléctrica llamados iones

Los átomos que tienen casi vacía la capa electrónica externa, así como los que la tienen casi llena, se estabilizan si ceden electrones (si vacían sus capas más exteriores) o si los acepta (si llenan sus capas más exteriores). La formación de la sal de mesa (cloruro de sodio, NaCl) ejemplifica este principio. El sodio (Na) tiene

Guardián de la salud

¿Es bueno el chocolate para la salud?

Muchas frutas y verduras contienen las vitaminas C y E, así como otros antioxidantes. Pero, ¿sabías que el chocolate (FIGURA E2-3) también contiene antioxidantes, así que bien podría ser un alimento sano? Aunque es extremadamente difícil hacer experimentos controlados sobre los efectos de los antioxidantes en la alimentación humana, hay evidencias de que las dietas con abundantes antioxidantes pueden ser beneficiosas. Por ejemplo, la baja incidencia de enfermedades cardiacas entre los franceses se ha atribuido en parte a los antioxidantes del vino, que muchos habitantes de Francia consumen regularmente. Además, comen muchas más frutas y verduras que los estadounidenses.

Ahora, de forma sorprendente, los investigadores nos han dado una excusa para comer chocolate sin sentirnos culpables. La cocoa (el polvo oscuro y amargo que proviene de las semillas de las vainas del cacao; *véase* el detalle en la figura E2-3) contiene grandes concentraciones de flavonoides, potentes antioxidantes relacionados químicamente con los antioxidantes del vino. Todavía no se han realizado estudios para determinar si comer grandes cantidades de chocolate reduce en efecto el riesgo de cáncer o de enfermedades cardiacas, pero sin duda que no faltarán voluntarios para esta investigación. Ten presente que los chocolates más pecaminosamente sabrosos tienen también mucha grasa y azúcar, y que adquirir sobrepeso por comer demasiados contrarrestaría los efectos positivos de la cocoa en polvo. Sin embargo, ¡los "chocoadictos" delgados tienen motivos para despreocuparse y disfrutar!

▲ **FIGURA E2-3 Chocolate** La cocoa (detalle) proviene de los granos que guardan las vainas del árbol del cacao, que crece en las regiones tropicales del continente americano.

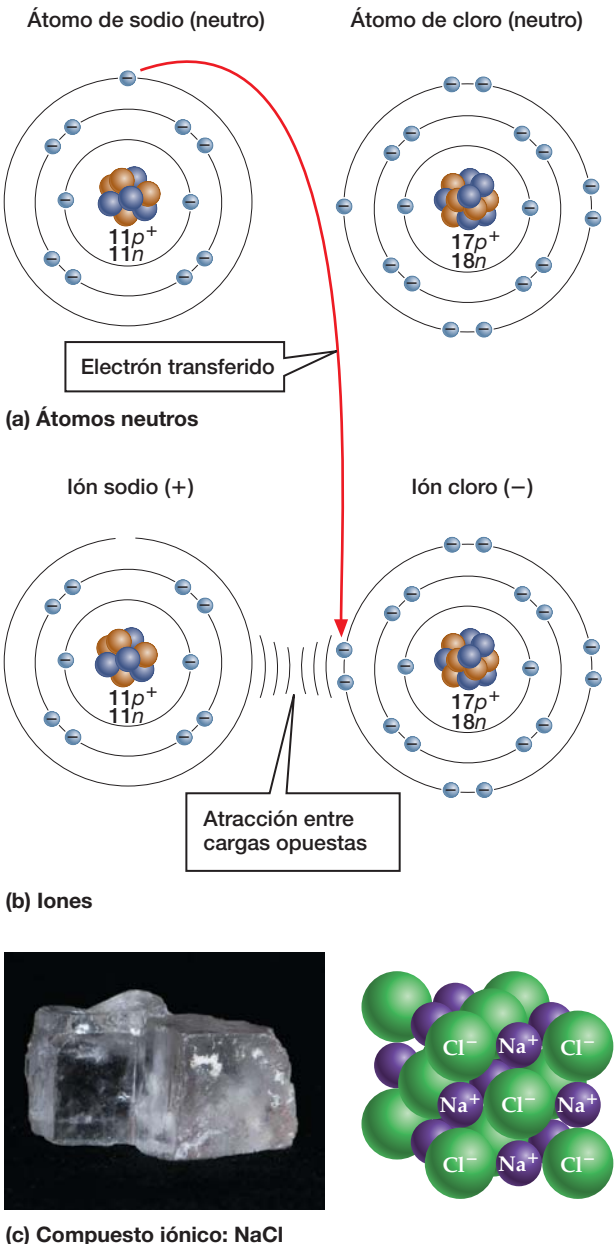
sólo un electrón en su capa externa y el cloro (Cl) tiene siete en su última capa, con lo que le falta un electrón para llenarla (FIGURA 2-5a).

El sodio puede estabilizarse si cede un electrón de su capa externa al cloro. Esta reacción también llena la capa externa del cloro. Los átomos que cedieron o aceptaron electrones quedan cargados y se llaman **iones**. Para formar cloruro de sodio, el sodio cede un electrón y se convierte en un ión sodio con carga positiva (Na^+), mientras que el cloro acepta el electrón y se convierte en un ión cloro con carga negativa (Cl^-).

El sodio y el cloro del NaCl se mantienen unidos por **enlaces iónicos**: la atracción eléctrica entre iones con carga positiva y negativa (FIGURA 2-5b). Los enlaces iónicos entre iones de sodio y cloro dan por resultado cristales dispuestos en pares orde-

Tabla 2-2 Tipos comunes de enlaces en moléculas biológicas

Tipo	Tipo de interacción	Ejemplo
Enlace iónico	Se transfiere un electrón, esto crea iones positivo y negativo que se atraen uno al otro	Ocurre entre iones sodio (Na^+) y cloro (Cl^-) en la sal de mesa (NaCl)
Enlace covalente	Se comparten los electrones	
No polar	Se comparten por igual	Ocurre entre dos átomos de oxígeno en el gas oxígeno (O_2)
Polar	Se comparten desigualmente	Ocurre entre los átomos de hidrógeno y oxígeno de la molécula de agua (H_2O)
Enlace de hidrógeno	Un hidrógeno ligeramente positivo de una molécula polar atrae el polo ligeramente negativo de una molécula polar cercana	Ocurre entre moléculas de agua; cargas ligeramente positivas de átomos de hidrógeno atraen cargas ligeramente negativas de átomos de oxígeno en moléculas adyacentes



▲ **FIGURA 2-5 Formación de iones y enlaces iónicos (a)** El sodio tiene sólo un electrón en su capa externa; el cloro tiene siete. **(b)** El sodio se estabiliza si cede un electrón y el cloro, si lo acepta. Entonces, el sodio se convierte en un ión de carga positiva y el cloro en uno de carga negativa. **(c)** Como las partículas con cargas opuestas se atraen, los iones de sodio y cloro se encuentran firmemente unidos en un cristal de sal, NaCl. El ordenamiento de los iones de la sal explica que se formen cristales cúbicos.

nados y repetidos de los dos iones (FIGURA 2-5c). Como veremos después, el agua rompe los enlaces iónicos.

Se forman enlaces covalentes entre átomos sin carga que comparten electrones

Un átomo con una capa electrónica externa incompleta puede estabilizarse si comparte electrones con otro átomo y forma un **enlace covalente** (FIGURA 2-6).

Casi todas las moléculas biológicas se forman por enlaces covalentes

Como las moléculas biológicas deben funcionar en entornos acuosos, donde los enlaces iónicos se disocian rápidamente (se separan), los átomos de la mayor parte de las moléculas biológicas —como las de proteínas, carbohidratos y lípidos— se unen con enlaces covalentes. En la Tabla 2-3 se ejemplifican los enlaces formados por los átomos más comunes de las moléculas biológicas.

El modo en que se compartan los electrones determina si un enlace covalente es polar o no polar

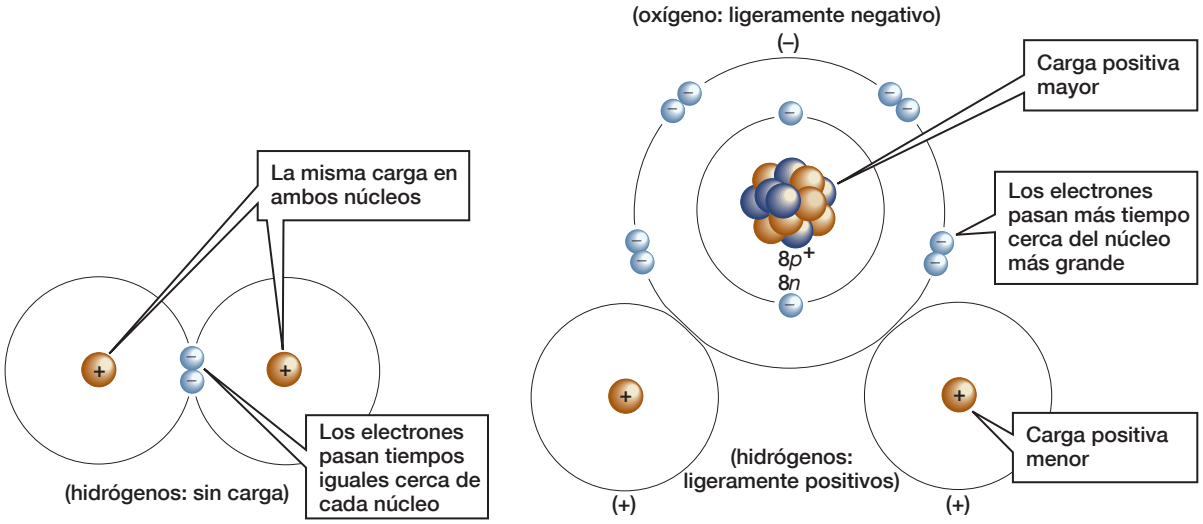
Los electrones de los enlaces covalentes pueden compartirse equitativamente entre dos átomos o bien pasar más tiempo cerca de uno de los dos. Si los electrones se comparten por igual, se trata de un **enlace covalente no polar**. Tomemos al átomo de hidrógeno, que tiene un protón en el núcleo y un electrón en su capa electrónica (en la cual pueden caber dos electrones). Un átomo de hidrógeno puede volverse razonablemente estable si comparte su electrón con otro átomo de hidrógeno formando una molécula de gas hidrógeno (H_2), en la que cada átomo de hidrógeno se comporta casi como si tuviera dos electrones en su capa (FIGURA 2-6a). Como ambos núcleos de H_2 son idénticos, los electrones compartidos pasan el mismo tiempo cerca de cada núcleo; por tanto, la molécula en conjunto es neutra o sin carga, así como cada extremo, o polo, es también neutro. Otros ejemplos de moléculas no polares son el gas oxígeno (O_2), el gas nitrógeno (N_2), el dióxido de carbono (CO_2) y moléculas biológicas como las lípidos (*véanse* las páginas 43 y 44).

Por otro lado, algunos pares de átomos forman enlaces covalentes, en los que los electrones compartidos pasan más tiempo cerca de uno de los átomos. Así, el primer átomo adquiere una carga ligeramente negativa y el otro una ligeramente positiva. Esta situación produce un **enlace covalente polar** (FIGURA 2-6b). Aunque la molécula en conjunto es eléctricamente neutra, tiene polos cargados. Por ejemplo, en el agua (H_2O) comparten un electrón cada átomo de hidrógeno y un átomo central de oxígeno. Los electrones compartidos pasan mucho más tiempo cerca del átomo de oxígeno que de cualquiera de los átomos de hidrógeno. Al atraer los electrones, el polo del oxígeno en una molécula de agua se vuelve ligeramente negativo y deja cada átomo de hidrógeno ligeramente positivo (*véase* la figura 2-6b). El agua es un ejemplo de una molécula polar.

Los enlaces de hidrógeno son fuerzas de atracción entre moléculas polares

Como sabes, las cargas opuestas de las moléculas polares se atraen. En un **enlace de hidrógeno**, la atracción se produce entre el hidrógeno ligeramente positivo de una molécula polar y el polo ligeramente negativo de una molécula polar cercana.

Se forman moléculas polares cuando átomos de hidrógeno forman enlaces con nitrógeno, oxígeno o flúor. El flúor es raro en las moléculas biológicas, pero son comunes los enlaces de O—H y N—H. Las moléculas de agua, carbohidratos , proteínas y ADN son polares y pueden formar enlaces de hidrógeno con otras moléculas polares o con regiones polares diferentes de la misma molécula. Las moléculas de agua forman enlaces de hidrógeno unas con otras entre sus polos positivos de hidrógeno y los negativos



(a) Enlace covalente no polar en el gas hidrógeno (H_2)

(b) Enlace covalente polar en el agua (H_2O)

▲ **FIGURA 2-6 En el enlace covalente se comparten electrones** **(a)** En el gas hidrógeno se comparte un electrón de cada átomo de hidrógeno y se forma un enlace covalente no polar. **(b)** Al oxígeno le faltan dos electrones para llenar su capa externa, así que puede formar enlaces covalentes polares con dos átomos de hidrógeno y crear agua. El oxígeno ejerce sobre los dos electrones una atracción mayor que el hidrógeno, de modo que el "extremo de oxígeno" de la molécula tiene una ligera carga negativa y el "extremo de hidrógeno", una ligera carga positiva.

de oxígeno (FIGURA 2-7). Como veremos pronto, los enlaces de hidrógeno le confieren al agua propiedades inusitadas que son esenciales para la vida sobre la Tierra.

2.3 ¿POR QUÉ EL AGUA ES TAN IMPORTANTE PARA LA VIDA?

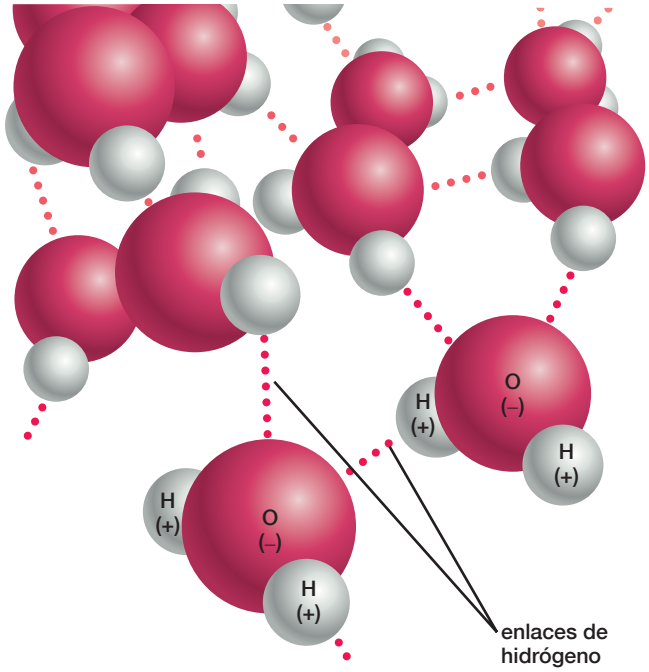
Como dijo elocuentemente el naturalista Loren Eiseley: "Si hay magia en este planeta, está guardada en el agua". El agua abunda extraordinariamente en la Tierra, tiene propiedades peculiares y es tan esencial para la vida que amerita una consideración especial. Es probable que la vida haya surgido en las aguas de la Tierra primitiva. El agua suma de 60 a 90% del peso corporal de la mayoría de los organismos. ¿Qué tiene de especial?

Las moléculas de agua se atraen entre sí

Las moléculas de agua se conectan mediante enlaces de hidrógeno. Como en una cuadrilla, ese género de danza en que los bailarines cambian continuamente de pareja, y se toman y sueltan de las manos, los enlaces de hidrógeno del agua se forman y separan fácilmente y a eso se debe que el agua fluya. La **cohesión** entre moléculas de agua, causada por los enlaces de hidrógeno, produce **tensión superficial**: la resistencia de la superficie del agua a romperse. La tensión superficial es capaz de soportar hojas caídas,

Tabla 2-3 Patrones de enlace de los átomos comunes en moléculas biológicas

Átomo	Capacidad de la capa electrónica externa	Electrones en la capa externa	Número de enlaces covalentes que suelen formarse	Patrones comunes de enlace
Hidrógeno	2	1	1	H
Carbono	8	4	4	C C C C
Nitrógeno	8	5	3	N N N
Oxígeno	8	6	2	O O
Fósforo	8	5	5	P
Azufre	8	6	2	S



▲ **FIGURA 2-7 Enlaces de hidrógeno en el agua** Las cargas parciales en sitios diferentes de las moléculas de agua generan fuerzas débiles de atracción llamadas enlaces de hidrógeno (líneas punteadas) entre los átomos de oxígeno e hidrógeno de moléculas adyacentes. Según fluye el agua, estos enlaces se separan y se vuelven a formar constantemente.

algunas arañas e insectos acuáticos y aun sostiene la carrera del lagarto basilisco (**FIGURA 2-8a**).

La cohesión del agua cumple una función crucial en la vida de las plantas terrestres. ¿Cómo ocurre que el agua absorbida por las raíces de una planta llegue a las hojas, sobre todo si la planta es una secuoya de 90 metros? (**FIGURA 2-8b**). Las moléculas de agua de las plantas llenan conductos diminutos que conectan raíces, tallo y hojas. Las moléculas de agua que se evaporan de las hojas extraen el agua de estos conductos de manera parecida a cuando se tira de una cadena desde lo alto. El sistema funciona porque los enlaces de hidrógeno que unen a las moléculas de agua son más fuertes que el peso del agua en el tubo y, así, la cadena de agua no se rompe. Sin la cohesión del agua, no existirían las plantas terrestres que conocemos y la vida en la Tierra habría evolucionado de otra manera.

El agua también manifiesta **adhesión**, la tendencia a pegarse a las superficies que tienen cargas ligeras que atraen a las moléculas polares del agua. Si se toca agua con la punta de un tubo de vidrio muy estrecho, la adhesión hará que ésta penetre una corta distancia del tubo. De manera parecida, la adhesión sirve también en las plantas para que el agua ascienda por los conductos diminutos de las raíces a las hojas.

El agua interactúa con muchas otras moléculas

Un **solvente** es una sustancia que **disuelve** (rodea y dispersa completamente) otras sustancias. Un solvente que contiene una o más sustancias disueltas se llama **solución**. Las moléculas que participan en las reacciones bioquímicas suelen estar en solución, pues así se mueven libremente y se encuentran para reaccionar. El agua es un excelente solvente: su naturaleza polar atrae otras moléculas polares y iones y los rodea. El agua disuelve muchas moléculas que son importantes para la vida, como proteínas, sales, carbohidratos, oxígeno y dióxido de carbono.

Para ilustrar la función del agua como solvente, vemos cómo se disuelve la sal de mesa. Un cristal de sal está unido por las atracciones eléctricas entre los iones sodio con carga positiva y los iones cloro con carga negativa (*véase* la figura 2-5c). Si un cristal de sal se sumerge en agua, los polos de hidrógeno (con carga positiva) de las moléculas del agua se congregan alrededor de los iones cloro, que tienen carga negativa, y los polos de oxígeno

¿Te has preguntado…

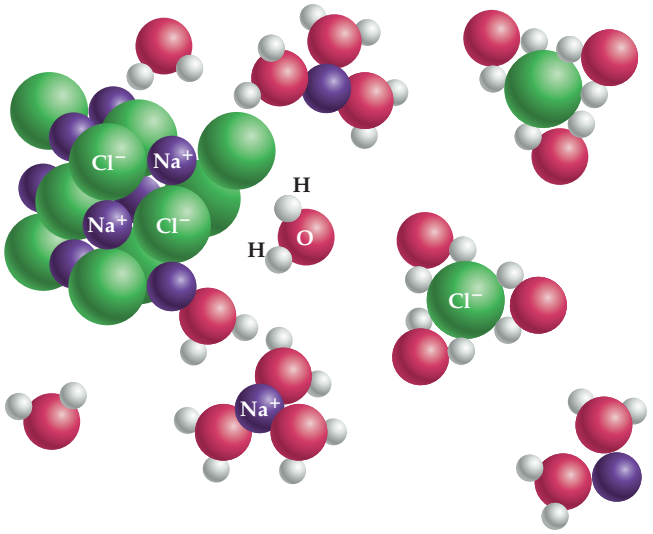
por qué duele tanto un "panzazo"?

El golpe de un clavado de "panzazo" da una experiencia de primera mano del poder de cohesión entre las moléculas de agua. Por los enlaces de hidrógeno que unen sus moléculas, la superficie del agua se resiste a romperse. Si al caer repentinamente ejerces una fuerza sobre las moléculas de agua para que se aparten, el resultado puede ser algo doloroso.

(a) La cohesión causa tensión superficial

(b) La cohesión ayuda a que el agua llegue a las copas de los árboles

◀ **FIGURA 2-8 Cohesión entre moléculas de agua** **(a)** Un lagarto aprovecha la tensión superficial del agua para escapar de un depredador. **(b)** La cohesión producida por los enlaces de hidrógeno permite al agua que se evapora de las hojas de las plantas atraer agua desde las raíces.



▲ **FIGURA 2-9 El agua como solvente** Cuando un cristal de sal cae en agua, ésta rodea a los iones de sodio y cloro con polos de sus moléculas cuyas cargas sean opuestas. Los iones se dispersan pues las moléculas de agua que los rodean los aíslan unos de otros; así, el cristal se disuelve gradualmente.

con carga negativa atraen a los iones sodio con carga positiva. Cuando las moléculas de agua rodean los iones sodio y cloro, evitan que interactúen; los iones se separan del cristal y derivan en el agua, es decir, la sal se disuelve (**FIGURA 2-9**).

El agua también disuelve otras moléculas polares porque sus polos positivo y negativo atraen los polos de cargas opuestas. En virtud de su atracción eléctrica por las moléculas del agua, se dice que iones y moléculas polares son **hidrofílicos** (del griego *hydro*, "agua", y *filo*, "atracción"). Muchas moléculas biológicas son hidrofílicas y se disuelven fácilmente en agua.

Gases como el oxígeno y el dióxido de carbono son esenciales para las reacciones bioquímicas, pero son no polares. ¿Cómo se disuelven? Estas moléculas son tan pequeñas que caben en los espacios entre las moléculas de agua sin trastornar sus enlaces de hidrógeno. Los peces que nadan bajo el hielo de un lago congelado dependen del oxígeno que se disolvió antes de que se formara el hielo y el CO_2 que despiden se disuelve en el agua.

Estudio de caso continuación

Aplastados por el hielo

El agua de mar en que se hundió el *Endurance* da un ejemplo excelente de la capacidad del agua para disolver otras moléculas. El agua de mar contiene más de 70 elementos, casi todos en trazas. Los elementos disueltos más abundantes son sodio y cloro (NaCl; que constituye cerca de 3.2% del peso del agua marina), y pequeñas cantidades de azufre, calcio, magnesio, potasio y nitrógeno. El agua de mar también contiene gases disueltos, como oxígeno y dióxido de carbono. El oxígeno del agua permite respirar a los animales marinos y el dióxido de carbono facilita la fotosíntesis, lo que genera energía para los organismos marinos.

Las moléculas más grandes con enlaces covalentes no polares, como grasas y aceites, no se disuelven en agua y, por eso, se llaman **hidrofóbicas** (del griego "que temen al agua"). Sin embargo, el agua tiene un efecto importante en dichas moléculas. Cuando las moléculas de aceite se encuentran unas con otras en el agua, sus superficies no polares se unen, rodeadas por moléculas de agua que forman enlaces de hidrógeno unas con otras pero no con el aceite. Así, las moléculas de aceite se quedan juntas en gotas (**FIGURA 2-10**). Como el aceite es menos denso que el agua, estas gotas flotan. La tendencia de las moléculas de aceite a agruparse en el agua se denomina **interacción hidrofóbica**. Como se verá en el capítulo 5, las membranas de las células vivas deben mucho de su estructura a las interacciones hidrofílicas e hidrofóbicas.

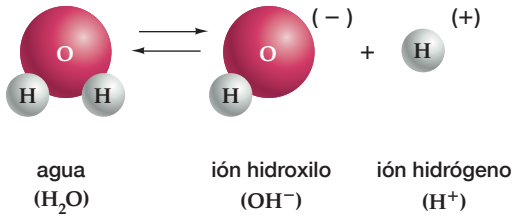
Además de su función como solvente, el agua participa en muchas reacciones químicas que ocurren en las células vivas. Por ejemplo, el oxígeno que liberan las plantas en el aire se forma del rompimiento de la molécula de agua durante la fotosíntesis. Las reacciones químicas en las células que producen proteínas, lípidos o ácidos nucleicos liberan moléculas de agua; en otro tipo de reacciones llamadas de hidrólisis, al agregar moléculas de agua se aprovechan en reacciones que rompen estas moléculas, como se estudiara en capítulos posteriores.

Las soluciones en agua pueden ser ácidas, básicas o neutras

Aunque en general el agua se considera un compuesto estable, tiene una ligera tendencia a formar espontáneamente iones que, a continuación, vuelven a unirse para formar agua. En todo momen-

▲ **FIGURA 2-10 El agua y el aceite no se mezclan** El aceite amarillo que se acaba de verter se eleva a la superficie. El aceite flota porque es menos denso que el agua. Además, forma gotas porque es una molécula hidrofóbica no polar, que no es atraída por las moléculas polares del agua.

to, una pequeña fracción de las moléculas de agua se dividen en iones hidroxilo [OH^-) y de hidrógeno (H^+; FIGURA 2-11).



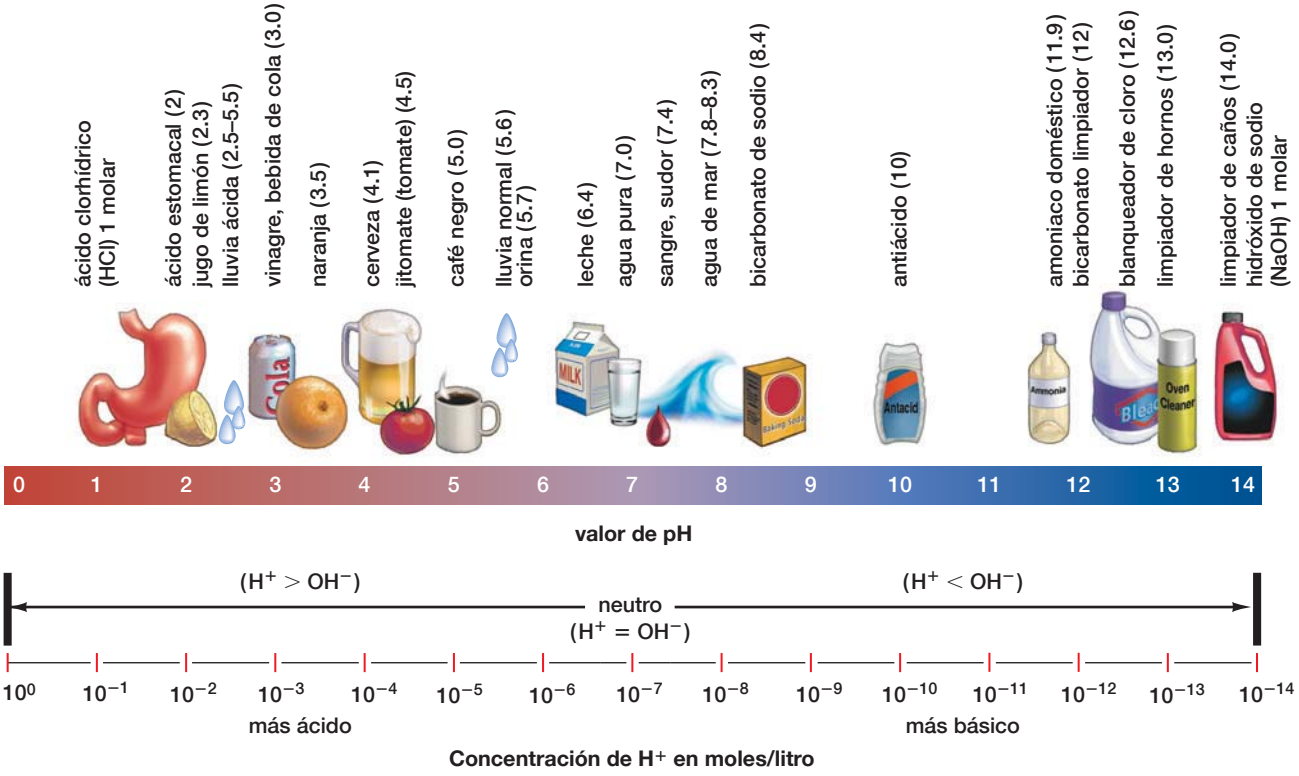
▲ **FIGURA 2-11 Parte del agua se ioniza**

Un ión hidroxilo tiene carga negativa porque aceptó un electrón del átomo de hidrógeno. Al ceder un electrón, el átomo de hidrógeno se convierte en un ión hidrógeno con carga positiva. El agua pura contiene concentraciones iguales de iones hidrógeno y iones hidroxilo.

Ahora bien, en muchas soluciones las concentraciones de H^+ y OH^- no son iguales. Si la concentración del H^+ supera la de OH^-, la solución es **ácida**. Un **ácido** es una sustancia que libera iones hidrógeno cuando se disuelve en agua. Por ejemplo, cuando se agrega ácido clorhídrico (HCl) al agua pura, casi todas las moléculas del ácido se separan en hidrógeno y Cl^-. Por tanto, las concentraciones de H^+ superan las de OH^- y la solución que se forma es ácida. Muchas sustancias ácidas, como el jugo de limón y el vinagre, saben agrias porque los receptores correspondientes de la lengua están especializados en responder a un exceso de H^+. Las bacterias comunes de la boca forman una capa sobre los dientes, rompen los carbohidratos de la comida atrapada y producen ácido láctico. El exceso de H^+ generado por el ácido disuelve y erosiona el esmalte dental y origina caries. El jugo de naranja y muchas bebidas gaseosas son muy ácidos, pero en general no se quedan en la boca el tiempo suficiente para dañar los dientes.

Si la concentración de OH^- es mayor que la de H^+, la solución es **básica**. Una **base** es una sustancia que se combina con iones hidrógeno y reduce su número. Por ejemplo, si se agrega hidróxido de sodio (NaOH) al agua, las moléculas de NaOH se separan en Na^+ y OH^-. Algunos de los iones OH^- se combinan con H^+ para producir H_2O, lo que disminuye el número de iones H^+ y forma una solución básica.

El grado de acidez se expresa en la **escala de pH** (FIGURA 2-12) en la que la neutralidad (el mismo número de H^+ y OH^-) está indicada con el número 7. El agua pura, con concentraciones iguales de H^+ y OH^-, tiene un pH de 7. Los ácidos tienen un pH menor a 7; el pH de las bases es de más de 7. Cada unidad de la escala del pH representa un cambio de 10 veces en la concentración de H^+. Así, un refresco con pH de 3 tiene una concentración de H^+ 10 mil veces mayor que la del agua, que tiene un pH de 7.



▲ **FIGURA 2-12 Escala de pH** La escala de pH expresa la concentración de iones hidrógeno (H^+) en una solución. El pH (escala superior) es el logaritmo negativo de la concentración de H^+ (escala inferior). Cada unidad de la escala representa un cambio de 10 veces. Por ejemplo, el jugo de limón es aproximadamente 10 veces más ácido que el jugo de naranja, y las lluvias ácidas más intensas del noreste de Estados Unidos son casi 1,000 veces más ácidas que la lluvia normal. Salvo por el interior del estómago, casi todos tus fluidos corporales se ajustan con bastante precisión a un pH cercano a 7.4.

Un amortiguador mantiene una solución en un pH relativamente constante

En casi todos los mamíferos, incluyendo los seres humanos, el interior de las células (citoplasma) y los líquidos que bañan las células son casi neutros (pH de alrededor de 7.3 a 7.4). Pequeños aumentos o reducciones del pH causan cambios drásticos en la estructura y el funcionamiento de las moléculas biológicas y producen la muerte de células o de todo el organismo. Sin embargo, las células vivas bullen de reacciones químicas que ceden o aceptan H^+. ¿Cómo, pues, se mantiene constante el pH en lo general? La respuesta está en los numerosos amortiguadores que se encuentran en los organismos vivos. Un **amortiguador (buffer)** es un compuesto que mantiene una solución en un pH constante al aceptar o ceder H^+ en respuesta a cambios pequeños de la concentración de H^+. Si la concentración de H^+ aumenta, los amortiguadores se combinan con éste; si la concentración de H^+ baja, los amortiguadores desprenden H^+. Así se mantiene la concentración original de H^+. Entre los amortiguadores comunes de los seres vivos se encuentran fosfatos ($H_2PO_4^-$ y HPO_4^{2-}) y el bicarbonato (HCO_3^-), que aceptan y ceden H^+, dependiendo de las circunstancias. El pH de la sangre está regulado con precisión mediante iones bicarbonato.

El agua modera los efectos de los cambios de temperatura

El cuerpo de los seres humanos y otros organismos no puede sobrevivir fuera de ciertos límites de temperatura. Como veremos en el capítulo 6, las temperaturas elevadas dañan las enzimas que favorecen la reacciones químicas esenciales para la vida. Las temperaturas bajas también son peligrosas, puesto que la acción de las enzimas disminuye cuando se enfría. Por fortuna, el agua tiene propiedades importantes que moderan los efectos de los cambios de temperatura. Dichas propiedades mantienen a los organismos dentro de límites de temperatura tolerables. Todas estas propiedades son el resultado de la naturaleza polar de las moléculas de agua por la que éstas forman enlaces de hidrógeno (*véase* la figura 2-7).

Se necesita mucha energía para calentar el agua

La energía necesaria para elevar un grado centígrado un gramo de una sustancia es su **calor específico**. El agua tiene un calor específico muy elevado, lo que significa que se requiere más energía para calentar agua que para calentar la misma cantidad de casi todas las demás sustancias. Por ejemplo, la energía necesaria para aumentar un grado centígrado la temperatura de un peso dado de agua elevaría la temperatura de un peso igual de rocas alrededor de 50 grados centígrados.

En toda temperatura sobre el cero absoluto (−273 °C), los átomos o moléculas de una sustancia están en movimiento constante. La energía del calor acelera el movimiento de las moléculas, pero para incrementar la velocidad de las moléculas de agua es necesario romper más rápido sus enlaces de hidrógeno. Debe gastarse una cantidad considerable de energía para romper esos enlaces, y esta energía no está disponible para elevar la temperatura del agua. El elevado calor específico del agua permite a los organismos, cuyo cuerpo está formado principalmente por agua, vivir en medios calurosos y soleados sin calentarse excesivamente. Los bañistas de la **FIGURA 2-13a** aprovechan esta propiedad del agua.

Se necesita mucha energía para evaporar el agua

Los bañistas aprovechan otra propiedad del agua: su elevado calor de vaporización. El **calor de vaporización** es la cantidad de calor que se necesita para evaporar una sustancia (para que cambie de líquido a vapor). Se necesita mucha energía térmica (539 calorías por gramo) para convertir el agua líquida en vapor de agua. De hecho, el calor de vaporización del agua es uno de los mayores que se conoce. Esto se debe también a la naturaleza polar de las moléculas de agua y a los enlaces de hidrógeno que las unen. Para que una molécula de agua se evapore, debe absorber suficiente energía para romper todos los enlaces de hidrógeno que la unen a las moléculas cercanas. Sólo las moléculas que más se mueven, las que llevan más energía, pueden liberarse y escapar al aire. El resto del agua se enfría por la pérdida de estas moléculas energéticas. Los bañistas sacan provecho porque la evaporación de su transpiración

(a) El elevado calor específico del agua protege a los bañistas

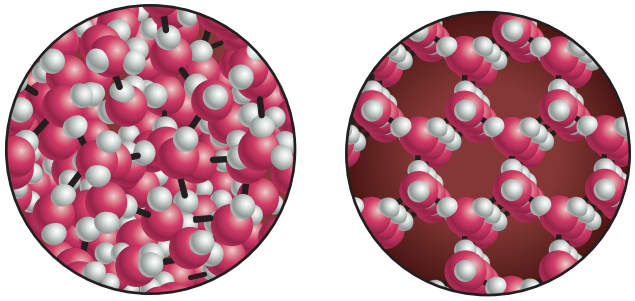
(b) El elevado calor de vaporización del agua enfría el cuerpo

▲ **FIGURA 2-13 El elevado calor específico y el elevado calor de vaporización del agua influyen en la conducta humana** **(a)** Como nuestro cuerpo está formado principalmente por agua, los bañistas pueden absorber mucho calor sin mandar a las nubes su temperatura, gracias al elevado calor específico del agua. **(b)** El elevado calor de vaporización del agua (enfriamiento por evaporación, junto con el calor específico) hacen del agua un eficaz refrescante para los días cálidos.

Estudio de caso continuación

Aplastados por el hielo

A Shackleton y su tripulación no les faltó agua potable durante los meses que tuvieron que esperar; sólo tenían que derretir trozos de hielo. Aunque el hielo se había solidificado de agua marina salada, los iones de Na^+ y Cl^- (y otras sustancias disueltas en el agua de mar) no caben en el arreglo de las moléculas de agua que forman la estructura cristalina del hielo (*véase* la figura 2-14). Conforme se hace el hielo, el resto del agua se vuelve cada vez más salada necesitando temperaturas cada vez más bajas para congelarse.



▲ **FIGURA 2-14 Agua líquida (izquierda) y hielo (derecha)**

se lleva mucho calor sin perder demasiada agua. Los niños que juegan con agua en un cálido día de verano se enfrían cuando la energía térmica de su cuerpo rompe los enlaces de hidrógeno del agua, primero, cuando el agua se calienta, y después, cuando se evapora de la piel (**FIGURA 2-13b**).

El agua forma un sólido singular: el hielo

Incluso el agua sólida es excepcional. Casi todos los líquidos se vuelven más densos cuando se solidifican, pero el hielo es menos denso que el agua líquida. Las moléculas del agua líquida se mueven continuamente unas sobre las otras y los enlaces de hidrógeno se rompen y se vuelven a formar conforme cambian de posición. Pero cuando el agua se enfría, cada molécula forma enlaces estables con otras cuatro moléculas y forman una disposición abierta hexagonal (de seis lados). Esto impide que las moléculas de agua se alejen más de la distancia promedio en agua líquida, y por eso el hielo es menos denso (**FIGURA 2-14**). La hermosa simetría de seis lados de los copos de nieve es una consecuencia de la disposición hexagonal de las moléculas de agua en los cristales de hielo.

Cuando un lago o estanque comienza a congelarse en el invierno, el hielo flota arriba y forma una capa aislante que demora el congelamiento del resto del agua. Este aislamiento permite sobrevivir a los peces y otros animales acuáticos bajo el agua. Si el hielo se hundiera, muchos lagos y estanques de todo el mundo se congelarían completamente de abajo arriba durante el invierno, con lo que morirían plantas, peces y otros organismos sumergidos. A ciertas latitudes, el suelo oceánico estaría cubierto por capas muy gruesas de hielo que no se derretirían nunca.

Estudio de caso otro vistazo

Aplastados por el hielo

Aunque no pudieron cruzar la Antártica en trineo, los esfuerzos heroicos y finalmente fructíferos de Shackleton y su tripulación para volver con vida son una notable y real aventura. Si estudias la figura 2-14 verás por qué se aplastó el *Endurance*: la disposición ordenada de las moléculas de agua en el hielo hace que ocupen más espacio del que cubrían como líquido; así, el agua se expande cuando forma hielo. Lo has atestiguado de primera mano si has olvidado una botella de agua en el congelador que luego estalló porque el hielo se expandió. La expansión del hielo también explica por qué flota y por qué el hielo formó un terreno seguro para la tripulación del *Endurance*.

Muchos animales dependen del hielo de los océanos, como los pingüinos y las morsas que se reproducen en las capas de hielo, o los osos polares, que usan el hielo como plataforma para cazar focas. Las mismas focas se protegen de la depredación de los osos con la capa de hielo, bajo la cual cazan peces. Se vuelven vulnerables cuando salen a respirar por los orificios que dejan en el hielo.

Considera esto

Muchas de las propiedades exclusivas del agua son resultado de sus enlaces covalentes polares, gracias a los cuales sus moléculas forman enlaces de hidrógeno unas con otras. ¿Qué pasaría si las moléculas de agua no fueran polares? ¿Qué efecto habría tenido esto en el viaje del *Endurance*?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

2.1 ¿Qué son los átomos?

Un elemento es una sustancia que no puede dividirse ni convertirse en otra sustancia por medios químicos ordinarios. La mínima partícula posible de un elemento es el átomo, que está compuesto por un núcleo central que contiene protones y neutrones, y electrones que se localizan fuera del núcleo. Todos los átomos de un elemento tienen el mismo número de protones, que es diferente del resto de los elementos. Los neutrones se agrupan con los protones dentro del núcleo, cuyo peso se incrementa sin afectar su carga. Los electrones orbitan al núcleo en regiones específicas llamadas *capas electrónicas*. Capas más alejadas del núcleo tienen electrones con más energía. Cada capa puede contener un número máximo de electrones. La reactividad química de un átomo depende del número de electrones de la última capa. Un átomo es más estable si su capa externa está llena.

2.2 ¿Cómo interactúan los átomos para formar moléculas?

Los átomos se estabilizan llenando o vaciando su última capa al aceptar, ceder o compartir electrones en las reacciones químicas. Esto da por resultado atracciones estables entre los átomos llamadas *enlaces químicos* y forman moléculas. Algunas reacciones químicas producen átomos o moléculas inestables y reactivos llamados *radicales libres*, que tienen en su capa externa electrones sin par. Los radicales libres reaccionan con moléculas biológicas importantes, como el ADN, y las destruyen. Los antioxidantes protegen de los daños que causan los radicales libres.

Los enlaces químicos pueden ser iónicos, covalentes o de hidrógeno. Los átomos que cedieron o aceptaron electrones son partículas con carga negativa o positiva llamados *iones*. Los enlaces iónicos son atracciones eléctricas entre iones cargados, que los mantienen unidos en cristales. Cuando dos átomos comparten electrones, se forman enlaces covalentes. En un enlace covalente no polar, los dos átomos comparten equitativamente los electrones. En un enlace covalente polar, uno de los átomos atrae al electrón con más fuerza que el otro, lo que le confiere a la molécula polos ligeramente positivos y negativos. Los enlaces covalentes polares permiten que se formen enlaces de hidrógeno, que es la atracción entre el hidrógeno ligeramente positivo de una molécula y las regiones ligeramente negativas de otras moléculas polares.

2.3 ¿Por qué el agua es tan importante para la vida?

El agua tiene propiedades únicas que permiten la existencia de la vida como sabemos que evolucionó. El agua es polar y disuelve sustancias polares y iones. El agua hace que las sustancias no polares, como los lípidos, formen grumos. También participa directamente en algunas reacciones químicas. Las moléculas de agua se pegan unas a otras con enlaces de hidrógeno y se adhieren a muchas superficies. En virtud de su elevado calor específico y calor de vaporización, el agua mantiene una temperatura estable pese a las variaciones del ambiente. El agua es casi la única sustancia que es menos densa en estado sólido que en estado líquido.

Términos clave

ácido, *31*
adhesión, *29*
amortiguador (buffer), *32*
antioxidante, *24*
átomo, *21*
base, *31*
básica, *31*
calor de vaporización, *32*
calor específico, *32*
capa electrónica, *22*
cohesión, *28*
compuesto, *24*
disolver, *29*
electrón, *21*
elemento, *21*
enlace covalente no polar, *27*
enlace covalente polar, *27*
enlace covalente, *27*
enlace de hidrógeno, *27*
enlace iónico, *26*
enlace químico, *23*
escala de pH, *31*
hidrofílica, *30*
hidrofóbica, *30*
interacción hidrofóbica, *30*
ión, *26*
isótopo, *22*
masa atómica, *22*
molécula, *24*
neutrón, *21*
núcleo atómico, *21*
número atómico, *21*
protón, *21*
radiactivo, *22*
radical libre, *24*
reacción química, *25*
solución, *29*
solvente, *29*
tensión superficial, *28*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Un átomo consta de un núcleo compuesto por _____ con carga positiva y _____ sin carga. El número de partículas con carga positiva del núcleo determina el/la _____ del elemento. Alrededor del núcleo orbitan _____ que ocupan espacios confinados llamados _____.
2. Un átomo que cedió o aceptó uno o más electrones se llama _____. Si un átomo cede un electrón adopta un/a _____. Si acepta un electrón, adopta un/a _____. Átomos con cargas opuestas se atraen y forman enlaces _____.
3. Los átomos del mismo elemento que difieren en el número de neutrones del núcleo se llaman _____ unos de otros. Algunos de estos átomos se desintegran espontáneamente, liberan _____ y forman átomos diferentes. Los átomos en los que ocurre esto son _____.
4. Un átomo con una capa electrónica externa completamente llena o vacía es _____. Los átomos con una capa externa incompleta son _____. Se forman enlaces covalentes cuando los átomos _____ electrones para llenar su capa externa.
5. Los átomos o moléculas muy reactivas sin pares de electrones en su capa externa se llaman _____. Pueden dañar a las moléculas biológicas, incluyendo la moléculas de la herencia, llamada _____. Algunos de estos daños pueden prevenirse mediante _____.
6. Se dice que el agua es _____ porque cada una de sus moléculas tiene cargas parciales negativa y positiva. Gracias a esta propiedad, las moléculas de agua forman enlaces _____ unas con otras. Los enlaces entre las moléculas de agua le confieren tal _____, que se produce tensión superficial.

Preguntas de repaso

1. ¿Cuáles son los seis elementos más abundantes en el cuerpo humano por su peso?
2. Explica la diferencia entre átomos y moléculas; entre elementos y compuestos, y entre protones, neutrones y electrones.
3. Compara los enlaces covalentes y los iónicos.
4. ¿Por qué el agua absorbe más calor con poco aumento de su temperatura?
5. Describe cómo se disuelven las sales en el agua. Compara este fenómeno con el efecto del agua en una sustancia hidrofóbica como el aceite de maíz.
6. Define *pH*, *ácido*, *base* y *amortiguador*. ¿Por qué los amortiguadores reducen los cambios de pH cuando se agregan a una solución iones hidrógeno o hidroxilo? ¿Por qué este fenómeno es importante para los organismos?

Aplicación de conceptos

1. Las grasas y aceites no se disuelven en agua; en cambio, las moléculas polares y las iónicas se disuelven fácilmente en agua. Detergentes y jabones limpian porque dispersan grasas y aceites del agua para poder enjuagarlas. Por lo que sabes

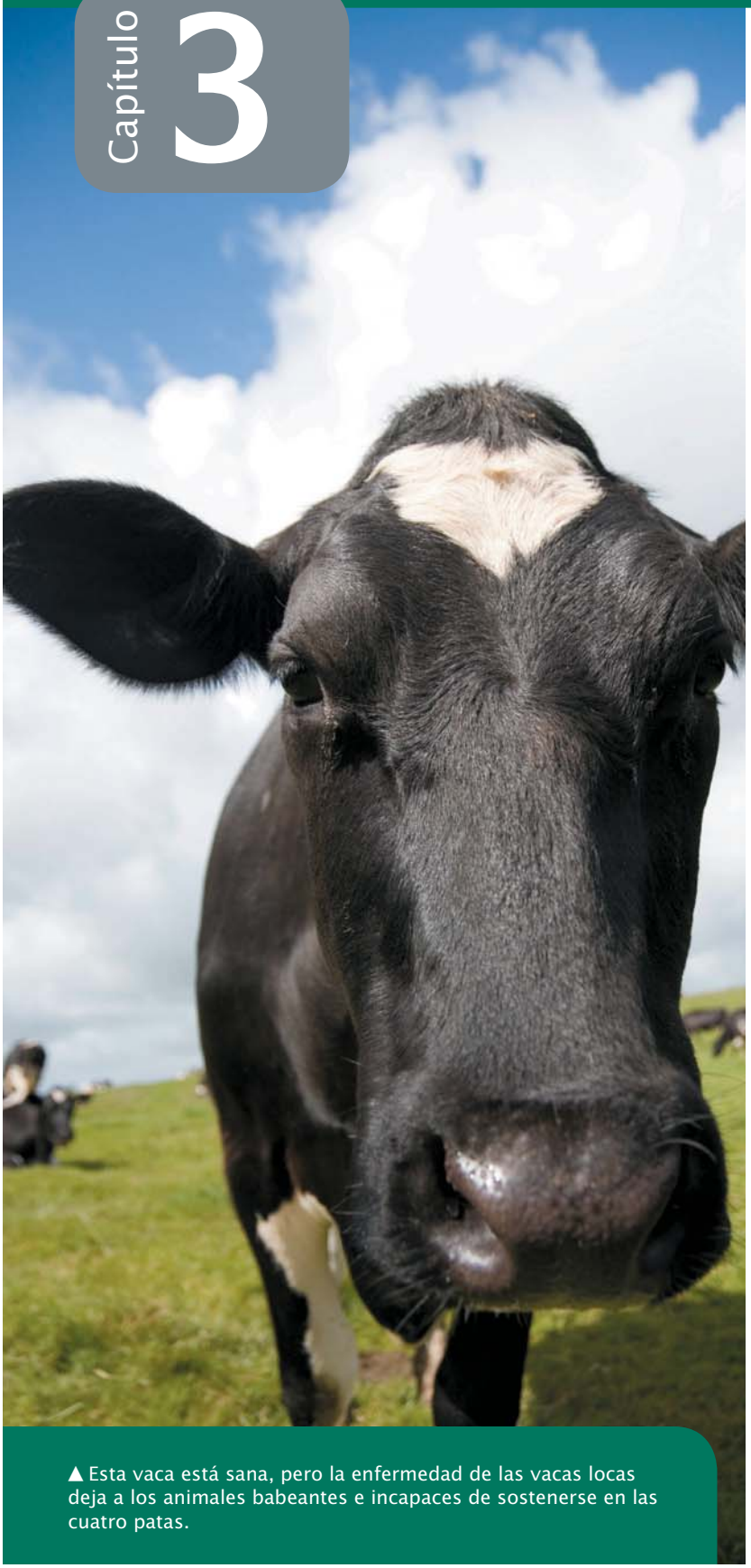
de la estructura del agua y de la naturaleza hidrofóbica de las grasas, ¿qué estructuras químicas generales (por ejemplo, partes polares y no polares) debe tener un jabón o un detergente? ¿Por qué?

2. Si la densidad del hielo fuera mayor que la del agua líquida, ¿qué efecto tendría en la vida acuática? Describe algunos impactos que tendría en los organismos terrestres.
3. ¿Por qué el sudor sirve para regular la temperatura del cuerpo? ¿Por qué te sientes más acalorado e incómodo en un día cálido y húmedo que en un día cálido y seco?
4. Se forman radicales libres cuando los organismos consumen oxígeno para metabolizar glucosa y formar moléculas energéticas. Ross Hardison, de la Universidad Estatal de Pensilvania, dijo: "Mantener el oxígeno bajo control y al mismo tiempo usarlo para producir energía es uno de los mayores equilibrios logrados en la evolución de la vida en la Tierra". ¿Qué quiso decir?
5. Algunas personas han propuesto que se remolquen *icebergs* a regiones donde la gente no tiene agua potable. ¿Cómo podría ser el hielo formado con agua de mar ser bueno para beber?
6. La atmósfera de la Tierra está compuesta por aproximadamente 20% de oxígeno (O_2), 79% de nitrógeno (N_2) y 0.38% de dióxido de carbono (CO_2). Explica por qué los dirigibles flotan si se llenan de hidrógeno (H_2) o de helio (He). ¿Qué gas es preferible para llenar los dirigibles? ¿Por qué?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Moléculas biológicas

Capítulo 3



▲ Esta vaca está sana, pero la enfermedad de las vacas locas deja a los animales babeantes e incapaces de sostenerse en las cuatro patas.

Estudio de caso

Proteínas sorprendentes

—¿SABES, LISA? A veces pienso que estoy enferma —le dijo Charlene a su hermana. Charlene era una chica de 22 años, vital y ganadora de becas en la escuela. En 2001 comenzó a perder la memoria y a mostrar cambios en su estado de ánimo. Durante los tres años posteriores, los síntomas se agravaron. Sufría temblores en las manos y padecía accesos en que mordía y golpeaba a los demás. Dejó de caminar y no podía deglutir. En junio de 2004, Charlene se convirtió en la primera estadounidense en morir víctima de la enfermedad de las vacas locas, que muy probablemente contrajo más de 10 años antes, cuando vivió en Inglaterra.

Hasta mediados de la década de 1990 las autoridades sanitarias no aceptaron que la enfermedad de las vacas locas (encefalopatía espongiforme bovina, EEB) podía transmitirse a la gente que comía carne de una res infectada. Aunque millones de personas hayan comido carne contaminada, sólo unas 200 han muerto en todo el mundo por la EEB en humanos, o por una variante de la enfermedad de Creutzfeld-Jakob (ECJ). Como quiera que sea, la enfermedad siempre es mortal. El cerebro de los enfermos, sean personas con ECJ o vacas con EEB, se llena de orificios microscópicos que le dan una apariencia esponjosa.

¿De dónde viene la enfermedad de las vacas locas? Desde hace siglos se sabe que las ovejas sufren una forma de encefalopatía espongiforme llamada *tembladera*. Los científicos creen que una mutación de la tembladera pudo infectar a las reses, quizás a comienzos de la década de 1980. En ese entonces, el alimento de las reses contenía restos de ovejas, entre los cuales pudo estar alojada la tembladera. Desde 1986, cuando se detectó la EEB en el ganado inglés, se han sacrificado e incinerado millones de reses para evitar la propagación de la enfermedad.

¿Por qué es la enfermedad de las vacas locas especialmente fascinante para los científicos? A comienzos de la década de 1980, el doctor Stanley Prusiner, investigador de la Universidad de California, en San Francisco, sacudió el mundo científico con pruebas de que la causa de la tembladera era una proteína, que no tiene material genético (ADN ni ARN) y que esta proteína transmitía la enfermedad a animales experimentales en el laboratorio. Llamó a las proteínas infecciosas *priones* (neologismo acuñado a partir de la frase "partículas proteínicas infecciosas").

¿Qué son las proteínas? ¿En qué se diferencian del ADN y el ARN? ¿Por qué una proteína sin material hereditario puede infectar un organismo, reproducirse y causar una enfermedad mortal? Sigue leyendo para que lo averigües.

De un vistazo

Estudio de caso Proteínas sorprendentes

3.1 ¿Por qué el carbono es tan importante en las moléculas biológicas?

3.2 ¿Cómo se sintetizan las moléculas orgánicas?

Se forman polímeros biológicos al eliminar agua y se degradan agregándola

3.3 ¿Qué son los carbohidratos?

Existen varios monosacáridos con estructuras ligeramente diferentes

Los disacáridos constan de dos azúcares simples unidos mediante reacciones de síntesis por deshidratación

Enlaces con la vida diaria Alimentos sintéticos

Los polisacáridos son cadenas de monosacáridos

3.4 ¿Qué son los lípidos?

Aceites, grasas y ceras son lípidos que contienen sólo carbono, hidrógeno y oxígeno

Los fosfolípidos tienen "cabeza" soluble en agua y "cola" insoluble en agua

Los esteroides constan de cuatro anillos de carbono fusionados

3.5 ¿Qué son las proteínas?

Guardián de la salud Colesterol, grasas trans y el corazón

Las proteínas se forman a partir de cadenas de aminoácidos

Los aminoácidos se unen para formar cadenas mediante reacciones de síntesis por deshidratación

Una proteína puede tener hasta cuatro niveles de estructura

Estudio de caso continuación Proteínas sorprendentes

De cerca Proteínas y textura del cabello

Las funciones de las proteínas se relacionan con sus estructuras tridimensionales

3.6 ¿Qué son los nucleótidos y los ácidos nucleicos?

Los nucleótidos actúan como portadores de energía y mensajeros intracelulares

El ADN y el ARN, moléculas de la herencia, son ácidos nucleicos

Estudio de caso continuación Proteínas sorprendentes

Estudio de caso otro vistazo Proteínas sorprendentes

3.1 ¿POR QUÉ EL CARBONO ES TAN IMPORTANTE EN LAS MOLÉCULAS BIOLÓGICAS?

Sin duda habrás notado que llaman "orgánicas" a las frutas y verduras cultivadas sin fertilizantes sintéticos; pero en química, lo **orgánico** se refiere a las moléculas que tienen un esqueleto de carbono unido con átomos de hidrógeno. El término se deriva de la capacidad de los seres vivos de sintetizar y usar este tipo general de molécula. Las moléculas **inorgánicas**, entre las que se encuentra el dióxido de carbono (que no tiene átomos de hidrógeno) y todas las moléculas sin carbono (como el agua y la sal) son mucho menos variadas y más simples que las orgánicas.

La vida se caracteriza por una diversidad de moléculas que interactúan de maneras sorprendentemente complicadas. Las interacciones moleculares están gobernadas por las estructuras de las moléculas y las propiedades químicas que se desprenden de esas estructuras. La vida es un estado dinámico; puesto que las moléculas de las células interactúan unas con otras, sus estructuras y propiedades químicas cambian. En conjunto, estos cambios orquestados con precisión dan a las células la capacidad de adquirir y aprovechar nutrimentos, eliminar desechos, moverse, crecer y reproducirse.

El versátil átomo de carbono es la clave de la enorme variedad de moléculas orgánicas que hacen posible la vida en la Tierra. El átomo de carbono tiene cuatro electrones en su capa externa, en la que caben ocho; por tanto, un átomo de carbono se estabiliza si se enlaza con otros cuatro, o formando enlaces dobles y triples. Como resultado, las moléculas orgánicas pueden asumir formas complejas, como cadenas ramificadas, anillos, láminas y hélices.

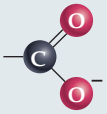
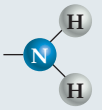
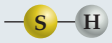
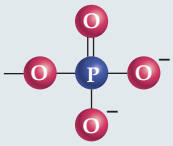
Al esqueleto de carbono se unen moléculas orgánicas como **grupos funcionales**, grupos de átomos que determinan las características y la reactividad química de las moléculas. Los grupos funcionales son menos estables que el esqueleto de carbono y es más probable que participen en las reacciones químicas. Un gran número de grupos funcionales pueden unirse a las moléculas orgánicas. En la **Tabla 3-1** se encuentran los seis grupos funcionales más comunes de moléculas biológicas.

Aunque las moléculas de la vida son increíblemente diversas, casi todas contienen los mismos grupos funcionales básicos. Además, la mayor parte de las moléculas orgánicas grandes se sintetiza a partir de unidades repetidas, como veremos en la sección siguiente.

3.2 ¿CÓMO SE SINTETIZAN LAS MOLÉCULAS ORGÁNICAS?

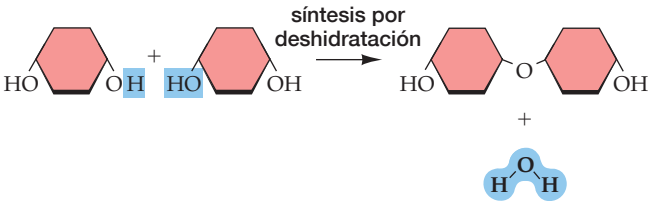
Aunque sería posible formar una molécula compleja combinando un átomo tras otro de acuerdo con un mapa detallado, la vida sigue un enfoque molecular, por el cual se ensamblan moléculas pequeñas, que se unen entre sí. Así como un tren está formado por una sucesión articulada de vagones, las moléculas orgánicas pequeñas (como monosacáridos o aminoácidos) se unen para formar moléculas grandes (como el almidón o las proteínas), similar a los vagones de un tren. Las unidades individuales se llaman **monómeros** (del griego, que significa "una parte"). Las cadenas de monómeros se llaman **polímeros** ("muchas partes").

Tabla 3-1 Grupos funcionales importantes en las moléculas biológicas

Grupo	Estructura	Propiedades	Se encuentra en
Hidroxilo		Polar; participa en las reacciones de deshidratación e hidrólisis	Azúcares, almidón, ácidos nucleicos, alcoholes, algunos ácidos y esteroides
Carbonilo		Polar; forma parte de moléculas hidrofílicas (solubles en agua)	Azúcares, algunas hormonas, algunas vitaminas
Carboxilo		Ácido; el oxígeno con carga negativa se une a un H^+ y forma ácido carboxílico (—COOH); participa en los enlaces peptídicos.	Aminoácidos, ácidos grasos
Amino		Base; puede unirse a un H^+ adicional y adquirir una carga positiva; participa en los enlaces peptídicos.	Aminoácidos, ácidos nucleicos
Sulfhidrilo		Forma enlaces disulfuro en las proteínas.	Algunos aminoácidos; muchas proteínas
Fosfato		Ácido; enlaza nucleótidos en ácidos nucleicos; grupo que transporta energía en el ATP (esta forma ionizada se encuentra en ambientes celulares)	Ácidos nucleicos; fosfolípidos

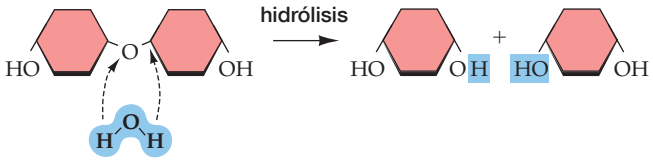
Se forman polímeros biológicos al eliminar agua y se degradan agregándola

Las subunidades de las moléculas biológicas grandes se unen mediante una reacción química llamada **síntesis por deshidratación**, que literalmente significa "formar por eliminación de agua". En la síntesis por deshidratación se suprime un ión hidrógeno (H^+) de una subunidad y un hidroxilo (OH^-) de otra. Los espacios vacantes se llenan cuando estas unidades comparten electrones y forman un enlace covalente que las une. El ión hidrógeno y el hidroxilo se combinan para formar una molécula de agua (H_2O), como se aprecia en la FIGURA 3-1, en la que se usan unidades arbitrarias.



▲ **FIGURA 3-1 Síntesis por deshidratación**

La reacción inversa, la **hidrólisis** (degrada con agua), degrada la molécula de nuevo en sus subunidades originales; el agua dona un ión hidrógeno a una subunidad y un ión hidroxilo a la otra (FIGURA 3-2).



▲ **FIGURA 3-2 Hidrólisis**

Las enzimas digestivas usan la hidrólisis para degradar la comida. Por ejemplo, el almidón de una galleta está compuesto de una serie de moléculas de glucosa (monosacárido; *véase* la figura 3-8). Las enzimas de nuestra saliva y del intestino delgado estimulan la hidrólisis del almidón en moléculas de glucosa que puedan absorberse.

A pesar de la enorme diversidad de moléculas biológicas, la mayoría pertenece a una de cuatro categorías generales: carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos (Tabla 3-2).

3.3 ¿QUÉ SON LOS CARBOHIDRATOS?

Las moléculas de **carbohidratos** están compuestas de carbono, hidrógeno y oxígeno en una proporción de aproximadamente 1:2:1. Esta fórmula explica el origen de la palabra *carbohidrato*, que literalmente significa: carbono más agua. Todos los carbohidratos son **azúcares** pequeños y solubles en agua o bien polímeros de azúcar, como el almidón. Si un carbohidrato está formado por una única molécula de azúcar, se llama **monosacárido** (que en griego signi-

Tabla 3-2 Principales moléculas biológicas

Tipo y estructura de la molécula	Principales subtipos y estructuras	Ejemplo	Función
Carbohidratos: la mayoría contienen carbono, oxígeno e hidrógeno en la fórmula aproximada $(CH_2O)_{n*}$	*Monosacárido:* azúcar simple, por lo común con la fórmula $C_6H_{12}O_6$	Glucosa	Fuente importante de energía para las células; unidad de los polisacáridos
		Fructosa	
	Disacárido: dos monosacáridos unidos	Sacarosa	Molécula para almacenar energía en frutas y miel
			Principal azúcar transportado por las plantas terrestres
	Polisacárido: cadena de monosacáridos (normalmente glucosa)	Almidón	Almacenamiento de energía en plantas
		Glucógeno	Almacenamiento de energía en animales
		Celulosa	Material estructural en plantas
Lípidos: contiene una gran proporción de carbono e hidrógeno. Casi todos los lípidos son no polares e insolubles en agua	*Triglicérido:* tres ácidos grasos unidos a glicerol	Aceite, grasa	Almacenamiento de energía en animales y algunas plantas
	Cera: números variados de ácidos grasos unidos a una cadena larga de alcohol	Ceras en cutículas vegetales	Recubrimiento impermeable en hojas y tallos de plantas terrestres
	Fosfolípido: grupo fosfato polar y dos ácidos grasos unidos a glicerol	Fosfatidilcolina	Componente de la membrana celular
	Esteroide: cuatro anillos fundidos de átomos de carbono con grupos funcionales unidos	Colesterol	Componente de la membrana de células eucariontes; precursor de otros esteroides, como la testosterona y sales biliares
Proteínas: consta de una o más cadenas de aminoácidos; puede tener hasta cuatro niveles de estructura que determinan su función	*Péptido:* cadena corta de aminoácidos	Oxitocina	Hormona compuesta de nueve aminoácidos; sus funciones incluyen la estimulación de las contracciones uterinas durante el parto
	Polipéptido: cadena larga de aminoácidos; conocida también como "proteína"	Hemoglobina	Proteína globular compuesta de cuatro unidades peptídicas; transporta oxígeno en la sangre de los vertebrados
Ácidos nucleicos: *Nucleótido:* consta de un azúcar, una base y un grupo fosfato	*Nucleótido:* compuesto de un azúcar de cinco carbonos (ribosa o desoxirribosa), una base nitrogenada y un grupo fosfato	Adenosín trifosfato (ATP)	Principal molécula transportadora de energía de corto plazo en las células
		Adenosín monofosfato cíclico (cAMP)	Mensajero intracelular
Ácido nucleico: polímero formado de nucleótidos	*Ácido nucleico:* un polímero de unidades de nucleótidos unidos por enlaces covalentes entre sus grupos fosfato y azúcar	Ácido desoxirribonucleico (ADN)	Material genético de todas las células
		Ácido ribonucleico (ARN)	En las células, esencial para la síntesis de las proteínas con la secuencia genética copiada del ADN; material genético de algunos virus

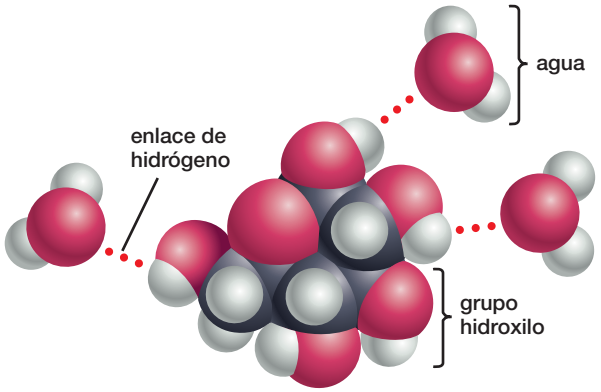
*n significa el número de carbonos en la columna de la molécula.

fica azúcar única). Cuando dos monosacáridos se unen, forman un **disacárido** (dos azúcares) y un polímero con muchos sacáridos se llama **polisacárido** (muchos azúcares). Los carbohidratos como el almidón guardan energía en las células, mientras que otros carbohidratos refuerzan las paredes celulares de vegetales, hongos y bacterias, o forman el exoesqueleto del cuerpo de insectos, cangrejos y otros.

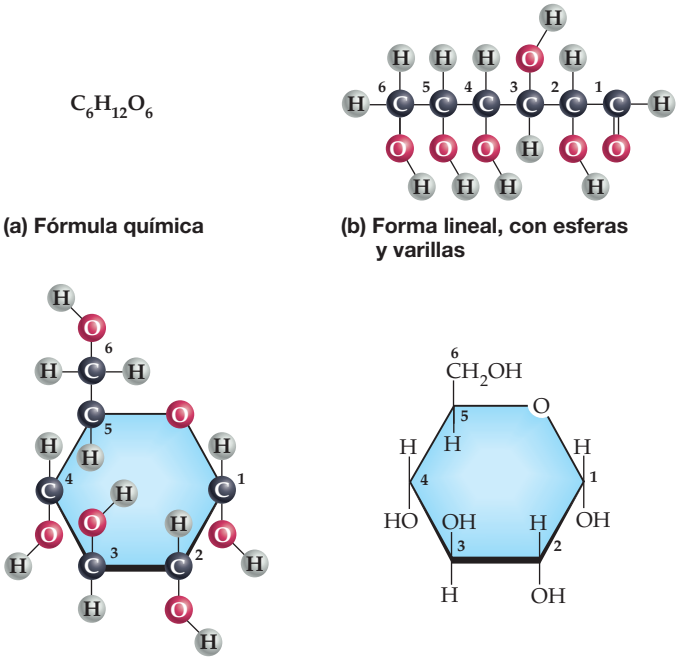
Si agregas azúcar al café o al té, sabes que se disuelve en el agua. Esto es porque los grupos funcionales hidroxilos del azúcar son polares y forman enlaces de hidrógeno con las moléculas polares del agua (FIGURA 3-3).

Existen varios monosacáridos con estructuras ligeramente diferentes

Los monosacáridos tienen un esqueleto de tres a siete átomos de carbono. Casi todos estos átomos tienen unido un grupo hidrógeno (—H) y un grupo hidroxilo (—OH); por tanto, los carbohidratos tienen la fórmula química aproximada $(CH_2O)_n$, donde n



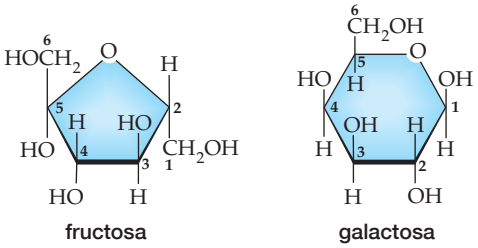
▲ **FIGURA 3-3 Disolución del azúcar en agua** La glucosa se disuelve cuando los grupos hidroxilos polares de cada molécula de azúcar forman enlaces de hidrógeno con las moléculas de agua cercanas.


$C_6H_{12}O_6$
(a) Fórmula química
(b) Forma lineal, con esferas y varillas
(c) Forma anillada, con esferas y varillas
(d) Forma anillada, simplificada

▲ FIGURA 3-4 Representación de la estructura de la glucosa Los químicos dibujan la misma molécula de varias formas. **(a)** Fórmula química de la glucosa; **(b)** forma lineal, que ocurre cuando la glucosa es un cristal sólido; **(c, d)** dos representaciones de la forma anillada de la glucosa, que se forma al disolverse en agua. En **(d)**, cada articulación sin nombre es un átomo de carbono; los carbonos están numerados como referencia. En la figura 3-3 se muestra una representación tridimensional de la estructura anillada de la glucosa.

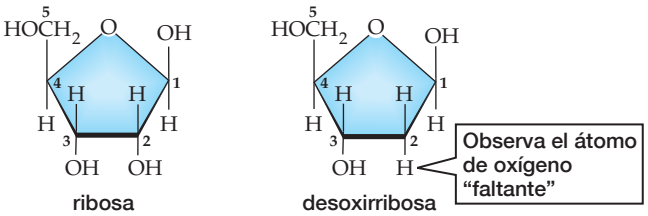
es el número de carbonos del esqueleto. Cuando se disuelve en agua, así como en el citoplasma de una célula, el esqueleto de carbono del azúcar forma un anillo. Las **FIGURAS 3-4** y 3-3 muestran las formas de representar la estructura química común de la **glucosa**. Cuando veas estructuras simplificadas, recuerda que toda "unión" de un anillo o una cadena que no esté marcada es un átomo de carbono.

La glucosa es el monosacárido más común de los organismos vivos y es una unidad de muchos polisacáridos. La glucosa tiene seis carbonos, así que su fórmula química es $C_6H_{12}O_6$. Muchos organismos sintetizan otros monosacáridos que tienen la misma fórmula química de la glucosa, aunque estructuras ligeramente distintas. Éstos incluyen la fructosa (el azúcar de la fruta, que está en las frutas, jarabe de maíz y miel) y la galactosa (parte del disacárido lactosa, llamado azúcar de la leche; **FIGURA 3-5**).



▲ FIGURA 3-5 Monosacáridos

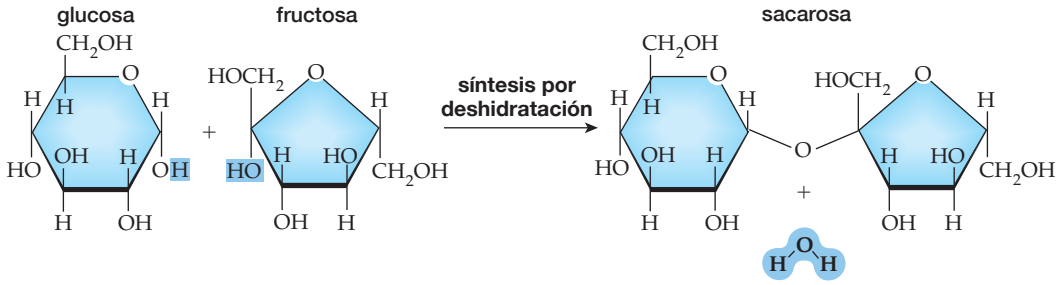
Otros monosacáridos comunes, como la ribosa y la desoxirribosa (que se encuentran en el ARN y el ADN, respectivamente), tienen cinco carbonos. Observa en la **FIGURA 3-6** que la desoxirribosa (*desoxi-* significa quitar el oxígeno) tiene un átomo de oxígeno menos que la ribosa porque un átomo de hidrógeno reemplaza uno de los grupos hidroxilos funcionales en la ribosa.



▲ FIGURA 3-6 Monosacáridos de cinco carbonos

Los disacáridos constan de dos azúcares simples unidos mediante reacciones de síntesis por deshidratación

Los monosacáridos pueden unirse mediante reacciones de síntesis por deshidratación para formar disacáridos o polisacáridos (**FIGURA 3-7**). Muchas veces, los disacáridos almacenan energía a corto plazo, especialmente en las plantas. Cuando se requiere energía, los disacáridos se degradan en sus monosacáridos por reacciones de hidrólisis (*véase* la figura 3-2) y luego éstos se degradan para liberar la energía guardada en los enlaces químicos. Muchos alimentos contienen disacáridos. Quizá desayunaste pan tostado y café con crema y azúcar. Agregaste al café la **sacarosa** (un disacárido



▲ FIGURA 3-7 Síntesis de un disacárido La sacarosa se sintetiza en una reacción de síntesis por deshidratación en la que se retira el hidrógeno de la glucosa y el grupo hidroxilo de la fructosa para formar una molécula de agua y dejar dos anillos de monosacáridos unidos por enlaces simples al átomo de oxígeno que queda.

PREGUNTA Describe la hidrólisis de esta molécula.

formado por glucosa más fructosa, molécula que guarda energía en la caña y el betabel) y agregaste también crema, que contiene **lactosa** (disacárido formado por glucosa más galactosa). El disacárido **maltosa** (glucosa más glucosa) es raro en la naturaleza, pero se forma cuando las enzimas del aparato digestivo hidrolizan el almidón (como el del pan tostado). A continuación, otras enzimas digestivas hidrolizan la maltosa en dos moléculas de glucosa que las células pueden absorber y degradar para liberar energía.

Si estás a dieta, es posible que hayas añadido a tu café un sustituto de azúcar. Estas interesantes moléculas aparecen descritas en el apartado "Enlaces con la vida diaria: Alimentos sintéticos".

Los polisacáridos son cadenas de monosacáridos

Haz la prueba de masticar una galleta mucho tiempo. ¿Sabe cada vez más dulce? Así debería ser porque con el tiempo, las enzimas de la saliva producen la hidrólisis del **almidón** (un polisacárido) de las galletas que está formado por moléculas de glucosa (monosacárido), que tienen sabor dulce. Las plantas aprovechan el almidón (FIGURA 3-8) como molécula de almacenamiento de energía y los animales almacenan **glucógeno**, un polisacárido similar. Los dos consisten en polímeros de moléculas de glucosa. El almidón se forma en las raíces y semillas; una galleta contiene almidón de los granos de trigo. El almidón está formado por cadenas ramificadas de hasta medio millón de unidades de glucosa. El glucógeno, que se almacena en el hígado y músculos de los animales (incluyéndonos a nosotros), es también una cadena de unidades de glucosa, pero está mucho más ramificado que el almidón.

Muchos organismos usan polisacáridos como materiales estructurales. Uno de los polisacáridos estructurales más importantes es la **celulosa**, de la que están hechos la mayor parte de las paredes celulares vegetales, las suaves motas de algodón del algodonero y casi la mitad del tronco de un árbol (FIGURA 3-9). Los ecologistas calculan que, aproximadamente, cada año los organismos sintetizan un billón de toneladas de celulosa, de modo que es la molécula orgánica más abundante en el planeta.

La celulosa, como el almidón, es un polímero de glucosa, pero en la celulosa (a diferencia del almidón) cada tercera glucosa está "de cabeza" (compara la figura 3-8c con la figura 3-9d). Aunque la mayoría de los animales digieren fácilmente el almidón, ningún vertebrado tiene enzimas para digerir la celulosa. Como se estudiará en el capítulo 6, las enzimas deben caber exactamente en las moléculas que degradan, y la forma del enlace de la celulosa impide que la ataquen enzimas de un animal vertebrado. Algunos animales, como las vacas, tienen en el aparato digestivo colonias de microbios que digieren la celulosa y aprovechan las unidades de glucosa que se liberan. En el humano, las fibras de celulosa pasan intactas por el aparato digestivo, pero aportan la fibra que evita el estreñimiento.

Enlaces *con la vida diaria*

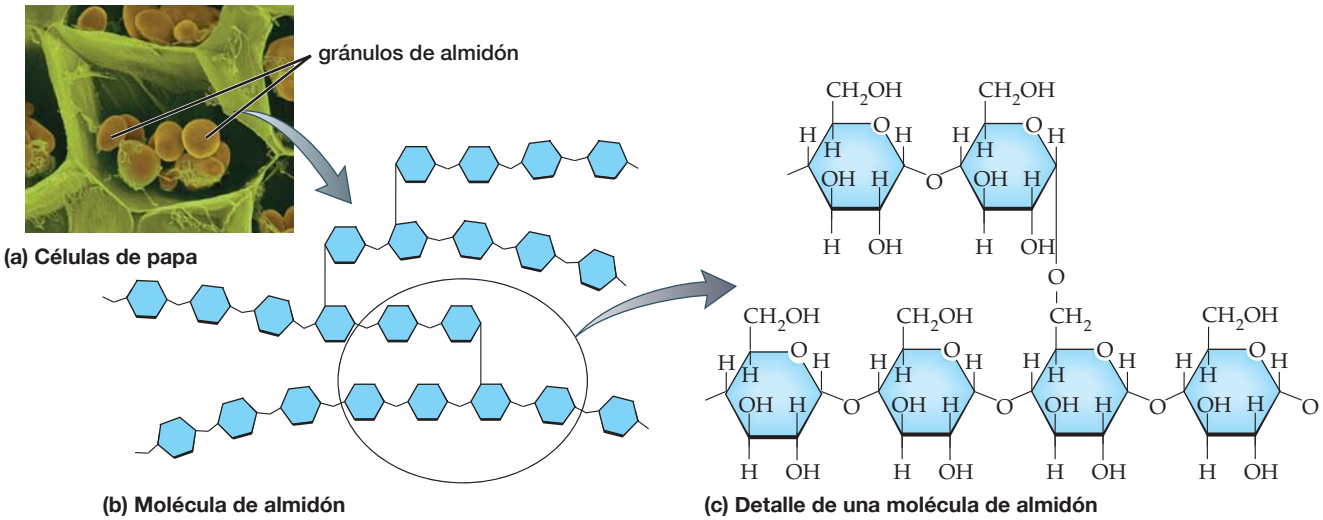
Alimentos sintéticos

En las sociedades bendecidas por una superabundancia de comida, la obesidad es un problema de salud grave. Una meta de los especialistas en ingeniería alimentaria es modificar las moléculas biológicas para que no tengan calorías; los principales candidatos son el azúcar (a 4 Cal/gramo) y las grasas (a 9 Cal/gramo). Varios endulzantes artificiales, como el aspartame (Nutrasweet[MR]) y la sucralosa (Splenda [MR]) dan un sabor dulce a los alimentos con pocas o ninguna caloría. El aceite artificial llamado olestra no es digerible en absoluto; así, las papas fritas con olestra no tienen calorías de grasa y mucho menos calorías totales que las normales (FIGURA E3-1). ¿Cómo se hacen estas moléculas no biológicas?

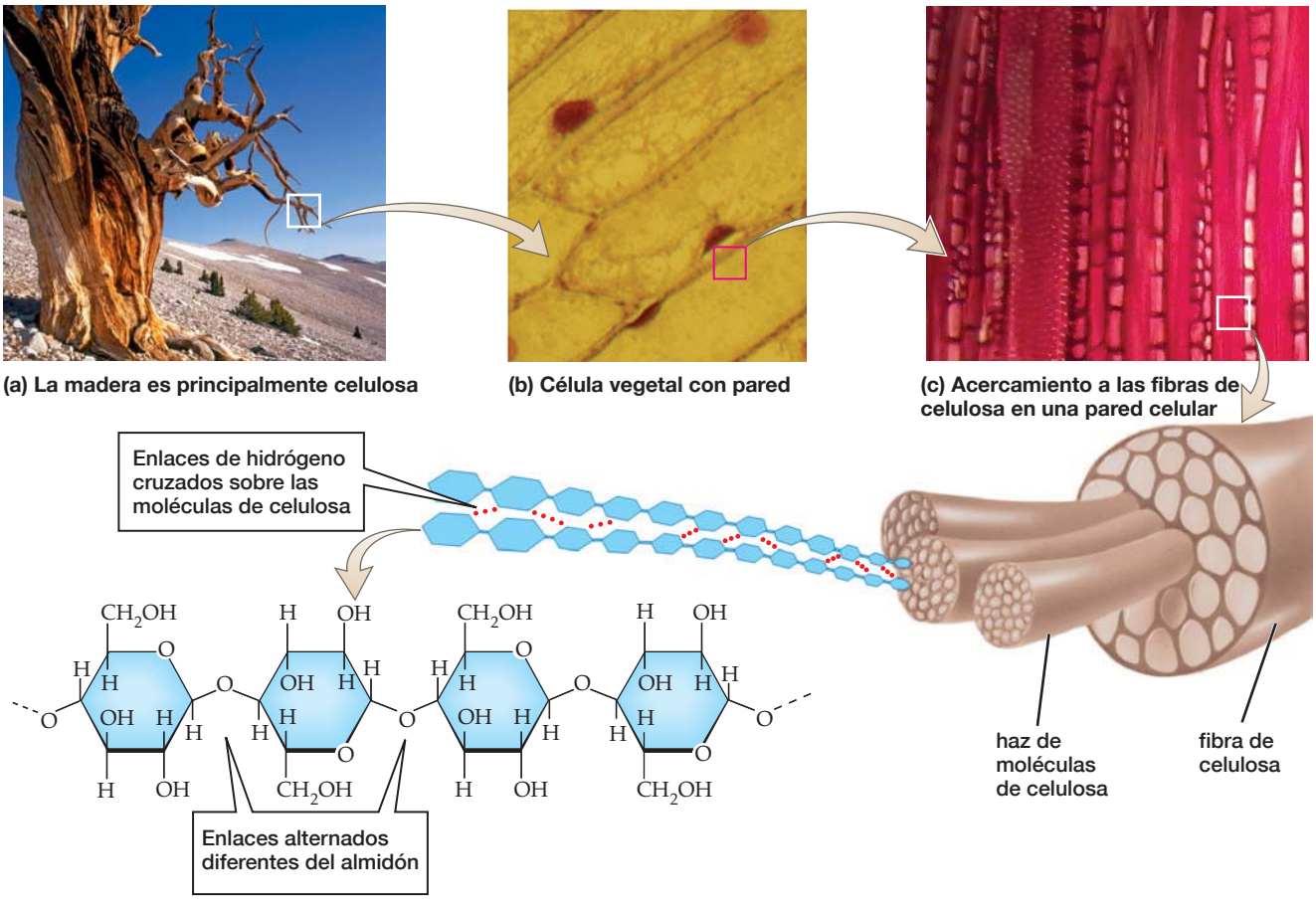
El aspartame es una combinación de dos aminoácidos: ácido aspártico y fenilalanina (figura 3-18b). Por causas desconocidas, el aspartame es mucho más eficaz que el azúcar para estimular los receptores del sabor dulce de la lengua. La sucralosa es una molécula de sacarosa modificada en la que átomos de cloro reemplazan a tres grupos hidroxilos. La sucralosa activa nuestros receptores de lo dulce 600 veces más que la sacarosa, pero nuestras enzimas no la digieren, así que no proporciona calorías.

Para entender la constitución del aceite olestra, observa en la figura 3-13b que los aceites contienen un esqueleto de glicerol cuyos tres átomos de carbono están enlazados a un ácido graso. En el olestra, la molécula del glicerol está sustituida por una de sacarosa con seis a ocho ácidos grasos unidos a sus átomos de carbono. La cadena de ácidos grasos, que se extiende desde los anillos de la molécula de sacarosa como los brazos de un pulpo, impide que las enzimas digestivas degraden la molécula en fragmentos absorbibles. Aunque no se digiere, el olestra aporta a los alimentos la misma sensación y sabor que el aceite.

▲ **FIGURA E3-1 Alimentos artificiales** La sucralosa de Splenda [MR] y el olestra de las papas fritas sin grasa son versiones sintéticas no digeribles del azúcar y el aceite, respectivamente. Fueron diseñados para ayudar a la gente a controlar su peso.



▲ FIGURA 3-8 **El almidón es un polisacárido vegetal hecho de unidades de glucosa que almacena energía** **(a)** Gránulos de almidón en células de papa. **(b)** Corte pequeño de una molécula de almidón, compuesta de cadenas ramificadas de hasta medio millón de unidades de glucosa. **(c)** Estructura precisa de la porción circulada de la molécula de almidón en (b). Compara los vínculos entre las unidades de glucosa con la celulosa (figura 3-9).


(a) La madera es principalmente celulosa
(b) Célula vegetal con pared
(c) Acercamiento a las fibras de celulosa en una pared celular
Enlaces de hidrógeno cruzados sobre las moléculas de celulosa
haz de moléculas de celulosa
fibra de celulosa
Enlaces alternados diferentes del almidón
(d) Detalle de la molécula de celulosa

▲ FIGURA 3-9 **Estructura y función de la celulosa** **(a)** La madera de este pino de Colorado de 3,000 años de antigüedad es principalmente celulosa. **(b)** La celulosa forma la pared que rodea todas las células del árbol. **(c)** Las paredes celulares están formadas por fibras de celulosa en capas dispuestas en ángulo, que resisten el rasgado en ambas direcciones. **(d)** La celulosa está compuesta por subunidades de glucosa. Compara esta estructura con la figura 3-8c y observa que cada tercera molécula de glucosa en la celulosa está "de cabeza".

¿Te has preguntado…

cómo las termitas digieren la madera?

La respuesta es que, aunque las termitas comen madera, no pueden digerirla ellas mismas. Como las vacas, las termitas albergan en el intestino diversas poblaciones de bacterias y protistas que digieren la celulosa. En esta relación de beneficios mutuos, las termitas ofrecen refugio y los microbios pagan la renta digiriendo la celulosa en sus unidades de glucosa, que comparten con las termitas. Diferentes especies de termitas tienen grupos peculiares de microbios que digieren la celulosa. Algunas protistas que viven en las termitas son tan dependientes de la celulosa que mueren si las termitas se alimentan con almidón.

El recubrimiento externo de soporte (exoesqueleto) de insectos, escarabajos y arañas está hecho de **quitina**, un polisacárido cuyas unidades de glucosa contienen un grupo funcional nitrogenado (FIGURA 3-10). La quitina también endurece las paredes celulares de muchos hongos, incluyendo los champiñones.

Los carbohidratos también pueden formar parte de estructuras celulares complejas; por ejemplo, la membrana plasmática que rodea las células está repleta de proteínas unidas a carbohidratos. Los ácidos nucleicos, que veremos más adelante, también contienen moléculas de azúcar.

3.4 ¿QUÉ SON LOS LÍPIDOS?

Los **lípidos** son un grupo variado de moléculas que contienen regiones compuestas casi completamente por hidrógeno y carbono, con enlaces no polares carbono-carbono y carbono-hidrógeno. Estas regiones no polares hacen a los lípidos hidrófobos e insolubles en agua. Algunos lípidos guardan energía, mientras otros forman los recubrimientos impermeables de plantas y animales, otros más son componentes esenciales de la membrana celular, o son hormonas.

Los lípidos se clasifican en tres grupos principales: (1) aceites, grasas y ceras, que tienen una estructura parecida y sólo contienen carbono, hidrógeno y oxígeno; (2) fosfolípidos, que son estructuralmente semejantes a los aceites, pero que también contienen fósforo y nitrógeno, y (3) la familia con "anillos fusionados" de los esteroides, que están compuestos de carbono, hidrógeno y oxígeno.

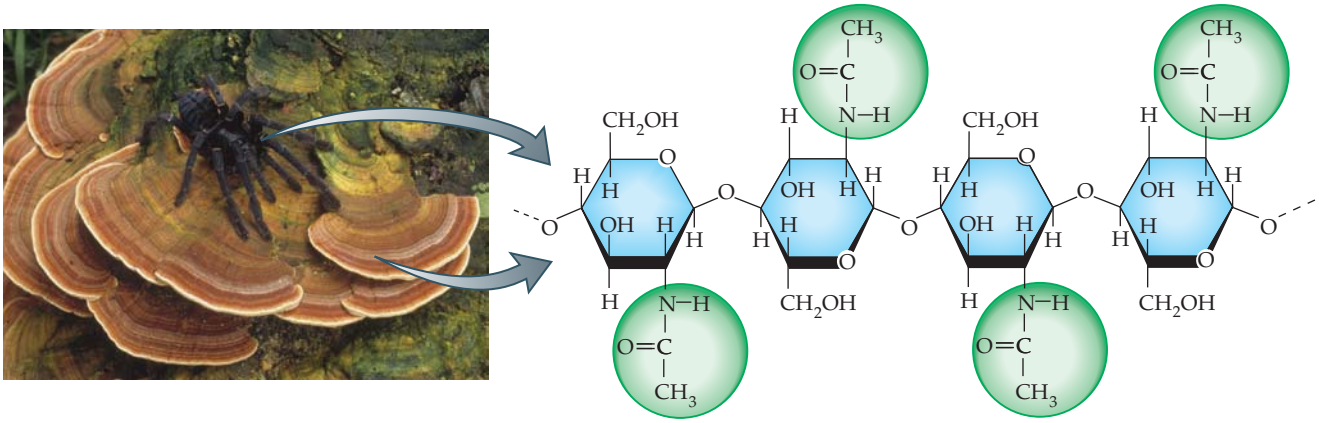
Aceites, grasas y ceras son lípidos que contienen sólo carbono, hidrógeno y oxígeno

Aceites, grasas y ceras se relacionan de tres maneras. En primer lugar, contienen sólo carbono, hidrógeno y oxígeno. En segundo, contienen uno o más **ácidos grasos**, que son largas cadenas de carbono e hidrógeno con un grupo de ácido carboxílico (—COOH) en un extremo. Por último, casi ninguno tiene estructuras anilladas.

Las **grasas** y los **aceites** se usan principalmente como moléculas de almacenamiento de energía. Contienen más del doble de calorías por gramo que los carbohidratos y las proteínas (grasas: 9 Cal/gramo; carbohidratos y proteínas: 4 Cal/gramo). El oso de la FIGURA 3-11a acumuló suficiente grasa para toda su hibernación. Para no acumular demasiadas grasas, algunas personas prefieren productos elaborados con sustitutos como el olestra, según se describe en el apartado "Enlaces con la vida diaria: Alimentos sintéticos".

Grasas y aceites se forman mediante reacciones de síntesis por deshidratación en la que se unen tres unidades de ácidos grasos a una molécula de **glicerol**, una molécula de tres carbonos (FIGURA 3-12). Esta estructura da a grasas y aceites su nombre químico: **triglicéridos**.

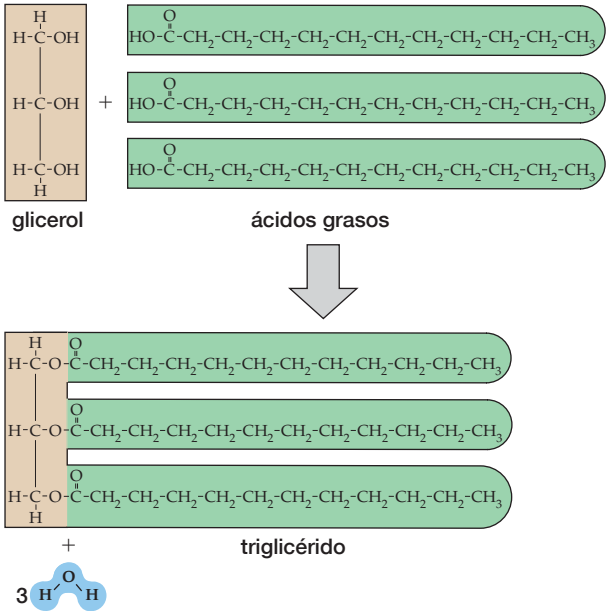
Los animales producen grasas (como la mantequilla y la manteca), mientras que los aceites (como los de maíz, canola y soya) se encuentran principalmente en las semillas de plantas. La diferencia entre una grasa, que es un sólido a temperatura ambiente y un aceite, que es líquido, estriba en la estructura de sus ácidos grasos. En las grasas, los carbonos de los ácidos grasos están unidos por enlaces únicos, con átomos de hidrógeno en todos los demás sitios de enlace. Estos ácidos grasos se describen como **saturados** porque contienen todos los átomos de hidrógeno que pueden contener. Como les faltan los enlaces dobles



▲ **FIGURA 3-10 Quitina, un polisacárido único** La quitina tiene la misma configuración de enlace de las moléculas de glucosa que la celulosa, pero las unidades de glucosa tienen un grupo funcional nitrogenado (en verde) en lugar del grupo hidroxilo. La quitina, que es dura y flexible, da sostén al cuerpo blando de los artrópodos (insectos, arañas y otros), así como a la mayor parte de los hongos, como este hongo en estante.

(a) Grasa (b) Cera

▲ **FIGURA 3-11 Lípidos en la naturaleza** **(a)** Un gordo oso gris, listo para hibernar. Si este oso guardara la misma cantidad de energía en carbohidratos en lugar de grasas, probablemente no podría caminar. **(b)** La cera es un lípido muy saturado que se mantiene muy firme a las temperaturas exteriores normales. Gracias a su rigidez, forma hexágonos fuertes y de paredes delgadas en este panal.



▲ **FIGURA 3-12 Síntesis de un triglicérido** En la reacción de síntesis por deshidratación se unen una molécula de glicerol y tres ácidos grasos para formar un triglicérido y tres moléculas de agua.

PREGUNTA Pronostica qué reacción ocurriría si una enzima que digiera grasas degrada esta molécula.

entre los carbonos, estas cadenas de ácidos grasos saturados son rectas y pueden agruparse muy estrechamente, con lo que forman grumos sólidos a temperatura ambiente (FIGURA 3-13a).

Si hay enlaces dobles entre algunos carbonos y, por consiguiente, menos hidrógenos, el ácido graso es **insaturado**. Los enlaces dobles de los ácidos grasos insaturados en los aceites producen flexiones (curvas) en las cadenas de ácidos grasos (FIGURA 3-13b). Los aceites son líquidos a temperatura ambiente porque estas flexiones impiden que sus moléculas se compacten. El proceso comercial de hidrogenación (por el que se rompen algunos de los enlaces dobles y se agregan hidrógenos a los carbonos) puede convertir los aceites líquidos en sólidos, pero con algunas consecuencias para la salud (*véase* el apartado, "Guardián de la salud: Colesterol, grasas trans y el corazón", página 46).

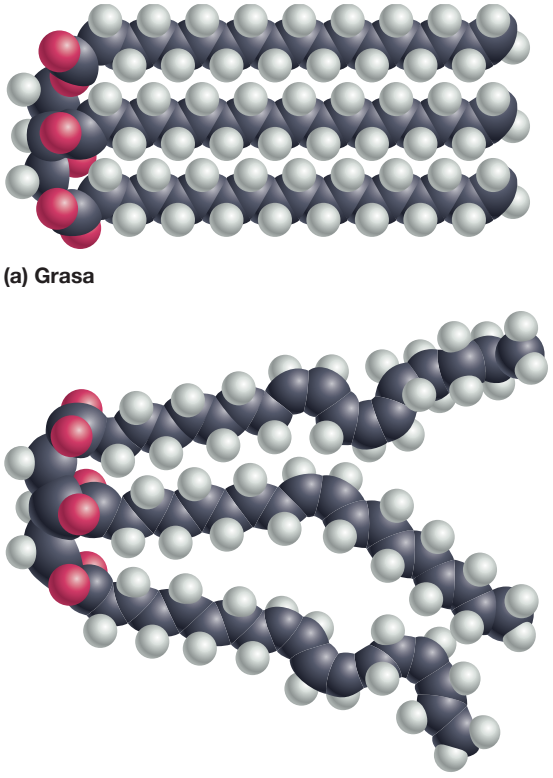
Aunque las **ceras** son químicamente semejantes a las grasas, el humano y casi todos los otros animales carecen de las enzimas necesarias para degradarlas. Las ceras están muy saturadas y, por tanto, son sólidas a temperaturas exteriores normales. Las ceras forman un recubrimiento impermeable sobre hojas y tallos de plantas terrestres. Los animales sintetizan ceras como impermeabilizante para el pelaje de los mamíferos y el exoesqueleto de los insectos. Las abejas melíferas construyen con cera elaborados panales donde guardan la miel y ponen sus huevos (FIGURA 3-11b).

Los fosfolípidos tienen "cabeza" soluble en agua y "cola" insoluble en agua

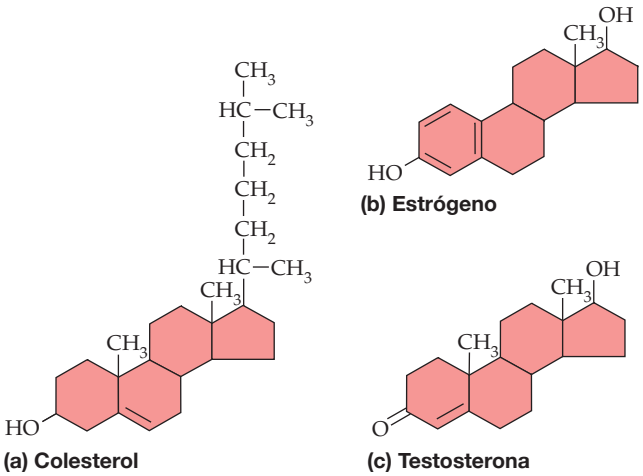
La membrana plasmática que rodea a las células contiene varios tipos de **fosfolípidos**. Un fosfolípido es parecido a un aceite, salvo que en lugar de uno de los tres ácidos grasos que forman la "cola", hay un grupo fosfato unido a un grupo funcional polar variable, que normalmente contiene nitrógeno (FIGURA 3-14). Un fosfolípido tiene dos extremos diferentes. En un extremo hay dos "colas" de ácidos grasos no polares, que son insolubles en agua, y en el otro se encuentra una "cabeza" de nitrógeno y fosfato que es polar y soluble en agua. Como se estudiará en el capítulo 5, estas propiedades de los fosfolípidos son cruciales para la estructura y funcionamiento de las membranas celulares.

Los esteroides constan de cuatro anillos de carbono fusionados

A diferencia de grasas y aceites, que no tienen anillos, todos los **esteroides** están compuestos de cuatro anillos de átomos de carbono unidos, de los que sobresalen varios grupos funcionales (FIGURA 3-15). Un tipo de esteroide es el colesterol. Éste



▲ **FIGURA 3-13 Una grasa y un aceite** **(a)** Las grasas tienen cadenas rectas de átomos de carbono en las colas de ácidos grasos. **(b)** Las colas de ácidos grasos de los aceites tienen enlaces dobles entre algunos de los átomos de carbono, lo que hace que las cadenas se flexionen. Los aceites son líquidos a temperatura ambiente porque las colas flexionadas mantienen alejadas a las moléculas.



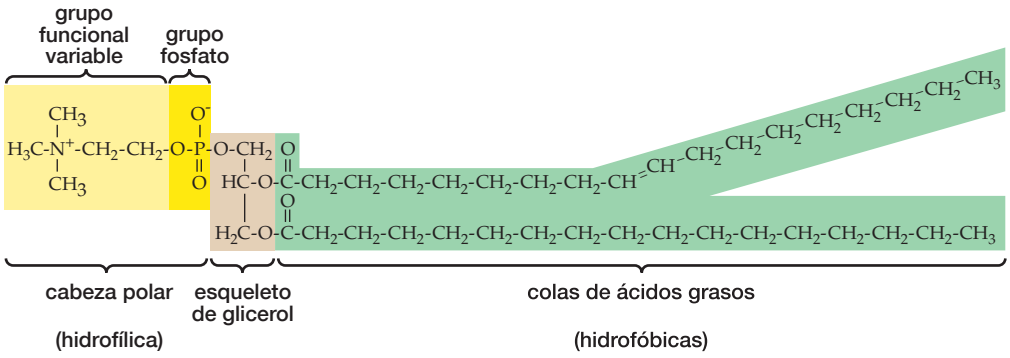
▲ **FIGURA 3-15 Esteroides** Todos los esteroides tienen una estructura molecular no polar semejante, con cuatro anillos de carbono unidos. Las diferencias en el funcionamiento de los esteroides es resultado de diferencias en los grupos funcionales unidos a los anillos. **(a)** Colesterol, la molécula de la que se sintetizan otros esteroides; **(b)** estradiol (estrógeno), la hormona sexual femenina; **(c)** la hormona sexual masculina testosterona. Observa las semejanzas en la estructura del estrógeno y la testosterona.

PREGUNTA ¿Por qué las hormonas esteroideas pueden penetrar la membrana plasmática y la membrana nuclear para producir sus efectos?

(**FIGURA 3-15a**) es un componente esencial de la membrana de las células animales. Comprende alrededor de 2% del cerebro humano, donde es un componente importante del aislamiento de las neuronas. Con el colesterol, las células sintetizan otros esteroides, como la hormona sexual femenina estrógeno (**FIGURA 3-15b**), la hormona sexual masculina testosterona (**FIGURA 3-15c**) y la bilis, que contribuye a la digestión de las grasas. Demasiado colesterol "malo" puede causar una enfermedad cardiaca, como se explica en el apartado "Guardián de la salud: Colesterol, grasas trans y el corazón".

3.5 ¿QUÉ SON LAS PROTEÍNAS?

Las **proteínas** son moléculas compuestas por una o más cadenas de aminoácidos. Las proteínas realizan muchas funciones. Esta diversidad es posible por la variedad de estructuras proteínicas (**Tabla 3-3**). Casi todas las células contienen cientos de **enzimas** diferentes, que son proteínas que favorecen las reacciones químicas. Otras proteínas forman estructuras dentro y fuera del cuerpo.



▲ **FIGURA 3-14 Fosfolípidos** Los fosfolípidos tienen dos colas de ácidos grasos hidrofóbicos unidas al esqueleto de glicerol. La tercera posición del glicerol está ocupada por una "cabeza" polar que consta de un grupo fosfato al que se une un segundo grupo funcional variable (comúnmente nitrogenado). El grupo fosfato lleva una carga negativa y el grupo nitrogenado una positiva, con lo que la cabeza es hidrofílica.

Guardián de la salud

Colesterol, grasas trans y el corazón

¿Por qué tantos alimentos se anuncian "sin colesterol" o con "bajo colesterol"? Aunque el colesterol es esencial para la vida, los investigadores médicos han descubierto que quienes tienen concentraciones elevadas en la sangre de ciertas partículas que tienen colesterol corren más riesgos de sufrir un ataque cardiaco o una apoplejía. El colesterol forma en las arterias unas obstrucciones llamadas *placas* (FIGURA E3-2) que favorecen la aparición de coágulos. Si un coágulo se suelta y bloquea una arteria que aporta sangre al músculo cardiaco, puede causar un infarto. Si el coágulo bloquea una arteria que lleva sangre al cerebro, causa una apoplejía.

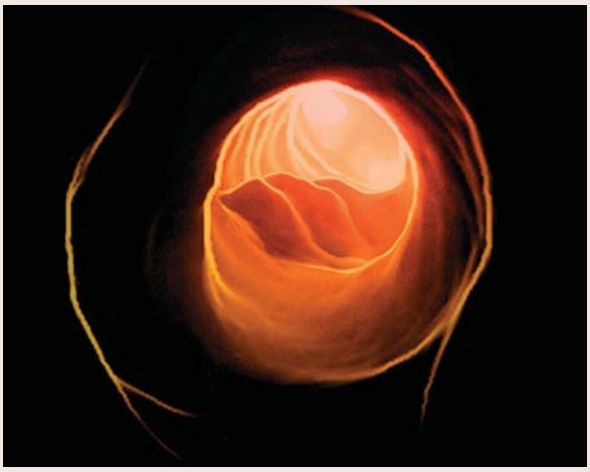
El colesterol se encuentra en alimentos de origen animal, como la yema del huevo, salchichas, tocino, leche entera y mantequilla. Quizás hayas oído hablar de colesterol "bueno" y colesterol "malo". Como las moléculas del colesterol son no polares, no se disuelven en la sangre, sino que son transportadas en paquetes rodeados por moléculas transportadoras polares compuestas por proteínas y fosfolípidos. Estas transportadoras se llaman *lipoproteínas* (lípidos más proteínas).

Las lipoproteínas que tienen más proteínas y menos lípidos se consideran "lipoproteínas de alta densidad" (*high-density lipoproteins,* HDL), porque la proteína es más densa que el lípido. El colesterol "bueno" es transportado por HDL. El hígado asimila estas partículas y metaboliza el colesterol (para aprovecharlo, por ejemplo, en la síntesis de la bilis). Los paquetes del colesterol "malo", de lipoproteínas de baja densidad (*low-density lipoproteins,* LDL), tienen menos proteínas y más colesterol. Esta forma circula hasta las células del cuerpo y puede depositarse en las paredes arteriales.

Los animales, incluyendo a los seres humanos, pueden sintetizar todo el colesterol que necesitan. Casi todo el colesterol de la sangre humana es sintetizado por el organismo; sin embargo, en virtud de las diferencias genéticas, el organismo de algunas personas produce más colesterol y algunas (no todas) responden a una dieta alta en colesterol elaborando menos. El estilo de vida también contribuye al contenido de colesterol en la sangre; el ejercicio aumenta el colesterol HDL, mientras que la obesidad y el tabaquismo incrementan las concentraciones de LDL. Una proporción elevada de HDL respecto de LDL se correlaciona con una disminución del riesgo de sufrir una enfermedad cardiaca. En las pruebas de detección de colesterol se distingue entre las dos formas.

Quizás has oído hablar de **grasas trans** como villanos de la comida. Estas grasas se producen cuando los aceites se endurecen artificialmente combinándolos con hidrógeno para que sean sólidos a temperatura ambiente. La hidrogenación crea una secuencia inusitada de enlaces entre carbonos e hidrógenos en las colas de ácidos grasos; deja intactos algunos enlaces pero elimina las flexiones (curvas) que producen estos enlaces en las colas de los aceites. En las investigaciones se ha revelado que las grasas trans no se metabolizan de la misma manera que las grasas naturales y (por causas que todavía no se conocen) pueden aumentar el colesterol LDL e incrementar el colesterol HDL. Esto indica que colocan a los consumidores en un riesgo mayor de sufrir un ataque cardiaco.

Hasta hace poco, las grasas trans artificiales abundaban en los productos alimenticios comerciales, como la margarina, galletas dulces y saladas y papas a la francesa, porque caducan más tarde y ayudan a conservar el sabor de los productos empacados. En la actualidad, la Food and Drug Administration (FDA) de Estados Unidos exige que en las etiquetas se incluya el contenido de grasas trans y casi todos los productores de alimentos y las cadenas de comida rápida han reducido o eliminado las grasas trans de sus productos.



▲ **FIGURA E3-2 Placa** Un depósito de placa (la ondulación inferior) bloquea parcialmente una arteria carótida.

Tabla 3-3 Funciones de las proteínas

Función de las proteínas	Ejemplos
Estructural	Queratina (forma cabello, uñas, escamas, plumas y cuernos); seda (forma telarañas y capullos)
Movimiento	Actina y miosina (se encuentran en los músculos; permiten la contracción)
Defensa	Anticuerpos (se encuentran en el torrente sanguíneo; combaten a los patógenos y algunos neutralizan venenos); venenos (se encuentran en los animales venenosos; disuaden a los depredadores e incapacitan a las presas)
Almacenamiento	Albúmina (en la clara del huevo; proporciona nutrimentos al embrión)
Señalización	Insulina (producida por el páncreas; promueve la asimilación de la glucosa en las células)
Reacciones de catálisis	Amilasa (se encuentra en la saliva y el intestino delgado; digiere los carbohidratos)

Entre ellas está la queratina, que es la principal proteína del pelo, cuernos, uñas, escamas y plumas (FIGURA 3-16). Las proteínas de la seda son producidas por orugas y arañas para hacer capullos y redes. Otras más son fuente de aminoácidos para el desarrollo de animales, como la proteína albúmina de la clara del huevo y la proteína caseína de la leche. La proteína hemoglobina transporta el oxígeno en la sangre. Las proteínas contráctiles como la actina y la miosina de los músculos, permiten el movimiento de los animales. Algunas hormonas como la insulina y la hormona del crecimiento son proteínas pequeñas, lo mismo que los anticuerpos (que combaten enfermedades e infecciones) y muchas toxinas producidas por animales (como el veneno de la víbora de cascabel).

(a) Pelo

(b) Cuerno

(c) Seda

▲ **FIGURA 3-16 Proteínas estructurales** Entre las proteínas estructurales comunes se encuentra la queratina, que es la principal proteína de **(a)** el pelo, **(b)** los cuernos y **(c)** la seda de una telaraña.

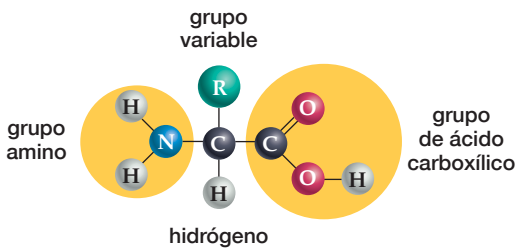
Las proteínas se forman a partir de cadenas de aminoácidos

Las proteínas son polímeros que constan de cadenas de **aminoácidos** unidas por enlaces peptídicos. Todos los aminoácidos tienen la misma estructura, que consiste en un carbono central unido a tres grupos funcionales: un grupo amino nitrogenado ($—NH_2$), uno de ácido carboxílico (—COOH) y uno "R", que varía entre los aminoácidos (FIGURA 3-17).

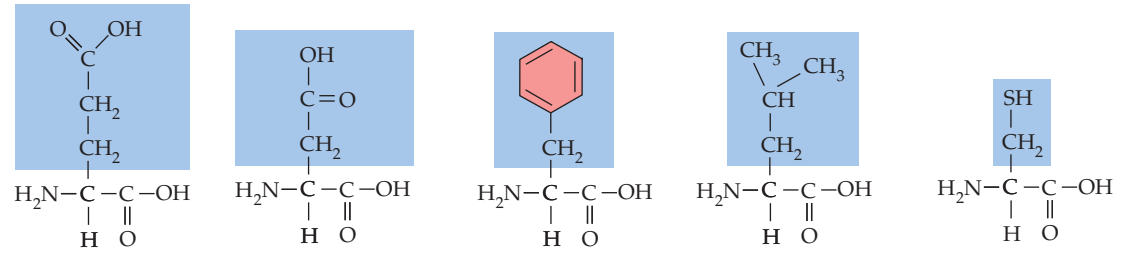
En las proteínas de los organismos se encuentran 20 aminoácidos con propiedades características que dependen del grupo R (FIGURA 3-18). Algunos aminoácidos son hidrofílicos y solubles en agua porque su grupo R es polar. Otros son hidrofóbicos, con grupos R no polares que no se disuelven en agua. El grupo R sulfhidrilo de un aminoácido, la cisteína (FIGURA 3-18c), puede formar **enlaces de disulfuro** covalentes con el azufre de otra molécula de cisteína. Aunque los enlaces peptídicos (que veremos a continuación) unen a los aminoácidos para formar las cadenas que forman una proteína, los enlaces de disulfuro pueden unir diferentes cadenas de aminoácidos entre sí, o conectar partes de la misma cadena, con lo que la proteína se dobla o se pliega.

Los aminoácidos se unen para formar cadenas mediante reacciones de síntesis por deshidratación

Como los polisacáridos y los lípidos, las proteínas se forman mediante reacciones de síntesis por deshidratación. El nitrógeno del grupo amino ($—NH_2$) de un aminoácido se une al carbono del grupo del ácido carboxílico (—COOH) de otro aminoácido mediante un enlace covalente simple y se libera agua (FIGURA 3-19). Esta unión se llama **enlace peptídico** y la cadena que se forma se denomina **péptido**. Se agregan más aminoácidos, uno por uno, hasta que se completa la cadena de proteínas. Las cadenas de aminoácidos de las células vivas varían en longitud, de tres a cientos. En general, los términos *proteína* y *polipéptido* se reservan para las cadenas largas de más de 50 aminoácidos, mientras que el término *péptido* se refiere a las cadenas más cortas.



▲ **FIGURA 3-17 Estructura de los aminoácidos**



▲ **FIGURA 3-18 Diversidad de los aminoácidos** La diversidad de los aminoácidos es causada por el variable grupo R (de color azul), que puede ser **(a)** hidrofílico o **(b)** hidrofóbico. El grupo R de cisteína **(c)** tiene un átomo de azufre que puede formar enlaces covalentes con el azufre de otras cisteínas, de modo que se crean enlaces disulfuro que pueden doblar una proteína o enlazar cadenas de polipéptidos contiguas.

Una proteína puede tener hasta cuatro niveles de estructura

Las proteínas tienen muchas formas y hasta cuatro niveles de estructura, cada uno construido sobre el anterior. Una molécula de hemoglobina, la proteína que transporta el oxígeno en los glóbulos rojos, ejemplifica los cuatro niveles estructurales (FIGURA 3-20). La **estructura primaria** se refiere a la secuencia de aminoácidos que conforma la proteína (FIGURA 3-20a). Los genes de las moléculas de ADN especifican esta secuencia; diferentes proteínas tienen secuencias distintas de aminoácidos.

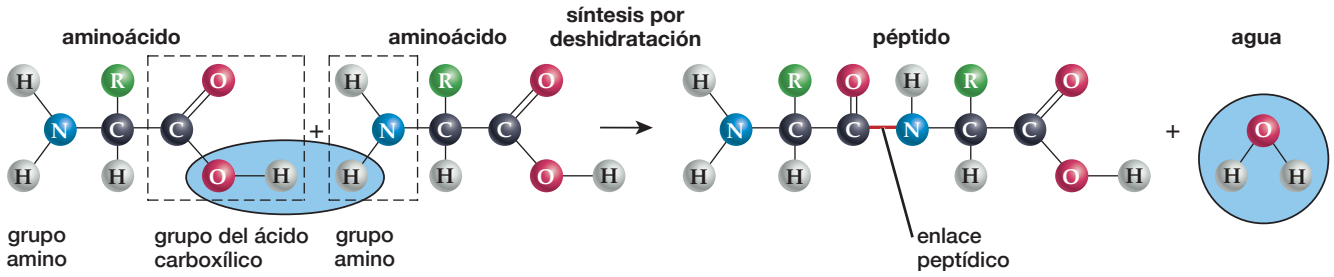
La secuencia de aminoácidos hace que cada cadena de polipéptidos asuma una de dos **estructuras secundarias** simples y repetitivas. Las estructuras secundarias se mantienen por enlaces de hidrógeno entre las partes polares de los aminoácidos. Muchas proteínas, como la queratina del cabello y las unidades de la molécula de hemoglobina, adquieren una estructura secundaria enroscada como espiral llamada **hélice** (FIGURA 3-20b). Los enlaces de hidrógeno que se forman entre los oxígenos de los grupos funcionales carbonilo (con carga ligeramente negativa) y los hidrógenos de los grupos funcionales amino (con cargas ligeramente positivas), mantienen unidas las vueltas de las espirales. Otras proteínas como la de seda, contienen cadenas de polipéptidos que se pliegan repetidamente sobre sí mismas, y contienen enlaces de hidrógeno que unen segmentos adyacentes de polipéptidos en una disposición de **lámina plegada** (FIGURA 3-21).

Estudio de caso continuación

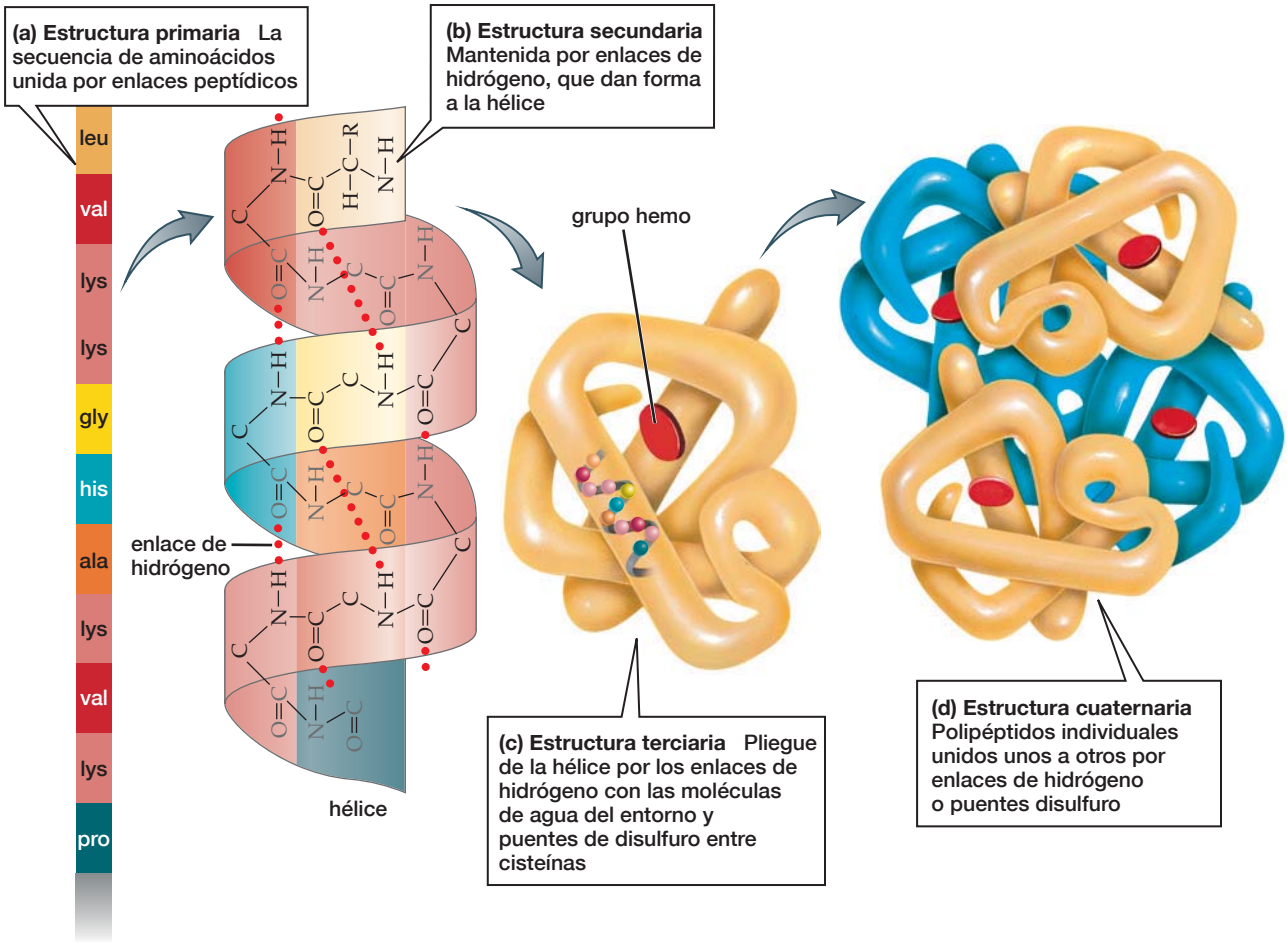
Proteínas sorprendentes

Las proteínas priónicas normales, no infecciosas, tienen una estructura secundaria que es básicamente helicoidal. Cumplen una variedad de funciones beneficiosas en el organismo de los animales, incluyendo el cerebro. En cambio, los priones infecciosos se doblan en láminas plegadas y fuerzan a los priones normales a doblarse de la misma manera. Las láminas son tan estables que no se desnaturalizan con la elevación de la temperatura ni con la mayoría de los agentes químicos. Lo más importante es que no los afectan las enzimas que dividen a los priones normales. Como son tan estables, los priones infecciosos se acumulan perjudicialmente en el cerebro.

Además de sus estructuras secundarias, las proteínas asumen **estructuras terciarias** que consisten en pliegues determinados por interacciones de los grupos funcionales de aminoácidos entre ellos y con su entorno (FIGURA 3-20c). La estructura terciaria está determinada por la secundaria de las proteínas y por su ambiente; por ejemplo, si las proteínas se disuelven en el citosol de la célula o en los lípidos de la membrana celular o en ambos. Una proteína en un medio acuoso se dobla de manera que expone sus aminoácidos hidrofílicos (polares, afectos al agua) y hace que se agrupen en el centro de la molécula. En cambio, las

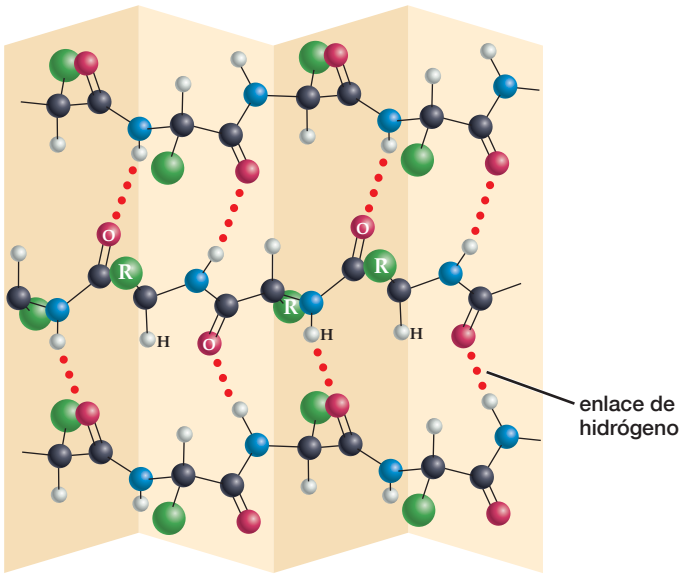


▲ **FIGURA 3-19 Síntesis de las proteínas** En la síntesis de proteínas, una reacción de deshidratación une el carbono del grupo del ácido carboxílico con el nitrógeno del grupo amino de un segundo aminoácido y se libera agua. El enlace covalente que se produce entre los aminoácidos es un enlace peptídico.


(a) Estructura primaria La secuencia de aminoácidos unida por enlaces peptídicos
leu
val
lys
lys
gly
his
ala
lys
val
lys
pro
(b) Estructura secundaria Mantenida por enlaces de hidrógeno, que dan forma a la hélice
enlace de hidrógeno
hélice
grupo hemo
(c) Estructura terciaria Pliegue de la hélice por los enlaces de hidrógeno con las moléculas de agua del entorno y puentes de disulfuro entre cisteínas
(d) Estructura cuaternaria Polipéptidos individuales unidos unos a otros por enlaces de hidrógeno o puentes disulfuro

▲ **FIGURA 3-20 Los cuatro niveles de la estructura de las proteínas** Los niveles estructurales de las proteínas se ejemplifican aquí con la hemoglobina, la proteína que transporta el oxígeno en los glóbulos rojos (los discos rojos representan el grupo hemo- que contiene hierro y se une al oxígeno). Los niveles estructurales de las proteínas están determinados por la secuencia de aminoácidos de éstas, las interacciones de los grupos R de los aminoácidos y las interacciones de los grupos R del entorno.

PREGUNTA ¿Por qué casi todas las proteínas dejan de funcionar si se calientan?



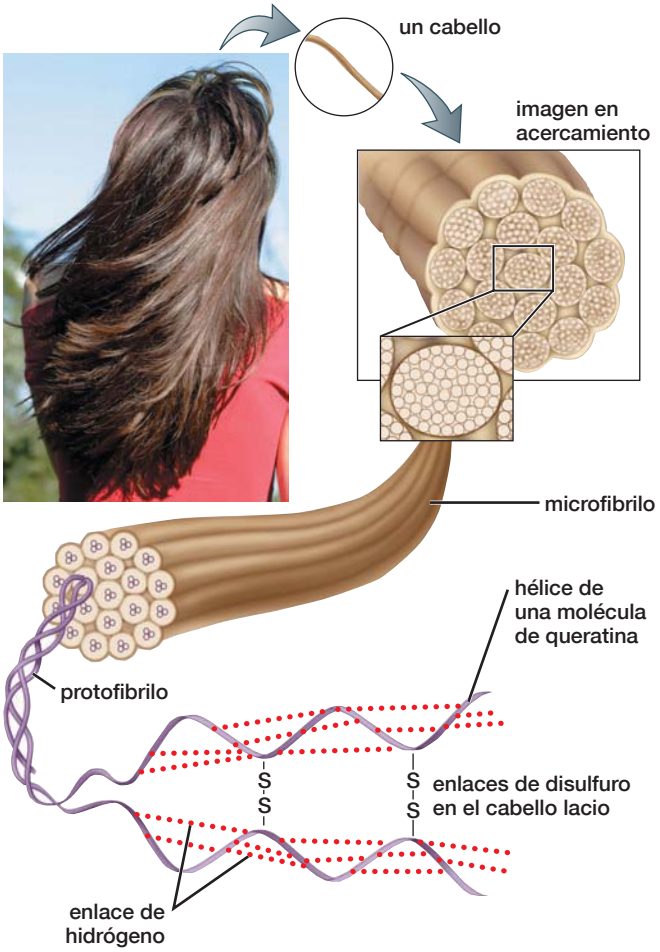
◀ **FIGURA 3-21 La lámina plegada es un ejemplo de estructura proteínica secundaria** En una lámina plegada, una cadena única de polipéptidos se dobla sobre sí misma repetidas veces (no se muestran los espirales de polipéptidos que conectan los extremos de las cadenas en la lámina). Los segmentos contiguos del polipéptido plegado se unen mediante enlaces de hidrógeno (líneas punteadas), lo que produce la configuración a modo de lámina. Los grupos R (verde) se proyectan alternativamente arriba y abajo de la lámina. Pese a su aspecto de acordeón, cada cadena de péptidos se encuentra totalmente extendida y no es fácil estirarla más. Las hebras de seda están estiradas porque segmentos de la lámina plegada están intercalados con regiones de proteínas de estructura espiral, que son muy elásticas.

partes de una proteína insertas en la membrana celular fosfolípidica exponen sus lados hidrofóbicos a las colas hidrofóbicas del fosfolípido. Los enlaces disulfuro también pueden contribuir a la estructura terciaria enlazando el aminoácido cisteína para formar diferentes regiones de un polipéptido en la proteína del cabello queratina (*véase* la figura E3-3, "De cerca: Proteínas y textura del cabello").

El cuarto nivel de organización de las proteínas es la **estructura cuaternaria**, que se da en ciertas proteínas que contienen polipéptidos unidos por enlaces de hidrógeno, disulfuro o por atracciones entre partes con cargas opuestas de distintos aminoácidos. Por ejemplo, la hemoglobina consta de cuatro cadenas de polipéptidos unidas mediante enlaces de hidrógeno (**FIGURA 3-20d**). Cada uno de los cuatro polipéptidos retiene una molécula

De cerca *Proteínas y textura del cabello*

Arráncate un cabello de la cabeza y mira la raíz o folículo que estaba insertado en el cuero cabelludo. El cabello está compuesto principalmente por una proteína helicoidal llamada *queratina*. Las células vivas del folículo piloso producen nueva queratina a un ritmo de 10 vueltas de la hélice de proteína cada segundo. Las proteínas de queratina del cabello se entrelazan unas con otras, unidas por enlaces disulfuro (**FIGURA E3-3**).

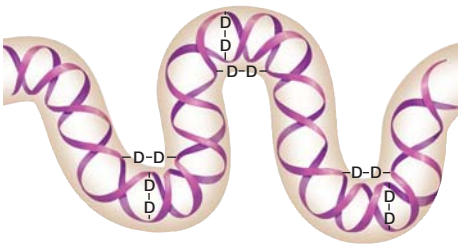


▲ **FIGURA E3-3 Estructura del cabello** En el nivel microscópico, un cabello está organizado en haces de protofibrilo dentro de otros haces mayores llamados microfibrilos. Cada protofibrilo consta de moléculas de queratina que adoptan una forma helicoidal por los enlaces de hidrógeno, más enlaces disulfuro que unen hebras cruzadas de queratina. Estos enlaces dan al cabello elasticidad y fuerza. Aquí se representa el cabello lacio.

Si tiras del cabello, verás que es fuerte y flexible al mismo tiempo. Cuando el cabello se estira, se rompen los enlaces de hidrógeno que forman la estructura helicoidal de la queratina y por eso se extiende. En cambio, el estiramiento distorsiona casi todos los enlaces covalentes disulfuro, pero no se rompen. Al liberar la tensión, estos enlaces disulfuro devuelven el cabello a su longitud normal y se vuelven a formar los enlaces de hidrógeno. Cuando el cabello se moja, está lacio y algo más largo y es más fácil estirarlo. En el cabello húmedo, los enlaces de hidrógeno de las hélices de queratina se rompen y los reemplazan enlaces de hidrógeno entre los aminoácidos y las moléculas de agua del entorno, así que la proteína se desnaturaliza y las hélices se desbaratan. Si enrollas el cabello húmedo en un rizador y dejas que se seque, los enlaces de hidrógeno se vuelven a formar en lugares ligeramente diferentes, de modo que se conserva el rizo. Sin embargo, la más mínima humedad (incluso el aire húmedo) basta para que estos enlaces recuperen su configuración natural.

Si tu cabello es naturalmente rizado u ondulado (por la secuencia de aminoácidos especificados en tus genes), los enlaces disulfuro dentro y entre las hélices de queratina se forman en lugares que doblan las moléculas de queratina y producen los rizos y bucles (**FIGURA E3-4**).

En el cabello lacio, los enlaces disulfuro se encuentran en lugares que no distorsionan la queratina (como se ve en la figura E3-3). Cuando se aplica al cabello lacio un "rizado permanente" se untan dos lociones: la primera rompe los enlaces disulfuro, lo que desnaturaliza la proteína; luego, el cabello se enrolla con fuerza en los rizadores y se aplica la segunda solución, que restablece los enlaces disulfuro. Los nuevos enlaces reconectan las hélices de queratina en los nuevos lugares determinados por los rizadores, como en el rizo que se ve en la figura E3-4. Los nuevos enlaces son permanentes y transforman el cabello genéticamente lacio en "bioquímicamente rizado". El cabello rizado puede alaciarse con los mismos compuestos químicos al tiempo que se peina y alisa, en lugar de enrollarlo en los rizadores.



▲ **FIGURA E3-4 Cabello rizado**

orgánica con hierro llamada grupo *hemo-* (los discos rojos en las figuras 3-20c y 3-20d), que puede unirse a una molécula de oxígeno (de dos átomos).

Las funciones de las proteínas se relacionan con sus estructuras tridimensionales

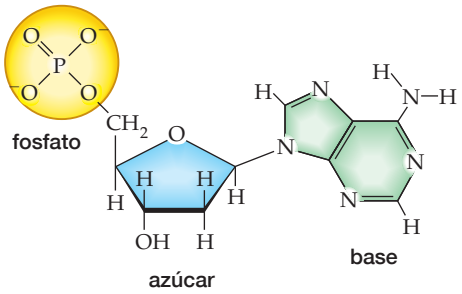
Dentro de una proteína, el tipo, posición y número exacto de aminoácidos que llevan grupos R específicos determinan la estructura de la proteína y su función biológica. Por ejemplo, en la hemoglobina los aminoácidos que llevan grupos R específicos deben estar en los lugares precisos para sujetar el grupo hemo con hierro, que se une al oxígeno. En cambio, los aminoácidos polares del exterior de la molécula sirven principalmente para mantenerla disuelta en el citosol de un glóbulo rojo. Por tanto, mientras los aminoácidos sean hidrofílicos, sus cambios no alteran la función de la proteína. En cambio, una mutación que reemplazara un aminoácido hidrofílico con uno hidrofóbico podría tener efectos catastróficos en la molécula de hemoglobina y causar anemia falciforme, un trastorno doloroso que llega a poner en peligro de muerte (*véanse* las páginas 190-191).

La importancia de la estructura de nivel superior de una proteína se hace evidente cuando una proteína se **desnaturaliza**, lo que significa que sus estructuras secundaria, terciaria o cuaternaria se alteran dejando intacta la principal. Una proteína desnaturalizada tiene propiedades diferentes y deja de cumplir su función. Por ejemplo, en un huevo estrellado, el calor de la sartén produce tanto movimiento de los átomos de la proteína albúmina que los enlaces de hidrógeno se rompen. Por la pérdida de su estructura secundaria y terciaria, el aspecto de la yema pasa de transparente a blanco y su textura de líquida a sólida. Cuando se aplica un rizado permanente al cabello, se alteran los enlaces disulfuro de la queratina y desnaturalizan la proteína natural, como se describe en el apartado "De cerca: Proteínas y textura del cabello". Para eliminar bacterias y virus, se desnaturalizan sus proteínas, lo que se consigue por medio de calor, rayos ultravioleta o soluciones salinas o ácidas. Por ejemplo, los alimentos enlatados se esterilizan calentándolos, el agua a veces se esteriliza con luz ultravioleta y los pepinillos se preservan del ataque de las bacterias en una salmuera ácida.

3.6 ¿QUÉ SON LOS NUCLEÓTIDOS Y LOS ÁCIDOS NUCLEICOS?

Un **nucleótido** es una molécula con tres elementos en su estructura: un azúcar de cinco carbonos, un grupo funcional fosfato y una **base** nitrogenada que varía según los nucleótidos. Los nucleótidos se encuentran en dos clases generales: nucleótidos de desoxirribosa y de ribosa (*véase* la figura 3-6). Todas las bases nitrogenadas tienen átomos de carbono y nitrógeno en los anillos y en algunos de los átomos de carbono se unen grupos funcionales. Las bases de los nucleótidos de desoxirribosa son adenina, guanina, citosina y timina. La adenina y guanina tienen dos anillos, mientras que la citocina y la timina, anillos simples (*véanse* las figuras 3-24 y 11-3). En la FIGURA 3-22 se ilustra un nucleótido con la base adenina.

Los nucleótidos pueden funcionar como moléculas transportadoras de energía, como mensajeros intracelulares o como

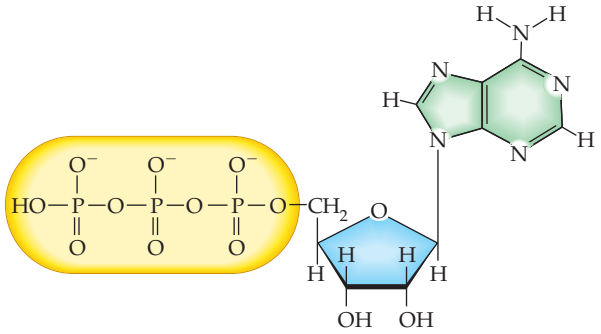


▲ FIGURA 3-22 **Nucleótido de desoxirribosa**

unidades de los polímeros llamados ácidos nucleicos (*véase* abajo).

Los nucleótidos actúan como portadores de energía y mensajeros intracelulares

El **adenosín trifosfato** (**ATP**, por sus siglas en inglés) es un nucleótido de ribosa con tres grupos funcionales (FIGURA 3-23). Esta molécula inestable lleva energía a distintas partes de la célula y la guarda en los enlaces entre sus grupos fosfato. La energía se libera para impulsar las reacciones que la necesitan cuando se rompen los enlaces que unen el último fosfato del ATP, como la síntesis de proteínas.

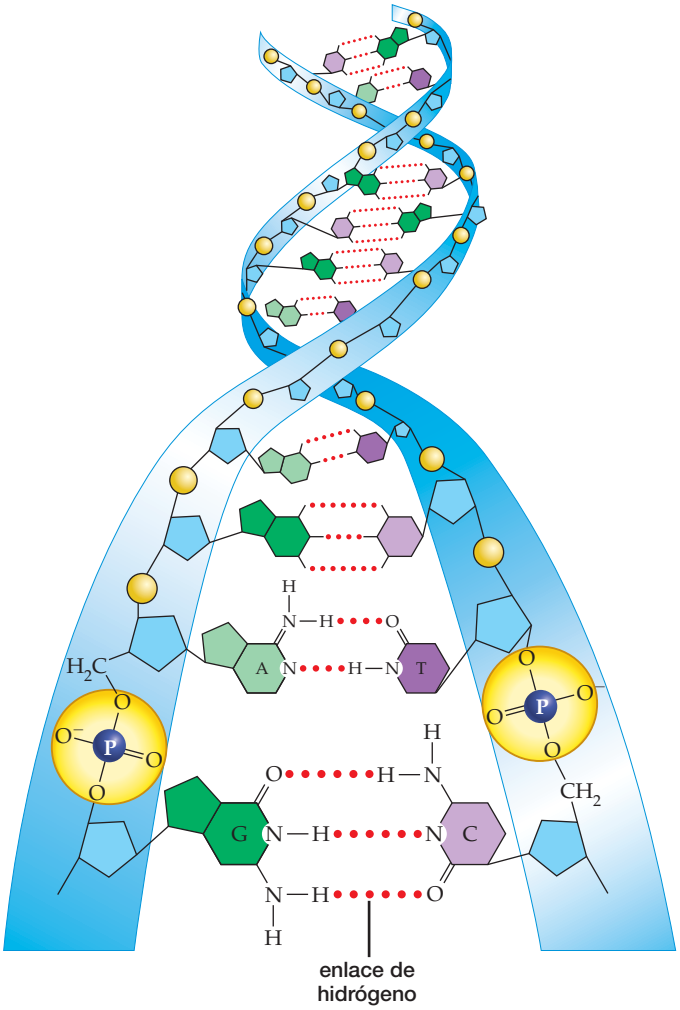


▲ FIGURA 3-23 **La molécula portadora de energía adenosín trifosfato (ATP)**

Otros nucleótidos, NAD^+ y FAD^+, se conocen como "transportadores de electrones" que transportan energía en la forma de electrones muy energéticos. En los capítulos 6, 7 y 8 se estudiará más de estos nucleótidos. El nucleótido adenosín monofosfato cíclico (cAMP, por sus siglas en inglés) actúa como mensajero dentro de la célula y muchas veces da inicio a una serie de reacciones celulares.

El ADN y el ARN, moléculas de la herencia, son ácidos nucleicos

Los nucleótidos simples (monómeros) pueden unirse en largas cadenas y formar polímeros llamados **ácidos nucleicos**. En estos ácidos nucleicos, un oxígeno del grupo funcional fosfato de un nucleótido se une por enlace covalente al azúcar del siguiente. El polímero de los nucleótidos de desoxirribosa, llamado **ácido desoxirribonucleico (ADN)**, puede contener millones de nucleótidos (FIGURA 3-24). El ADN se encuentra en los cromosomas de



▲ **FIGURA 3-24 Ácido desoxirribonucleico** Como una escalera de caracol, la doble hélice del ADN está formada por cadenas de nucleótidos que se entrelazan una alrededor de otra, unidas por enlaces de hidrógeno entre las bases de nucleótidos de la cadena opuesta, de modo que estas bases conectadas son a modo de "peldaños" de la escalera. Las bases se identifican por sus iniciales: A, adenina; C, citosina; T, timina, y G, guanina.

todas las células. Su secuencia de nucleótidos, como los puntos y rayas de un código Morse biológico, detallan la información genética necesaria para elaborar todas las proteínas de un organismo. Una molécula de ADN consta de dos cadenas de nucleótidos entrelazados en la forma de una doble hélice y unida por enlaces de hidrógeno (*véase* la figura 3-24). Las cadenas simples de los nucleótidos de ribosa, llamadas **ácido ribonucleico (ARN)** se copian del ADN y dirigen la síntesis de proteínas (*véanse* los capítulos 11 y 12).

Estudio de caso continuación

Proteínas sorprendentes

Todas las células toman el ADN como plano general para producir más células y los virus usan ADN o ARN. Antes del descubrimiento de los priones, no se había descubierto ningún agente infeccioso que careciera completamente de material genético compuesto por ácidos nucleicos. Los científicos se mostraron extremadamente escépticos con la hipótesis de Prusiner de que las proteínas podían, de hecho, "reproducirse", hasta que en numerosos estudios se comprobó que no hay rastros de material genético en los priones.

Estudio de caso otro vistazo

Proteínas sorprendentes

Prusiner y sus colegas detectaron una versión mal plegada de una proteína que se encuentra en todo el reino animal como la causa de la tembladera, EEB y enfermedad de Creutzfeld-Jakob. Pero ¿cómo se "reproduce" esta infección? Prusiner y otros investigadores tienen sólidas evidencias experimentales que justifican una hipótesis radical: el prion mal plegado interactúa con proteínas priónicas normales y hace que cambien su configuración y se doblen en la estructura secundaria de lámina plegada de la forma infecciosa. Estas nuevas "proteínas mal plegadas" transforman más proteínas priónicas normales en una reacción en cadena interminable. Como en el caso de Charlene, pueden pasar años tras la infección para que se hayan transformado suficientes proteínas y se manifiesten los síntomas de la enfermedad. Los investigadores estudian cómo ocurre el plegamiento anormal, cómo se induce el doblamiento equivocado en las proteínas priónicas normales y cómo las proteínas mal plegadas causan la enfermedad.

Los esfuerzos de Stanley Prusiner llevaron al conocimiento de un proceso patogénico completamente nuevo. Una gran ventaja del método científico es que las hipótesis pueden probarse experimentalmente. Si experimentos repetidos validan la hipótesis, hay que volver a examinar y aun modificar hasta los principios científicos mejor establecidos; por ejemplo, el principio de que todos los agentes infecciosos deben tener material genético. Quedan pocos científicos que todavía insisten en que las proteínas no pueden ser infecciosas, pero los trabajos de Prusiner han sido tan convincentes entre la comunidad científica que se le otorgó el premio Nobel en 1997.

Considera esto

Se ha visto un trastorno llamado "enfermedad caquexia crónica de los alces" en poblaciones de estos rumiantes silvestres y en cautividad, en entidades occidentales de Estados Unidos. Como la tembladera y la EEB, la enfermedad caquexia crónica es un trastorno cerebral mortal causado por priones. Hasta la fecha, no se ha confirmado ningún caso humano. Si fueras cazador en una región afectada, ¿comerías carne o leche de venado? Explica tu respuesta.

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

3.1 ¿Por qué el carbono es tan importante en las moléculas biológicas?

Las moléculas orgánicas están tan diversificadas porque el átomo de carbono puede formar muchos tipos de enlaces. Gracias a esta capacidad, las moléculas orgánicas (las moléculas que tienen un esqueleto de carbono) se organizan en formas complejas, como cadenas ramificadas, hélices, láminas y anillos. La presencia de grupos funcionales acrecienta la diversidad de las moléculas biológicas (*véase* la tabla 3-1).

3.2 ¿Cómo se sintetizan las moléculas orgánicas?

La mayor parte de las moléculas biológicas grandes son polímeros sintetizados por el enlace de muchas unidades de pequeños monómeros. Las unidades están conectadas por enlaces covalentes mediante reacciones de síntesis por deshidratación; las cadenas pueden degradarse por reacciones de hidrólisis. Las moléculas orgánicas más importantes pertenecen a una de cuatro clases: carbohidratos, lípidos, proteínas y ácidos nucleicos (*véase* la tabla 3-2).

3.3 ¿Qué son los carbohidratos?

Los carbohidratos comprenden monosacáridos como la glucosa, disacáridos como la sacarosa y polisacáridos como el almidón, el glucógeno, la quitina y la celulosa. Los azúcares (monosacáridos y disacáridos) almacenan energía temporalmente y sirven también para la síntesis de otras moléculas. Almidón y glucógeno son polisacáridos que proporcionan almacenamiento de energía de largo plazo en plantas y animales, respectivamente. La celulosa forma las paredes de las plantas y la quitina refuerza el exoesqueleto de muchos invertebrados y las paredes celulares de los hongos. Otros polisacáridos forman las paredes celulares de las bacterias.

3.4 ¿Qué son los lípidos?

Los lípidos son moléculas no polares insolubles en agua con diversa estructura química. Incluyen los aceites, las grasas, las ceras, los fosfolípidos y los esteroides. Los lípidos sirven para almacenar energía (aceites y grasas), como recubrimiento impermeable para el exterior de plantas y animales (ceras), como el principal componente de las membranas celulares (fosfolípidos y colesterol) y como hormonas (esteroides).

3.5 ¿Qué son las proteínas?

Las proteínas son cadenas de aminoácidos que poseen estructuras primaria, secundaria, terciaria y, a veces, cuaternaria. La estructura y la función de las proteínas están determinadas por la secuencia de aminoácidos de la cadena, así como por la interacción de los aminoácidos unos con otros y con el entorno. Las proteínas pueden ser enzimas (que fomentan y encauzan las reacciones químicas), moléculas estructurales (por ejemplo, pelo, cuernos), hormonas (como la insulina) o moléculas de transporte (como la hemoglobina).

3.6 ¿Qué son los nucleótidos y los ácidos nucleicos?

Un nucleótido está compuesto por un grupo fosfato, un azúcar de cinco carbonos (ribosa o desoxirribosa) y una base nitrogenada. Las moléculas formadas por nucleótidos únicos comprenden los mensajeros dentro de las células, como el AMP cíclico, y moléculas transportadoras de energía, como el ATP. Las moléculas del ácido desoxirribonucleico (ADN) y del ácido ribonucleico (ARN), que llevan el plano hereditario de células y virus (incluyendo las instrucciones para formar proteínas), están formadas por cadenas de nucleótidos.

Términos clave

aceite, *43*
ácido desoxirribonucleico (ADN), *51*
ácido graso, *43*
ácido nucleico, *51*
ácido ribonucleico (ARN), *52*
adenosín trifosfato (ATP), *51*
almidón, *41*
aminoácido, *47*
azúcar, *38*
base, *51*
carbohidrato, *38*
celulosa, *41*
cera, *44*
desnaturalizar, *51*
disacárido, *39*
enlace de disulfuro, *47*
enlace peptídico, *47*
enzima, *45*
esteroide, *44*
estructura cuaternaria, *50*
estructura primaria, *48*
estructura secundaria, *48*
estructura terciaria, *48*
fosfolípido, *44*
glicerol, *43*
glucógeno, *41*
glucosa, *40*
grasa, *43*
grasas trans, *46*
grupo funcional, *37*
hélice, *48*
hidrólisis, *38*
inorgánico, *37*
insaturado, *44*
lactosa, *41*
lámina plegada, *48*
lípido, *43*
maltosa, *41*
monómero, *37*
monosacárido, *38*
nucleótido, *51*
orgánico, *37*
péptido, *47*
polímero, *37*
polisacárido, *39*
proteína, *45*
quitina, *43*
sacarosa, *40*
saturado, *43*
síntesis por deshidratación, *38*
triglicérido, *43*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. En las moléculas orgánicas hecha de cadenas de unidades, cada unidad se llama _____ y las cadenas se llaman _____. Los carbohidratos que consisten en largas cadenas de azúcares se llaman _____. Estas cadenas se degradan mediante reacciones _____. Tres tipos de carbohidratos formados por cadenas largas de glucosa son _____, _____ y _____.
2. Llena el espacio con el tipo de lípido correspondiente: insaturado, líquido a temperatura ambiente: _____; las abejas la usan para hacer los panales: _____; almacena energía en los animales: _____; las hormonas sexuales son sintetizadas a partir de: _____; la forma LDL contribuye a las enfermedades del corazón: _____; componente importante de la membranas celulares que tiene cabeza polar: _____.
3. Las proteínas se sintetizan en una reacción llamada síntesis _____, que libera _____. Las unidades que componen las proteínas se llaman _____. La secuencia de las unidades de las proteínas se llama estructura _____. Dos configuraciones normales de la estructura secundaria de una proteína son _____ y _____. ¿Cuál de estas estructuras secundarias es característica de las proteínas priónicas infecciosas? _____. Cuando se destruye la estructura secundaria, terciaria o cuaternaria de una proteína, se dice que ésta se _____.

4. Llena el espacio con el término específico que describa el enlace de que se trate: produce flexiones de las cadenas de carbono en los ácidos grasos de los aceites: _____; mantiene la estructura helicoidal de muchas proteínas: _____; une cadena de polipéptidos y hace que se doblen las proteínas: _____; une las dos cadenas de la doble hélice del ADN: _____; une aminoácidos para formar la estructura primaria de las proteínas: _____.
5. Un nucleótido consta de tres partes: _____, _____ y _____. Un nucleótido que actúa como transportador de energía es _____. Dos ácidos nucleicos importantes son _____ y _____. El grupo funcional que une los nucleótidos en los ácidos nucleicos es _____.
6. Los priones infecciosos son agentes peculiares porque no contienen _____. Algunas personas han sufrido una enfermedad priónica llamada _____. Casi con toda seguridad, estos pacientes comieron carne de reses que tuvieron una enfermedad llamada _____. Es posible que las vacas hayan contraído la enfermedad de ovejas que tenían una enfermedad llamada _____.

Preguntas de repaso

1. ¿Qué le dice a un químico el término "orgánico"?
2. Anota los cuatro tipos principales de moléculas biológicas y da un ejemplo de cada una.
3. ¿Qué funciones cumplen los nucleótidos en los organismos?
4. Una maneras de convertir el aceite de maíz en margarina (un sólido a temperatura ambiente) es agregar átomos de hidrógeno, lo que reduce el número de enlaces dobles de las moléculas del aceite. ¿Cómo se llama este proceso? ¿Por qué funciona?
5. Describe y compara la reacción de síntesis por deshidratación con la reacción por hidrólisis. Da un ejemplo de una sustancia formada por cada reacción química y explica la reacción que ocurre en cada caso.
6. Distingue entre los siguientes: monosacárido, disacárido y polisacárido. Da dos ejemplos de cada uno y anota sus funciones.
7. Describe la síntesis de una proteína a partir de aminoácidos. A continuación, describe las estructuras primaria, secundaria, terciaria y cuaternaria de una proteína.
8. En el mundo natural, ¿dónde encontramos celulosa? ¿Dónde encontramos quitina? ¿En qué se parecen estos polímeros? ¿En qué son diferentes?
9. ¿Qué enlaces entre las moléculas de queratina se alteran cuando el cabello (a) se humedece y se deja secar enrollado en rizadores, y (b) se le aplica un rizado permanente?

Aplicación de conceptos

1. En el capítulo 2 aprendiste que las moléculas hidrofóbicas se aglutinan cuando se sumergen en agua. En este capítulo, leíste que un fosfolípido tiene una cabeza hidrofílica y colas hidrofóbicas. ¿Cuál crees que sería la orientación de fosfolípidos sumergidos en agua? ¿Cuál sería si se sumergen en aceite?
2. La grasa contiene el doble de calorías por unidad de peso que los carbohidratos, así que la grasa es un método eficiente de guardar energía entre los animales, que son móviles. Compara lo que pasa con las grasas y los carbohidratos cuando se sumergen en agua y explica por qué esta interacción también da a las grasas una ventaja de peso para almacenar energía.
3. Algunas personas creen que consumir sustitutos de aceite y azúcar es una buena manera de adelgazar, mientras que otras objetan estos "atajos" dietéticos. Explica y justifica una de las dos posiciones.
4. La saliva de ciervos infectados puede transmitir la enfermedad caquexia crónica de los alces, causada por proteínas priónicas mal plegadas. Los priones infecciosos pueden subsistir en el suelo. ¿Cómo es posible que se contagie la enfermedad de un animal a otros de la manada?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Estructura y funciones de la célula

Capítulo 4

Estudio de caso

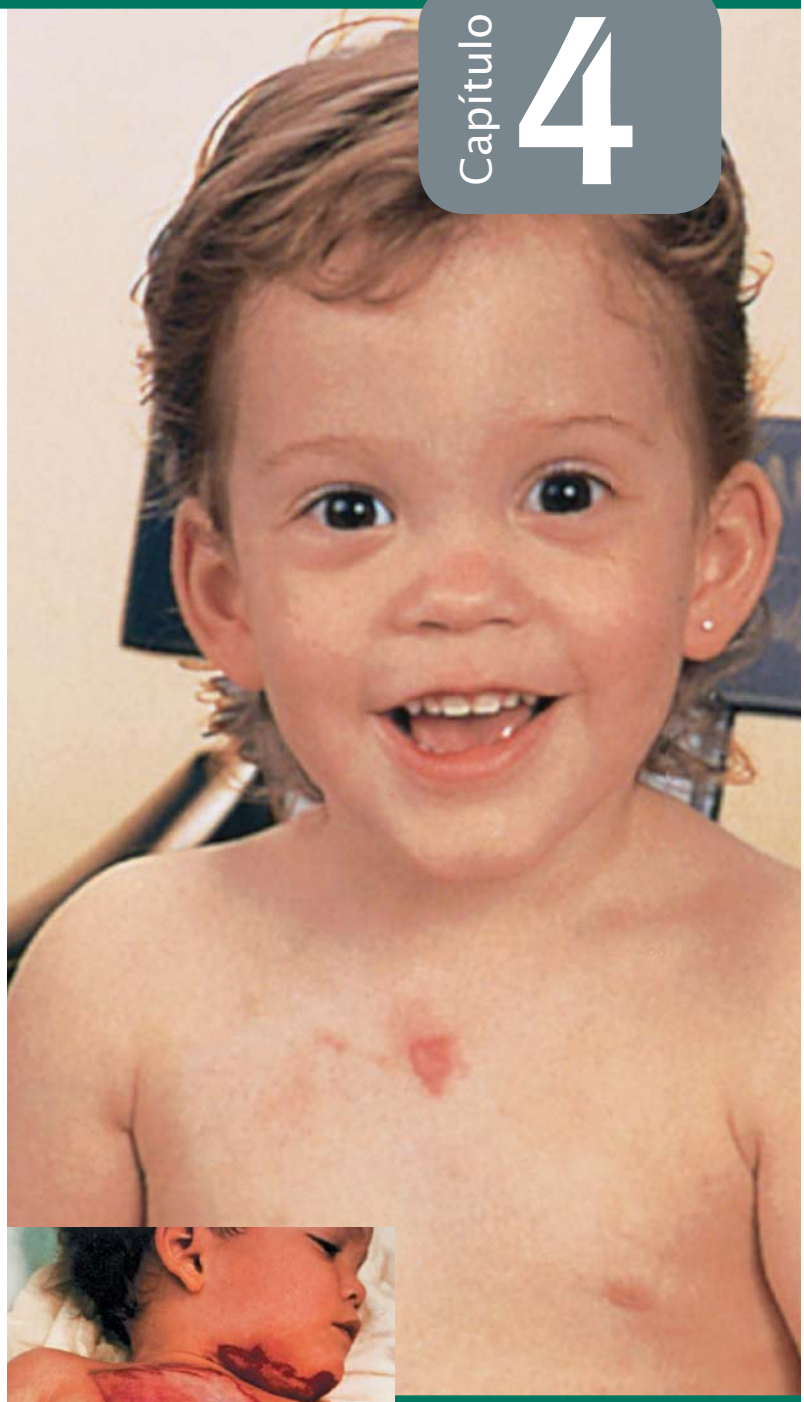
Refacciones para el organismo humano

—CREO QUE NUNCA antes en mi vida grité tan fuerte— dice Jennifer cuando rememora el día en que el aceite hirviente de una freidora se derramó sobre su bebé de 10 meses y quemó 70% de su cuerpo—. El operador del servicio de emergencias me dijo que le quitara la ropa, pero se había derretido sobre él. Le quité los calcetines y salieron con todo y piel. Hace unas décadas, las quemaduras de este niño habrían sido mortales. Ahora, la única evidencia de la quemadura en el pecho es que la piel está ligeramente arrugada. Zachary Jenkins se salvó gracias a la maravilla de bioingeniería de la piel artificial.

La piel consta de varios tipos de células especializadas con interacciones complejas. Las células exteriores de la piel son magistrales reproductoras y sanan las quemaduras pequeñas sin dejar rastro. Sin embargo, si se destruyen completamente capas más profundas de la piel (dermis), la curación es muy lenta, pues parte de los bordes de la quemadura. Las quemaduras profundas se tratan con injertos de dermis tomada de otras partes del cuerpo; pero si las quemaduras son extensas, la falta de piel sana hace imposible este método. Aunque las células de piel sana de un paciente pueden cultivarse y colocarse sobre la parte afectada, deben transcurrir semanas para tener células suficientes que cubran esas quemaduras. Hasta hace poco, la única opción era usar piel de cadáveres humanos o de puercos. En el mejor de los casos, estos tejidos sirven como "vendajes biológicos" temporales, porque el cuerpo de la víctima los rechaza eventualmente. Las secuelas comunes son cicatrices grandes que desfiguran.

La disponibilidad de la piel de bioingeniería ha cambiado radicalmente el pronóstico de las víctimas quemadas. El niño de la fotografía inicial del capítulo fue tratado con piel artificial de bioingeniería (TransCyte[MR]), que se produce con células obtenidas de prepucios donados de lactantes circuncidados al nacer. Este tejido —que en otras circunstancias sería desechado— es una fuente de células que se dividen rápidamente. En el laboratorio, las células se cultivan en una malla de nailon, en la que producen factores de crecimiento y fibras de proteína que sostienen la piel. Aunque las células del prepucio mueren, las sustancias de soporte estimulan la regeneración de la propia piel de la víctima, así como de nuevos vasos sanguíneos. Una nueva forma de piel artificial de bioingeniería llamada Orcel[MR], sostiene las células del prepucio en una matriz proteica esponjosa biodegradable.

La piel artificial de bioingeniería muestra el creciente poder humano de manipular las células, las unidades fundamentales de la vida. Si los científicos pueden transformar células en piel viva, pero artificial, ¿podrían también esculpir células para huesos, hígados, riñones y vejigas funcionales?



▲Tan sólo seis meses antes de tomar esta fotografía, el pecho del niño estaba quemado de gravedad (detalle). Al tratarse con piel bioartificial, se redujo notablemente su tiempo de curación y prácticamente no quedaron cicatrices de la quemadura.

De un vistazo

Estudio de caso Refacciones para el organismo humano

4.1 ¿Qué es la teoría celular?

4.2 ¿Cuáles son los atributos básicos de las células?

La función limita el tamaño de la célula

Las células tienen características comunes

Investigación científica En busca de la célula

Estudio de caso continuación Refacciones para el organismo humano

Hay dos tipos básicos de células: procariontes y eucariontes

4.3 ¿Cuáles son las principales características de las células eucariontes?

Algunas células eucariontes están sostenidas por paredes celulares

El citoesqueleto da forma, sostén y movimiento

Cilios y flagelos mueven a la célula en medios acuosos o hacen pasar los líquidos por la célula

El núcleo es el centro de control de la célula eucarionte

Estudio de caso continuación Refacciones para el organismo humano

El citoplasma de los eucariontes contiene un elaborado sistema de membranas

Las vacuolas cumplen muchas funciones, incluyendo la regulación del agua, sostén y almacenamiento

La mitocondria extrae energía de las moléculas de los alimentos y los cloroplastos captan energía solar

Las plantas tienen plástidos para almacenamiento

BioFlix™ Tour of an Animal Cell (disponible en inglés)

BioFlix™ Tour of a Plant Cell (disponible en inglés)

4.4 ¿Cuáles son las principales características de las células procariontes?

Las células procariontes son pequeñas y poseen elementos superficiales especializados

Las células procariontes tienen menos estructuras especializadas en su citoplasma

Enlaces con la vida diaria Huéspedes indeseados

Estudio de caso otro vistazo Refacciones para el organismo humano

4.1 ¿QUÉ ES LA TEORÍA CELULAR?

Como las células son muy pequeñas, no se supo de ellas hasta la invención del microscopio, a mediados del siglo XVII (*véase* el apartado "Investigación científica: En busca de la célula", en las páginas 58-59). Pero ver las células fue apenas el primer paso para entender su importancia. En 1838, el botánico alemán Matthias Schleiden concluyó que las células y las sustancias que producen forman la estructura básica de las plantas y que el crecimiento vegetal se da por agregación de células nuevas. En 1839, el biólogo alemán Theodor Schwann (amigo y colaborador de Schleiden) llegó a conclusiones similares para las células animales. El trabajo de Schleiden y Schwann arrojó una teoría unificada de las células como unidades fundamentales de la vida. En 1855, el médico alemán Rudolf Virchow completó la **teoría celular** al concluir que todas las células provienen de células ya existentes.

La teoría celular es un concepto unificador en la biología y comprende tres principios:

- Todo organismo vivo está compuesto por una o más células.
- Los organismos vivos más pequeños son células únicas y las células son las unidades funcionales de los organismos multicelulares.
- Todas las células proceden de otras células.

Todos los seres vivos, de las bacterias microscópicas al cuerpo humano y las secuoyas gigantescas, están compuestos por células. Si bien una bacteria consta de una sola célula relativamente simple, el cuerpo humano tiene billones de células complejas, especializadas en una enorme variedad de funciones. Para sobrevivir, las células deben obtener energía y nutrimentos de su entorno, sintetizar proteínas y otras moléculas necesarias para crecer y repararse, y eliminar los desechos. Muchas células deben interactuar con otras. Para asegurar la continuidad de la vida, las células también deben reproducirse. Estas actividades se logran en partes especializadas de las células, como se verá más adelante.

4.2 ¿CUÁLES SON LOS ATRIBUTOS BÁSICOS DE LAS CÉLULAS?

Todas las células derivan de antepasados comunes y deben cumplir funciones semejantes. Por consiguiente, tienen muchas semejanzas en tamaño y estructura.

La función limita el tamaño de la célula

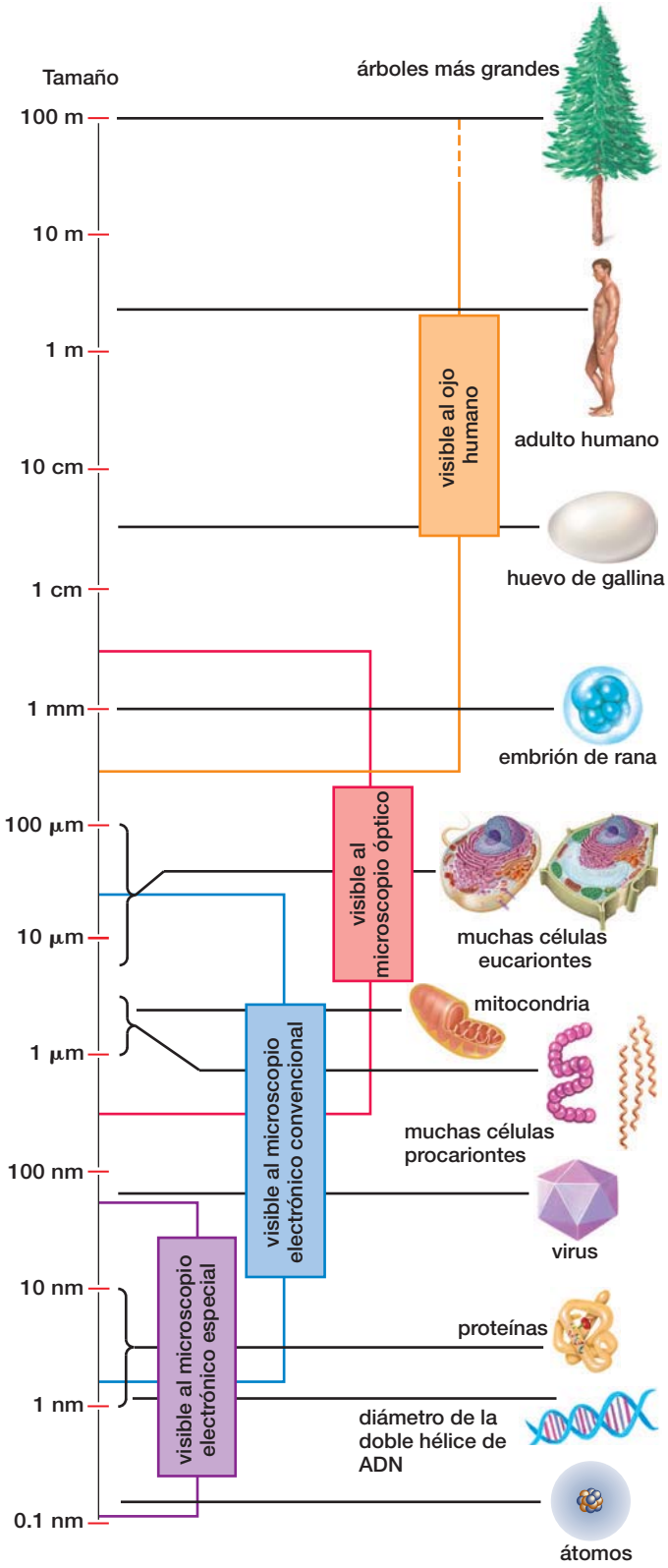
La mayoría de las células tienen un diámetro que va de 1 a 100 micras (millonésimas de metro; **FIGURA 4-1**). ¿Por qué son tan pequeñas? La respuesta está en que las células necesitan intercambiar nutrimentos y desechos por la membrana plasmática. Como se verá en el capítulo 5, muchos nutrimentos y desechos entran, pasan y salen de las células por difusión, que es el movimiento de moléculas de lugares de mayor a menor concentración, es decir, es un movimiento lento que requiere que ninguna parte de la célula esté demasiado lejos del exterior.

Las células tienen características comunes

Pese a su diversidad, todas las células (incluidas las bacterias y arqueas procariontes, las eucariontes protistas, hongos, vegetales y animales) comparten los elementos comunes que se describen en las secciones que aparecen a continuación.

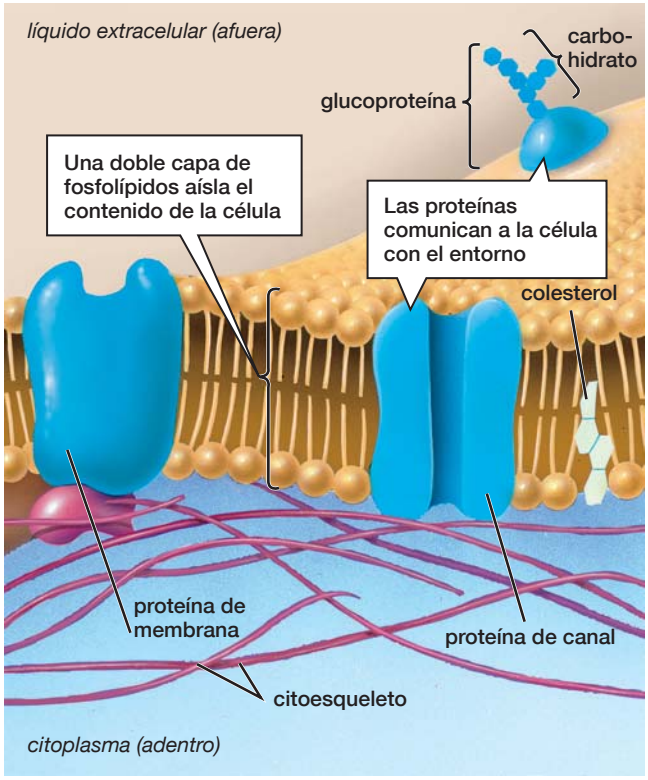
La membrana plasmática engloba a la célula y faculta las interacciones de la célula y su ambiente

Cada célula está rodeada por una membrana fluida y extremadamente delgada llamada **membrana plasmática** (**FIGURA 4-2**). Como se verá en el capítulo 5, la membrana plasmática y las de-



Unidades de medida:
1 metro (m)
1 centímetro (cm) = 1/100 m
1 milímetro (mm) = 1/1,000 m
1 micra (µm) = 1/1,000,000 m
1 nanómetro (nm) = 1/1,000,000,000 m

▲ **FIGURA 4-1 Tamaños relativos** Las dimensiones habituales de la biología van de unos 100 metros (la altura de las secuoyas más grandes) a unas cuantas micras (el diámetro de casi todas las células) y algunos nanómetros (el diámetro de muchas moléculas grandes).



▲ **FIGURA 4-2 La membrana plasmática** La membrana plasmática engloba a la célula. Como todas las membranas celulares, consta de una doble capa de moléculas de fosfolípidos en la que se incrustan diversas proteínas. La membrana está sostenida por el citoesqueleto. En las células animales, el colesterol ayuda a mantener la fluidez de la membrana.

más membranas de la célula constan de una doble capa de moléculas de fosfolípidos y colesterol en la que están incrustadas numerosas proteínas. Entre las funciones importantes de la membrana plasmática se encuentran:

- Aislar el contenido de la célula del ambiente exterior
- Regular la entrada y salida de materiales de la célula
- Permitir la interacción con otras células y con el ambiente extracelular

Los componentes, tanto fosfolípidos como proteínas de la membrana celular cumplen funciones muy diferentes. Cada fosfolípido tiene una cabeza hidrofílica ("afín al agua") que da al interior o exterior acuoso de la célula y un par de colas hidrofóbicas ("temen al agua") que dan al interior de la membrana (*véanse* las páginas 44 y 45). Aunque algunas moléculas pequeñas como las de oxígeno, dióxido de carbono y agua, pueden difundirse por la capa de fosfolípidos, ésta forma una barrera para la mayoría de los iones y moléculas hidrofílicas, aislando a la célula del entorno, para que pueda mantener las cruciales diferencias en concentraciones de materiales dentro y fuera.

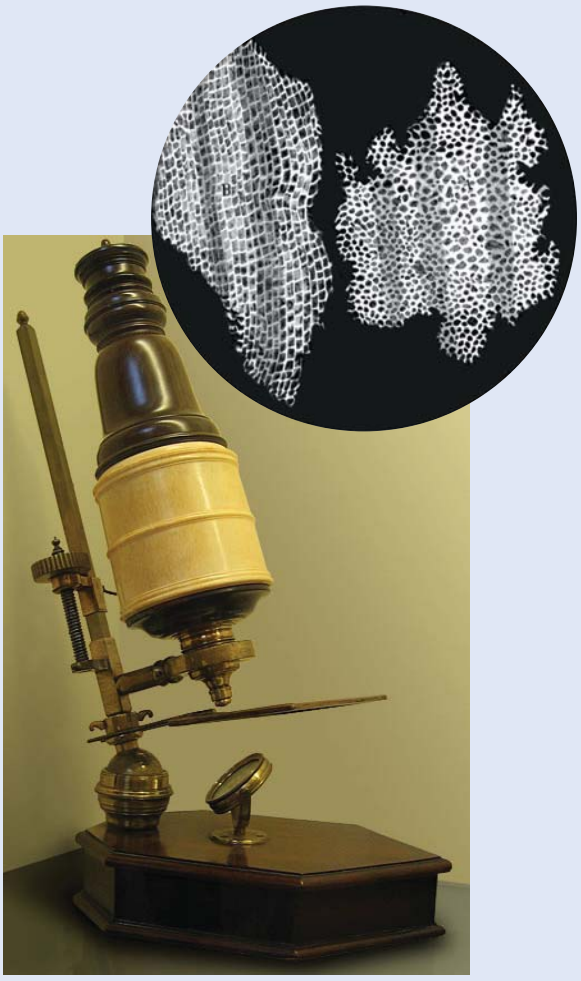
Las proteínas de la membrana plasmática facilitan la comunicación entre la célula y el entorno. Algunas dejan pasar iones o moléculas específicas por la membrana plasmática, mientras que otras favorecen las reacciones químicas de la célula. Algunas proteínas de la membrana unen a dos células y otras más reciben

Investigación científica

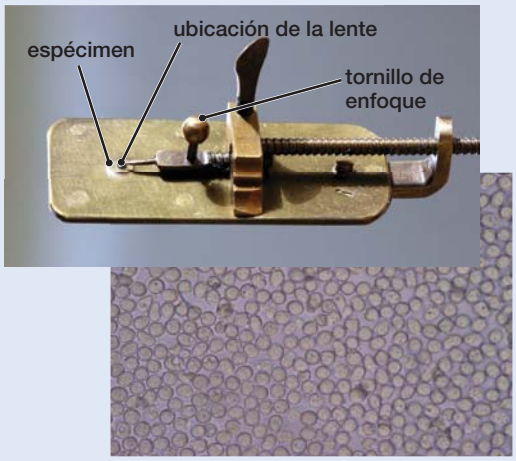
En busca de la célula

En 1665, el científico e inventor inglés Robert Hooke anotó sus observaciones con un microscopio primitivo. Dirigió su instrumento a un "trozo de corcho... extraordinariamente delgado" y vio "muchas cajitas" (**FIGURA E4-1a**). Hooke llamó a las cajitas "células", porque le pareció que se asemejaban a los pequeños cuartos o celdas que ocupaban los monjes. El corcho procede de la corteza externa seca del alcornoque, y ahora se sabe que lo que vio Hooke eran las paredes de células muertas que rodean todas las células vegetales. Hook escribió: "Estas células están llenas de jugos".

En la década de 1670, el microscopista holandés Anton van Leeuwenhoek construyó microscopios simples y observó un mundo hasta entonces desconocido. Era un científico aficionado y autodidacta, y sus descripciones de la miríada de "animáculos" (casi todos organismos unicelulares) en agua de lluvia, de estanques y de pozos causaron alborotos en esos días en que el agua se bebía sin tratar. Leeuwnehoek hizo observaciones cuidadosas de una variedad enorme de especímenes microscópicos, como células sanguíneas, espermatozoides y huevos de insectos pequeños, como pulgas y pulgones. Sus



(a) Microscopio del siglo XVII y células de corcho



células sanguíneas fotografiadas a través de un microscopio de Leeuwenhoek

(b) Microscopio de Leeuwenhoek

(c) Microscopio electrónico

▲ **FIGURA E4-1 Los microscopios ayer y hoy** **(a)** Dibujos de Robert Hooke de células de corcho, como las vio con un microscopio óptico parecido al que se muestra. Sólo quedan las paredes celulares. **(b)** Uno de los microscopios de Leeuwenhoek y una fotografía de células sanguíneas tomada a través de un instrumento de Leeuwenhoek. El espécimen se observa a través de un orificio diminuto debajo de la lente. **(c)** Este microscopio funciona como microscopio electrónico de transmisión (MET) y como microscopio electrónico de barrido (MEB).

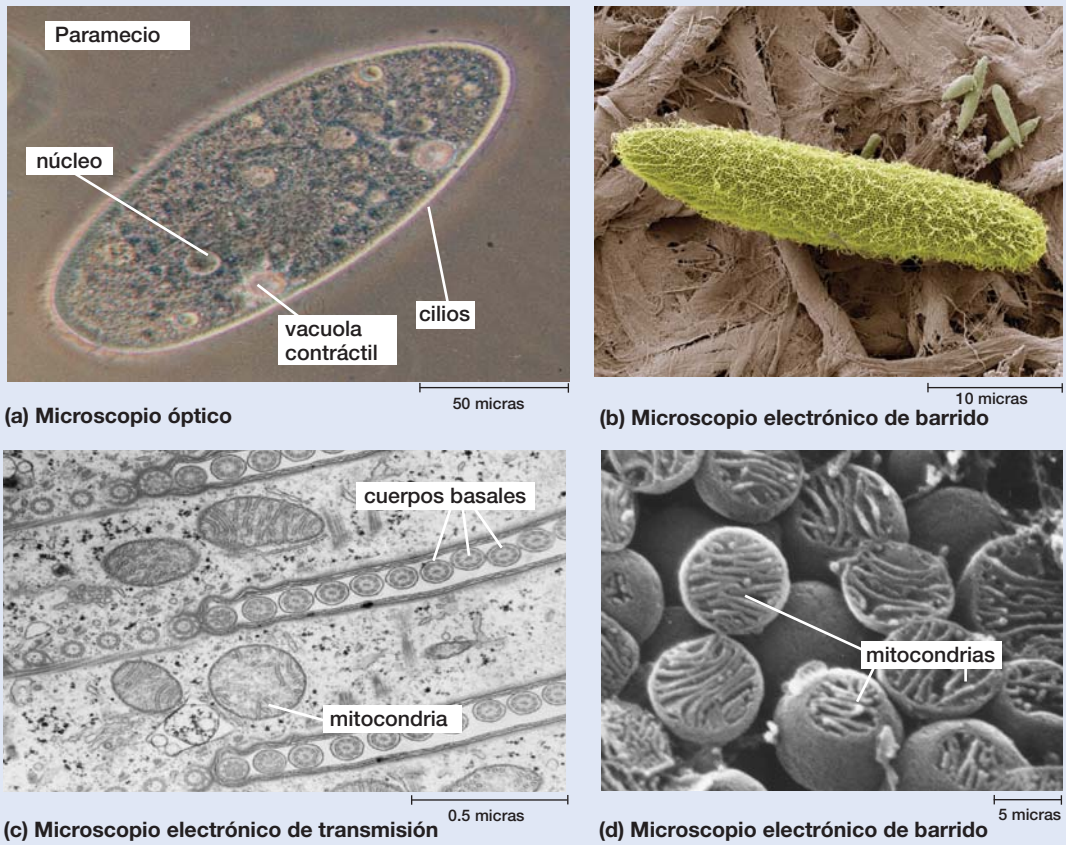
descubrimientos fueron un golpe a la idea de la generación espontánea. En ese entonces, se creía que las pulgas brotaban espontáneamente de la arena o el polvo y los gorgojos del grano. Los microscopios de Leeuwenhoek parecen más primitivos que los de Hooke, pero daban imágenes más nítidas y de mucho mayor aumento (**FIGURA E4-1b**).

Desde esos trabajos inaugurales de Robert Hooke y Anton van Leeuwenhoek, biólogos, médicos e ingenieros han colaborado en el desarrollo de una variedad de microscopios avanzados para observar la célula y sus componentes.

Los microscopios ópticos usan lentes, por lo común talladas en vidrio o cuarzo, para enfocar haces de luz de modo que atraviesen o reboten en el espécimen y amplifican su imagen. Los microscopios ópticos ofrecen muchas imágenes, dependiendo de cómo se ilumine el espécimen y de si está teñido (**FIGURA E4-2a**).

El poder de resolución de los microscopios ópticos (es decir, la estructura más pequeña que dejan ver) es de alrededor de una micra (un millonésimo de metro).

Los microscopios electrónicos (**FIGURA E4-1c**) en lugar de luz usan haces de electrones enfocados no por lentes, sino por campos magnéticos. Algunos tipos de microscopios electrónicos resuelven estructuras de incluso algunos nanómetros (un mil millonésimo de metro). Los microscopios electrónicos de transmisión pasan los electrones por un espécimen delgado y pueden revelar detalles del interior de la estructura celular, como los organelos y la membrana plasmática (**FIGURA E4-2c**). Los microscopios electrónicos de barrido hacen rebotar electrones en especímenes recubiertos de metales y suministran imágenes tridimensionales. Permiten observar detalles de la superficie de estructuras que van de organismos enteros a células y aun organelos (**FIGURAS E4-2b,d**).



(a) Microscopio óptico

(b) Microscopio electrónico de barrido

(c) Microscopio electrónico de transmisión

(d) Microscopio electrónico de barrido

▲ **FIGURA E4-2 Comparación de imágenes de microscopio** **(a)** Paramecio vivo (organismo unicelular de agua dulce) fotografiado a través de un microscopio óptico. **(b)** Micrografía con colores falsos de un microscopio electrónico de barrido (MEB) de *Paramecium*. **(c)** Micrografía de un microscopio electrónico de transmisión (MET) de los cuerpos basales en la raíz de los cilios que cubren al *Paramecium*. También es visible la mitocondria. **(d)** Micrografía de MEB con mucho mayor aumento mostrando las mitocondrias (muchas abiertas) del citoplasma. En este libro verás muchas imágenes de MEB y MET coloreadas artificialmente para resaltar las estructuras.

y responden a las señales de las moléculas que están en el líquido que rodea a la célula (como las hormonas). Las glucoproteínas de la membrana plasmática extienden ramificaciones de carbohidratos desde la célula hacia el exterior (*véase* la figura 4-2). Algunas de esas glucoproteínas, las del complejo mayor de histocompatibilidad (MHC, por sus siglas en inglés), identifican a la célula como parte de un individuo único. En el capítulo 5 se hablará con detalle de la membrana plasmática.

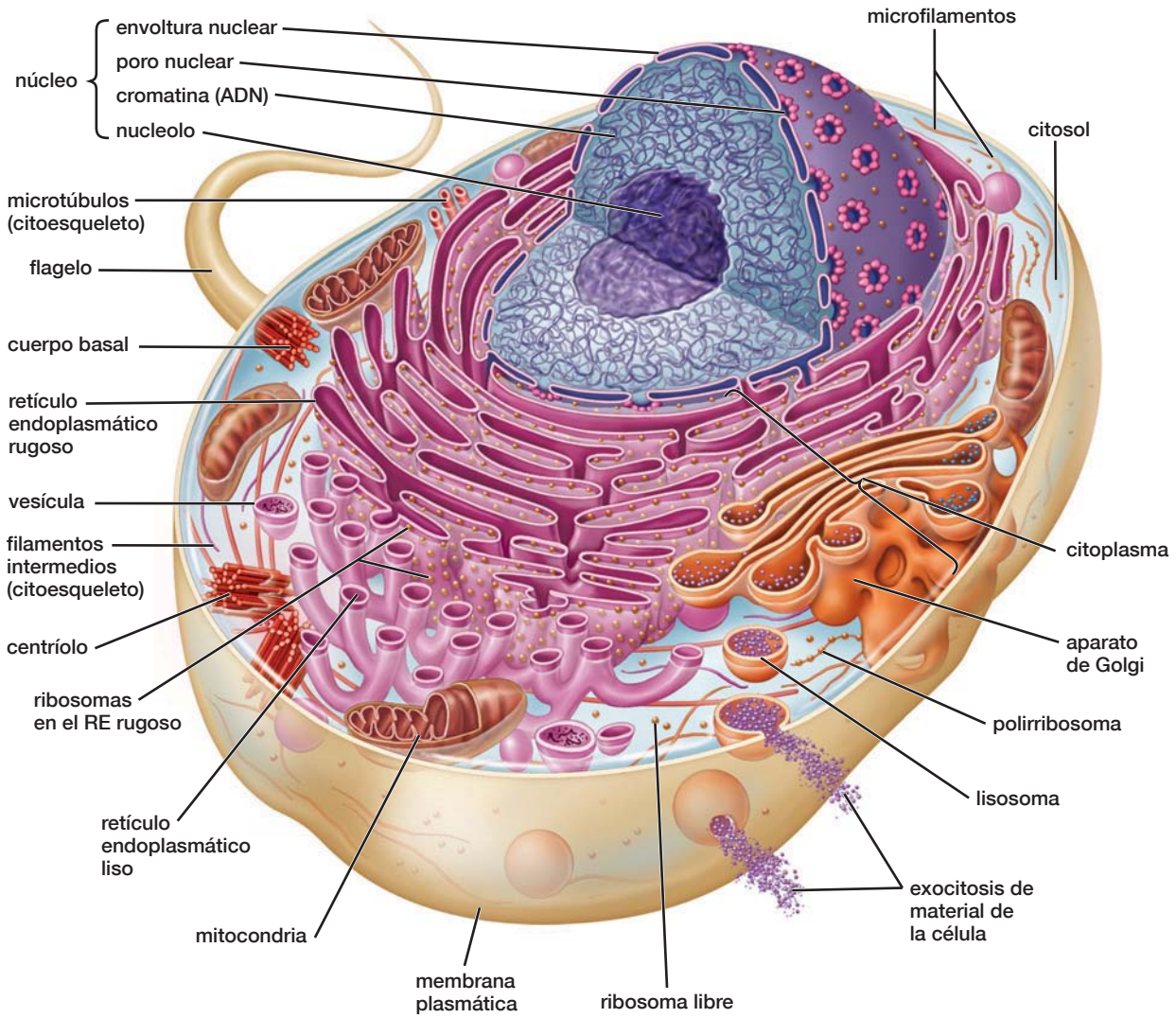
Todas las células contienen citoplasma

El **citoplasma** consta de todos los compuestos químicos y estructuras que están dentro de la membrana plasmática pero fuera del núcleo (**FIGURAS 4-3** y **4-4**). La parte fluida del citoplasma de células procariontes y eucariontes se llama **citosol** que contiene agua, sales y una gran variedad de moléculas orgánicas, como: proteínas, lípidos, carbohidratos, aminoácidos y nucleótidos (descritas en el capítulo 3). Casi todas las actividades metabólicas de las células al igual que las reacciones bioquímicas que sustentan la vida, ocurren en el citoplasma. Un ejemplo es la síntesis de proteínas. Las células deben sintetizar diversas proteínas como las del citoesqueleto (descrito más adelante), proteínas de la membrana plasmática (descritas en el capítulo 5) y todas las enzimas que favorecen las reacciones bioquímicas (explicadas en el capítulo 6).

Estudio de caso continuación

Refacciones para el organismo humano

¿Por qué las víctimas de quemaduras rechazan la piel de cadáveres y cerdos pero no los sustitutos sintéticos? La piel de otra persona o animal contiene glucoproteínas MHC diferentes que las del paciente, de modo que el sistema inmune las trata como materia extraña, las destruye y las rechaza. Por fortuna, la respuesta es gradual y la piel ayuda en algo a la curación antes de que el cuerpo la rechace. En la TransCyte™ no quedan células que inciten una respuesta inmune y los inventores de la Orcel™ suponen que las proteínas MHC de las células originales de prepucio se pierden durante el cultivo.



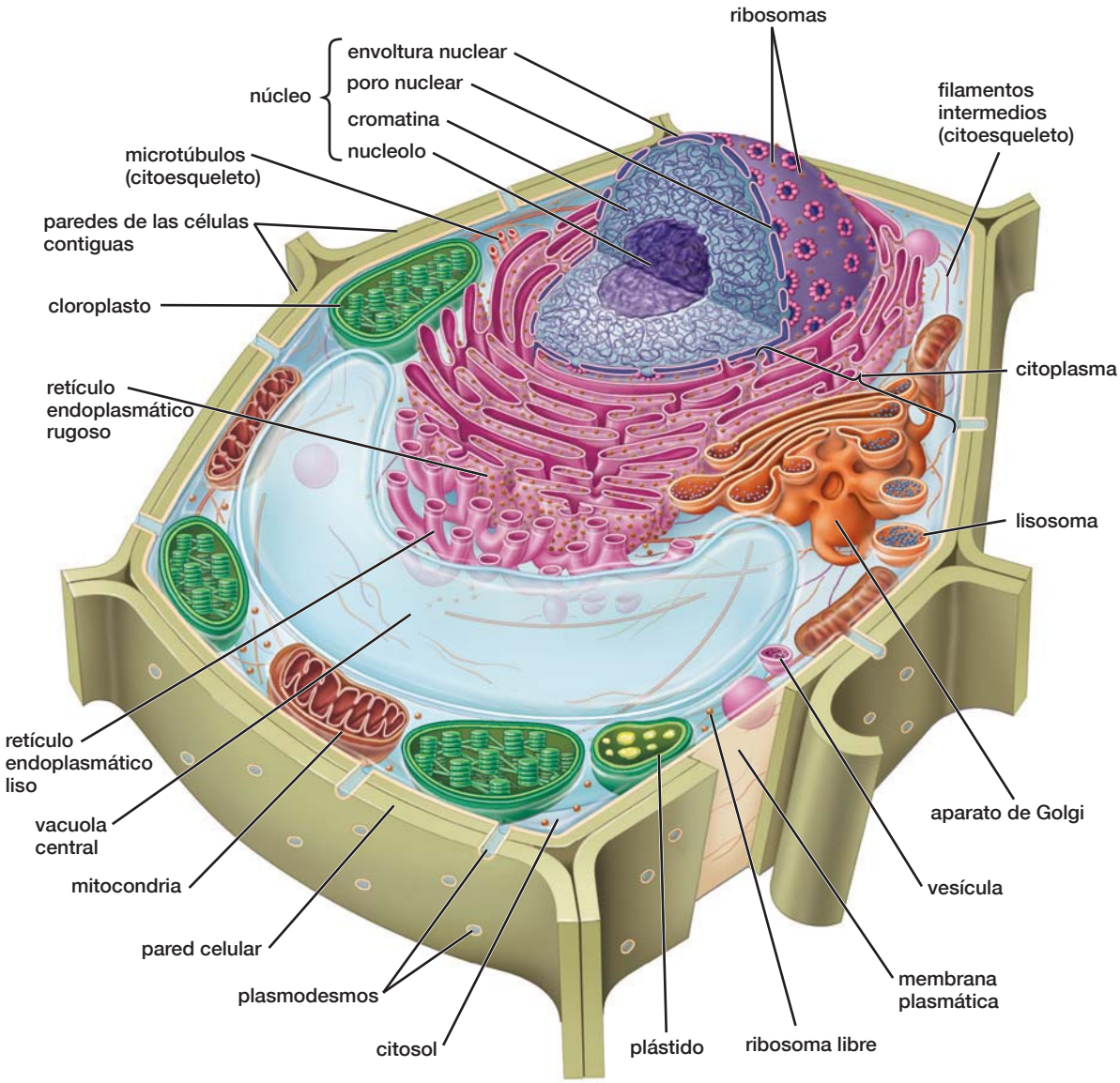
▲ **FIGURA 4-3** **Esquema general de una célula animal**

Todas las células usan el ADN como plano de la herencia y el ARN para copiar el plano y ejecutar la instrucción

Toda célula contiene material genético, un plano heredado que guarda las instrucciones para hacer otras partes de la célula y para producir nuevas células. El material genético de las células es el **ácido desoxirribonucleico** (**ADN**). Esta molécula fascinante (que se analizará con detenimiento en el capítulo 11) contiene genes que constan de secuencias precisas de nucleótidos. En la división celular, las células "madre" originales pasan copias exactas de su ADN a las descendientes recién formadas, las "células hijas". El **ácido ribonucleico** (**ARN**) tiene una relación química con el ADN y aparece en varias formas diferentes que copia el plano de los genes del ADN y ayuda a elaborar proteínas a partir de este plano. Todas las células contienen ADN y ARN.

Todas las células obtienen materias primas y energía del entorno

Los principales elementos de las moléculas biológicas, como el carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, azufre y fósforo, así como cantidades mínimas de minerales, proceden en última instancia del entorno, del conjunto del aire, agua, rocas y otros organismos. Para mantener esta increíble complejidad, las células deben adquirir y gastar energía en forma continua. Como se explica en los capítulos 7 y 8, básicamente toda la energía que impulsa la vida en la Tierra proviene de la luz solar. Sólo las células capaces de realizar fotosíntesis pueden aprovechar esta energía. La energía guardada en las células fotosintéticas se suministra para las actividades metabólicas de casi todas las formas de vida. Así, todas las células obtienen del entorno biótico y abiótico los materiales para sintetizar las moléculas de la vida y la energía para impulsar esta síntesis.



▲ **FIGURA 4-4 Esquema general de una célula vegetal**

PREGUNTA Entre el núcleo, ribosoma, cloroplasto y mitocondria, ¿qué apareció primero en la evolución de la vida?

Hay dos tipos básicos de células: procariontes y eucariontes

Todas las formas de vida están compuestas por dos tipos diferentes de células. Las células **procariontes** ("antes del núcleo", *véase* la figura 4-19) forman el "cuerpo" de **bacterias** y **arqueas**, que son las formas más simples de vida. Las células **eucariontes** ("núcleo verdadero"; *véanse* las figuras 4-3 y 4-4) son mucho más complejas y se encuentran en el cuerpo de animales, plantas, hongos y protistas. Como se desprende de sus nombres, una diferencia sorprendente entre las células procariontes y eucariontes es que el material genético de las eucariontes está contenido dentro de un núcleo envuelto en una membrana. En cambio, el de las procariontes no está dentro de una membrana. Otras estructuras envueltas por membranas como los organelos, aumentan la complejidad estructural de las células eucariontes. En la **Tabla 4-1** se resumen los elementos de las células procariontes y eucariontes que se exponen en las secciones siguientes.

¿Te has preguntado...

cuántas células hay en el cuerpo humano?

Pues bien, los científicos se han hecho esa misma pregunta y no se ponen de acuerdo. Los cálculos van de 10 a 100 billones. Es interesante saber que, en cambio, parecen concordar en que hay muchas más células bacterianas en el cuerpo que células humanas: unas 10 a 20 veces más. ¿Eso quiere decir que somos principalmente procariontes? No tanto. Casi todas las bacterias son huéspedes alojadas en nuestro aparato digestivo.

4.3 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LAS CÉLULAS EUCARIONTES?

Las células eucariontes forman el cuerpo de animales, plantas, protistas y hongos. Como es de imaginar, estas células son sumamente diversas. En el cuerpo de todo organismo multicelular hay una enorme variedad de células eucariontes especializadas en diversas funciones. En cambio, el cuerpo unicelular de protistas y algunos hongos debe tener la suficiente complejidad para realizar en forma independiente las actividades necesarias para sustentar la vida,

Tabla 4-1 Funciones y distribución de las estructuras celulares

Estructura	Función	Procariontes	Eucariontes, plantas	Eucariontes, animales
Superficie celular				
Pared	Protege y da soporte a la célula	Presente	Presente	Ausente
Cilios	Mueve a la célula en un medio acuoso o mueve un líquido por la superficie celular	Ausente	Ausente	Presente
Flagelos	Mueve a la célula en un medio acuoso	Presente[1]	Presente[2]	Presente
Membrana plasmática	Aísla el contenido celular del entorno; regula la entrada y salida de materiales de la célula; comunica con otras células	Presente	Presente	Presente
Organización del material genético				
Material genético	Codifica la información necesaria para construir la célula y controlar su actividad	ADN	ADN	ADN
Cromosomas	Contiene y controla el uso del ADN	Simple, circular, sin proteínas	Muchas, lineales, con proteínas	Muchas, lineales, con proteínas
Núcleo	Receptáculo de los cromosomas envuelto en una membrana	Ausente	Presente	Presente
Envoltura nuclear	Envuelve al núcleo; regula la entrada y salida de materiales del núcleo	Ausente	Presente	Presente
Nucleolo	Sintetiza los ribosomas	Ausente	Presente	Presente
Estructuras citoplasmáticas				
Mitocondria	Produce energía por metabolismo aerobio	Ausente	Presente	Presente
Cloroplastos	Realiza la fotosíntesis	Ausente	Presente	Ausente
Ribosomas	Centros de síntesis de proteínas	Presente	Presente	Presente
Retículo endoplasmático	Sintetiza componentes de la membrana, proteínas y lípidos	Ausente	Presente	Presente
Aparato de Golgi	Modifica y empaca proteínas y lípidos; sintetiza algunos carbohidratos	Ausente	Presente	Presente
Lisosomas	Contiene enzimas digestivas intracelulares	Ausente	Presente	Presente
Plástidos	Almacena comida, pigmentos	Ausente	Presente	Ausente
Vacuola central	Contiene agua y desechos; proporciona presión de turgencia para sostener a la célula	Ausente	Presente	Ausente
Otras vesículas y vacuolas	Transporta productos de secreción; contiene alimentos obtenidos por fagocitosis	Ausente	Presente	Presente
Citoesqueleto	Da forma y sostén a la célula; sitúa y mueve las partes de la célula	Ausente	Presente	Presente
Centríolos	Produce los microtúbulos de cilios y flagelos	Ausente	Ausente (en la mayoría)	Presente

[1] Algunas procariontes tienen estructuras llamadas *flagelos*, que carecen de microtúbulos y se mueven de manera diferente que los flagelos de las eucariontes.

[2] Algunos tipos de plantas tienen espermatozoides flagelados.

crecer y reproducirse. Aquí nos ocupamos de las células vegetales y animales; en los capítulos 20 y 22 se abordarán con más detalle las estructuras especializadas de protistas y hongos.

Las células eucariontes difieren de las procariontes de muchas maneras. Por ejemplo, las eucariontes son más grandes que las procariontes, pues normalmente miden más de 10 micras de diámetro. En el citoplasma de las eucariontes se encuentra una variedad de **organelos**, estructuras envueltas en membranas como el núcleo y las mitocondrias, que realizan funciones específicas en la célula. El **citoesqueleto** —una red de fibras de proteína— confiere forma y organización al citoplasma de las células eucariontes. Muchos organelos están unidos al citoesqueleto.

Las figuras 4-3 y 4-4 ilustran las estructuras que se encuentran en las células animales y vegetales (aunque no toda célula posee todos los elementos representados). Si bien tienen muchas estructuras comunes, otras son peculiares de un tipo o del otro. Por ejemplo, las células vegetales están rodeadas por una pared y contienen cloroplastos, plástidos y una vacuola central, que no se encuentran en las células animales. Algunas células animales contienen centríolos, que faltan en las células vegetales. Muchas células animales también llevan cilios, que casi nunca aparecen en las células vegetales. Conforme se describa la estructura celular, conviene que consultes las figuras 4-3 y 4-4, así como la tabla 4-1.

Algunas células eucariontes están sostenidas por paredes celulares

La superficie exterior de plantas, hongos y algunos protistas está recubierta por una capa inerte y más bien rígida llamada **pared celular** que sostiene y protege a la delicada membrana plasmática. Las protistas unicelulares que viven en el mar pueden tener paredes hechas de celulosa, proteína o sílice vítreo (*véase* el capítulo 20). Las paredes celulares de los vegetales están compuestas por celulosa y otros polisacáridos, mientras que aquellas de los hongos están hechas de quitina (*véase* la página 43). Las células procariontes también tienen paredes, pero están hechas de otros polisacáridos.

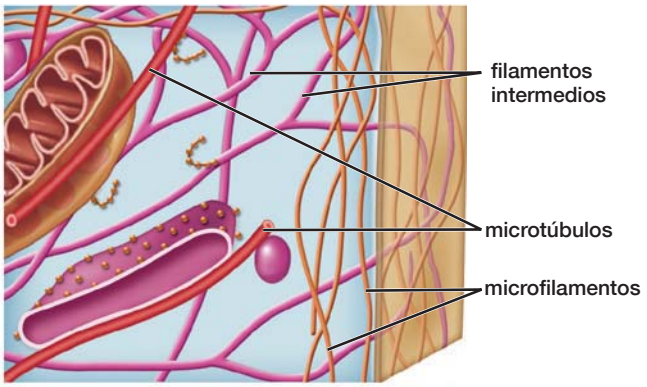
Las paredes celulares son producidas por las células a las que rodean. Las células vegetales producen celulosa a través de sus membranas plasmáticas, a partir de la cual se forma la pared (*véase* la figura 4-4). Las paredes de células adyacentes están unidas por la "laminilla intermedia", una capa hecha principalmente del polisacárido pectina que tiene una textura gelatinosa y es común entre las jaleas de frutas para gelatinizarlas. Las paredes celulares sostienen y protegen a las células frágiles. Por ejemplo, gracias a las paredes celulares, las plantas y musgos resisten las fuerzas de la gravedad y el viento, y se mantienen verticales sobre la tierra. Las paredes celulares son porosas, permitiendo que las moléculas de oxígeno, dióxido de carbono y agua se difundan fácilmente a través de ellas. La estructura que rige las interacciones entre una célula y su entorno es la membrana plasmática, situada debajo de la pared celular (cuando hay una pared). En el capítulo 5 se analiza con más detalle la membrana plasmática.

El citoesqueleto da forma, sostén y movimiento

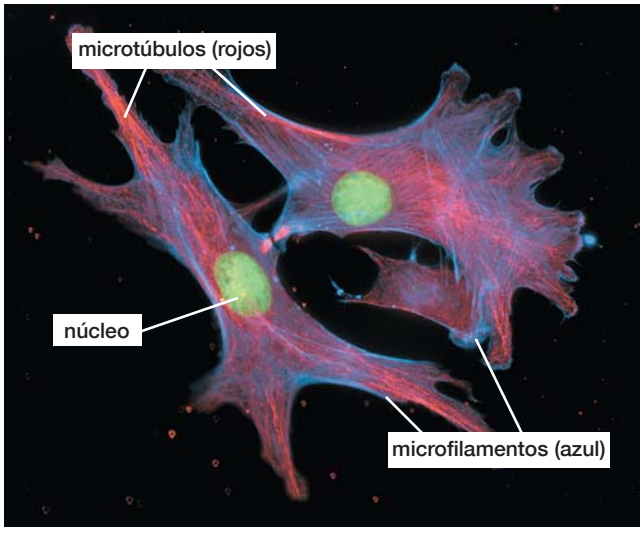
Los organelos y otras estructuras de las células eucariontes no flotan al azar en el citoplasma, sino que están unidas a la red de fibras de proteínas que forman el citoesqueleto (FIGURA 4-5). Incluso enzimas individuales, que suelen ser parte de vías metabólicas complejas, pueden estar unidas en secuencia al citoesqueleto, de modo que las moléculas pasen de una enzima a la siguiente en el orden correcto en una transformación química. El citoesqueleto está compuesto por tres tipos de fibras de proteína: delgados **microfilamentos**, **filamentos intermedios** de tamaño mediano y **microtúbulos** gruesos (Tabla 4-2).

El citoesqueleto cumple las siguientes funciones importantes:

- **Forma de la célula.** En las células sin pared celular, el citoesqueleto, particularmente las redes de filamentos intermedios, determina la forma de la célula.
- **Movimiento de la célula.** El movimiento celular se produce conforme los microfilamentos o los microtúbulos se ensamblan, se desensamblan y se deslizan unos con otros. Entre los ejemplos de células móviles se encuentran los protistas unicelulares impulsados por cilios, los espermatozoides y las células de músculos contráctiles.



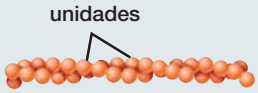
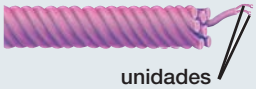
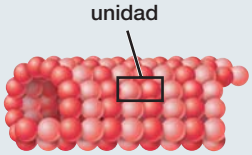
(a) Citoesqueleto



(b) Micrografía óptica que muestra el citoesqueleto

▲ FIGURA 4-5 **El citoesqueleto** **(a)** El citoesqueleto, que consta de microtúbulos, filamentos intermedios y microfilamentos, confiere forma y organización a las células eucariontes. **(b)** En esta micrografía óptica, células tratadas con tintes fluorescentes revelan microtúbulos y microfilamentos, además del núcleo.

Tabla 4-2 Componentes del citoesqueleto

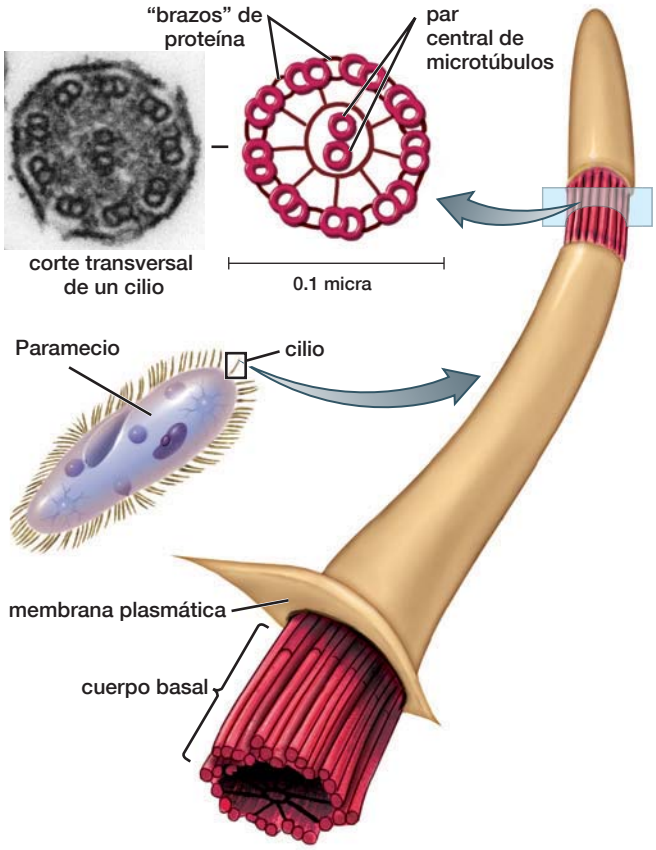
	Estructura	Tipo de proteína y estructura	Funciones
Microfilamentos	Cadenas dobles de proteínas enrolladas; diámetro de alrededor de 7 nm	Actina 	Participan en la contracción de los músculos; permiten cambiar la forma de la célula; facilitan la división del citoplasma en las células animales
Filamentos intermedios	Unidades helicoidales enrolladas una alrededor de otra y unidas en grupos de cuatro, los cuales pueden enrollarse aún más	Las proteínas varían según la función y tipo de célula 	Proporcionan un marco de soporte dentro de la célula; sostienen la membrana plasmática; afianzan varios organelos en el citoplasma; unen células
Microtúbulos	Tubos consistentes en espirales de dos proteínas; diámetro de aproximadamente 25 nm	Tubulina 	Permiten el movimiento de los cromosomas durante la división celular; forman centríolos y cuerpos basales; son un componente importante de cilios y flagelos

- **Movimiento de los organelos.** Los microtúbulos y microfilamentos mueven a los organelos dentro de la célula. Por ejemplo, el citoesqueleto guía las vesículas surgidas del retículo endoplasmático y al aparato de Golgi (descrito más adelante).
- **División celular.** Los microtúbulos y microfilamentos son esenciales para la división de las células eucariontes. En el capítulo 9 se estudiará con detalle la división celular.

Cilios y flagelos mueven a la célula en medios acuosos o hacen pasar los líquidos por la célula

Los **cilios** (del latín *cilium*, "ceja") y los **flagelos** (del latín *flagellum*, "látigo") son extensiones finas de la membrana plasmática, sostenidas internamente por microtúbulos del citoesqueleto. Cada cilio o flagelo contiene un anillo de nueve pares de microtúbulos, con otro par en el centro (FIGURA 4-6). Los cilios y flagelos surgen del **cuerpo basal**, que los ancla a la membrana plasmática. Los cuerpos basales se derivan de los **centríolos** (que se encuentran en pares en el citoplasma; *véase* la figura 4-3). Ambos consisten en anillos con forma de barril de nueve tripletes de microtúbulos. En la mayoría de las plantas faltan los centríolos, pero están presentes en las células animales, en las que, al parecer, participan en la división celular.

¿Cómo se mueven los cilios y los flagelos? Diminutos "brazos" de proteínas afianzan pares contiguos de microtúbulos (*véase* la figura 4-6). Estos brazos pueden flexionarse, usando energía liberada del adenosín trifosfato (ATP) para impulsar su movimiento. La flexión de los brazos desliza un par de microtúbulos sobre el par adyacente y hace que se doblen los cilios o flagelos. Muchas veces, éstos se mueven constantemente. La energía para impulsar este movimiento proviene de las mitocondrias, que abundan cerca de los cuerpos basales.



▲ **FIGURA 4-6 Cilios y flagelos** Los cilios y flagelos contienen un anillo externo de nueve pares de microtúbulos fusionados alrededor de un par central sin fusionar. Los pares exteriores tienen "brazos" hechos de proteína que interactúan con pares adyacentes para proporcionar la fuerza de doblarse. Cilios y flagelos proceden de los cuerpos basales compuestos de tripletes de microtúbulos y que están situados bajo la membrana plasmática.

El tamaño y cantidad de cilios y flagelos varía. En general, los cilios son más cortos y más numerosos que los flagelos. La fuerza que generan los cilios puede compararse con la creada por los remos a los lados de un bote (**FIGURA 4-7a,** izquierda). Los flagelos son más largos que los cilios y las células flageladas tienen apenas uno o dos (**FIGURA 4-7b,** izquierda).

Algunos organismos unicelulares, como el *Paramecium* (*véanse* las figuras E4-2a,b), utilizan los cilios para nadar en el agua; otros tienen flagelos. En los animales multicelulares, los cilios mueven líquidos y partículas suspendidas por la superficie. Las células ciliadas revisten estructuras tan diferentes como las branquias de las ostras (donde mueven el agua con abundante comida y oxígeno), los oviductos de las hembras de los mamíferos (mueven un óvulo del ovario al útero a través de líquido) y el aparato respiratorio de la mayor parte de los vertebrados terrestres (mueve al moco claro que lleva desechos y microorganismos de la tráquea y pulmones; figura 4-7a, derecha). Casi todos los espermatozoides animales y algunos vegetales se mueven con flagelos (figura 4-7b, derecha).

El núcleo es el centro de control de la célula eucarionte

El ADN de una célula guarda toda la información necesaria para formar la célula y dirigir las innumerables reacciones químicas que se requieren para la vida y la reproducción. La célula usa selectivamente la información genética del ADN, dependiendo de su etapa de desarrollo, su entorno y la función de la célula en un cuerpo multicelular. En las células eucariontes, el ADN está alojado en el núcleo.

El **núcleo** es un organelo (el más grande de la célula) compuesto por tres partes principales: envoltura nuclear, cromatina y nucleolo. Se ilustra en la **FIGURA 4-8** y se describe en las siguientes secciones.

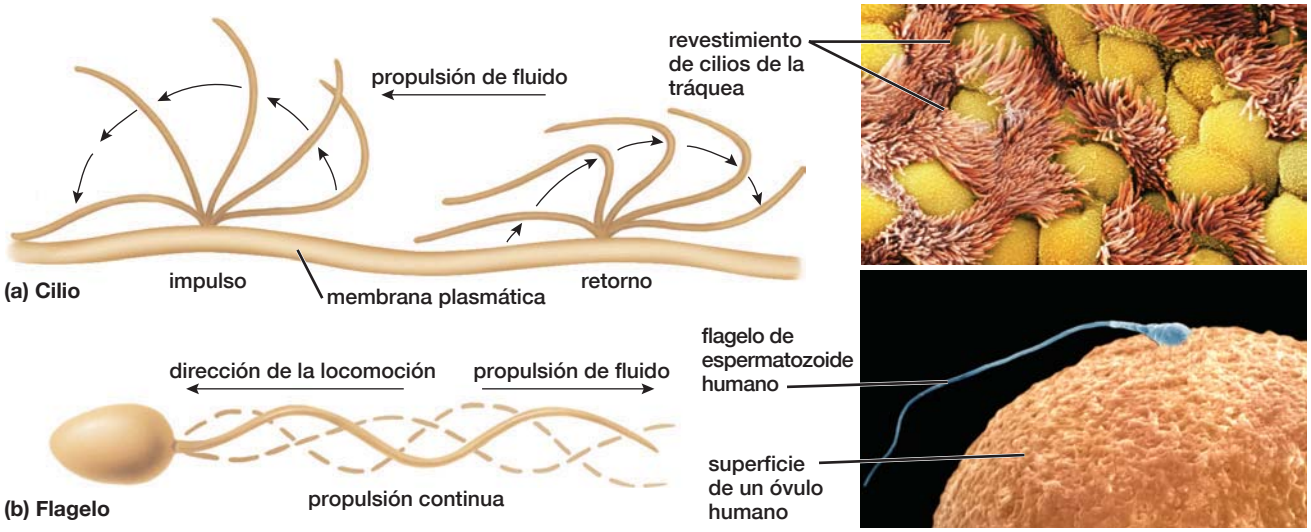
La envoltura nuclear permite el intercambio selectivo de materiales

El núcleo está aislado del resto de la célula por una **envoltura nuclear** que consiste en una membrana doble. La membrana está perforada por poros diminutos revestidos de proteínas. Agua, iones y pequeñas moléculas pueden cruzar por los poros, pero el paso de moléculas grandes (principalmente proteínas, pre-subunidades de ribosoma y ARN) está regulado por proteínas guardianas especiales llamadas **complejo del poro nuclear** que revisten los poros. Los ribosomas impregnan la membrana celular externa, la cual continúa con membranas del retículo endoplasmático rugoso, que se describe más adelante (*véanse* también las figuras 4-3 y 4-4).

La cromatina contiene ADN, que codifica la síntesis de proteínas

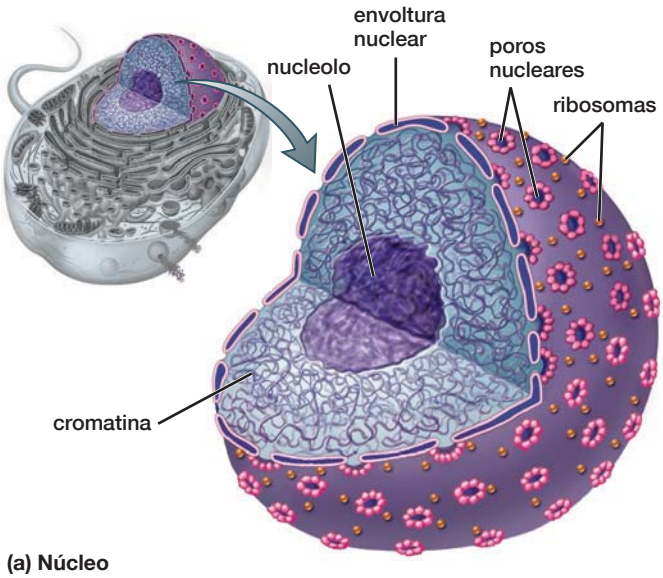
Como el núcleo adquiere una coloración oscura con las tinciones usadas en la microscopía óptica, los primeros microscopistas, que ignoraban la función del material nuclear, lo llamaron **cromatina**, que significa "sustancia coloreada". Desde ese tiempo, los biólogos han aprendido que la cromatina consta de ADN asociado con proteínas. El ADN de las eucariontes y sus proteínas forman largas concatenaciones llamadas **cromosomas** ("cuerpos de color"). Cuando las células se dividen, cada cromosoma se enreda sobre sí mismo, se engruesa y se acorta. Los cromosomas condensados se ven fácilmente incluso en un microscopio óptico (**FIGURA 4-9**).

Los genes del ADN proporcionan un plano de un "código molecular" para una enorme variedad de proteínas. Algunas de estas proteínas forman componentes estructurales de la célula, mientras que otras regulan el movimiento de materiales por las membranas celulares y otras más son enzimas que realizan las reacciones químicas del crecimiento, reparación de la célula, adquisición de nutrimentos y energía, y reproducción.

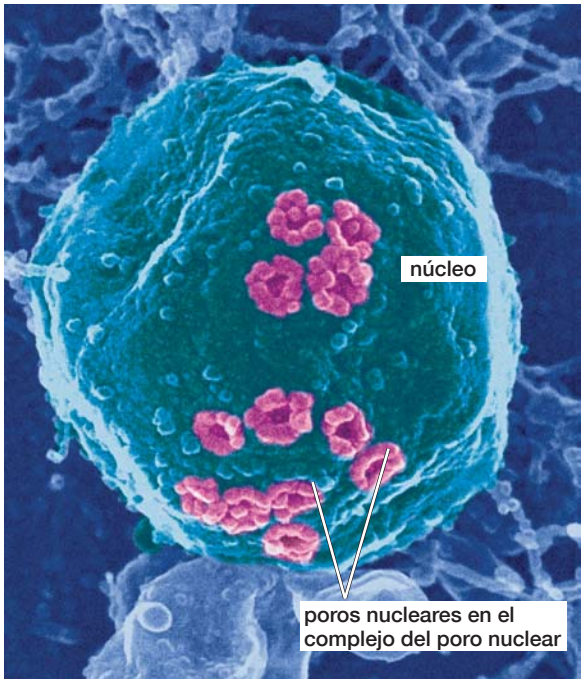


▲ **FIGURA 4-7 Cómo se mueven los cilios y flagelos** **(a)** (izquierda) Los cilios "hacen fila" y suministran una fuerza paralela a la membrana plasmática. Su movimiento es parecido al braceo de un nadador en brazada de pecho. (Derecha) Imagen de MEB de los cilios que revisten la tráquea (la cual conduce el aire a los pulmones); estos cilios desalojan moco y partículas atrapadas. **(b)** (izquierda) Los flagelos tienen un movimiento ondulatorio que suministra una propulsión continua y perpendicular a la membrana plasmática. De esta manera, el flagelo unido a un espermatozoide lo impulsa al frente. (Derecha) Imagen de MEB de una célula espermática humana en la superficie de un óvulo humano.

PREGUNTA ¿Qué problemas surgirían si la tráquea estuviera revestida con flagelos?



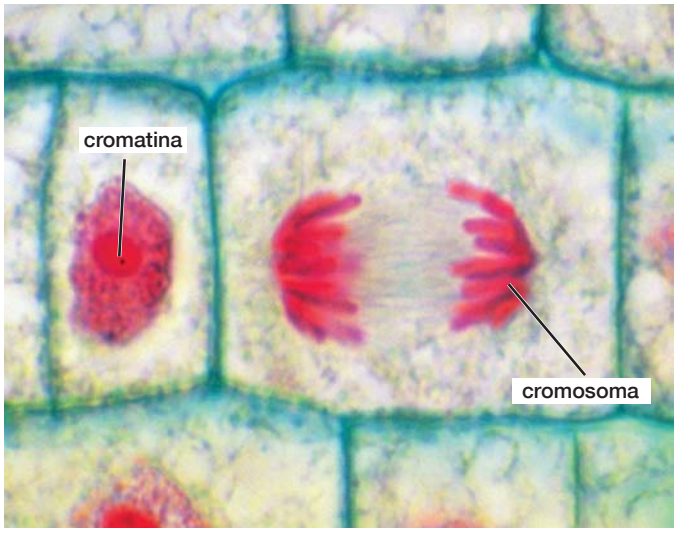
(a) Núcleo



(b) Núcleo de una célula de levadura

▲ **FIGURA 4-8 El núcleo** **(a)** El núcleo está delimitado por una membrana de doble capa atravesada por poros. Dentro hay cromatina y un nucleolo. **(b)** Imagen de MEB del núcleo de una célula de levadura. Las "proteínas guardianas" del complejo del poro nuclear aparecen coloreadas de rosa. Estas proteínas revisten los poros nucleares.

Como las proteínas se sintetizan en los ribosomas del citoplasma, las copias de los planos de las proteínas que están en el ADN deben atravesar la membrana nuclear para llegar al citoplasma. Para esto, la información genética se copia del ADN en moléculas del ARN mensajero (ARNm), que viajan por los poros de la envoltura nuclear hacia los ribosomas en el citoplasma. Esta información, codificada por la secuencia de los nucleótidos en el ARNm, se usa para dirigir la síntesis de las proteínas celulares, lo que ocurre en los ribosomas (**FIGURA 4-10**). En el capítulo 12 se analizarán con más detalle estos procesos.



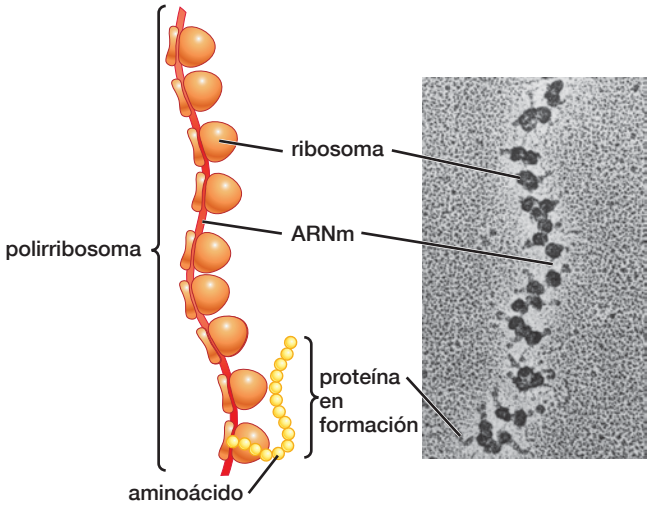
▲ **FIGURA 4-9 Cromosomas** Los cromosomas, que aquí se ven en una micrografía óptica de una célula en división (a la derecha) en la punta de una raíz de cebolla, contienen el mismo material (ADN y proteínas) que la cromatina de las células contiguas que no están en división.

PREGUNTA ¿Por qué la cromatina forma estructuras diferenciadas (cromosomas) en las células en división?

El nucleolo es el centro de ensamblaje de los ribosomas

Los núcleos de las células eucariontes tienen por lo menos un **nucleolo** ("núcleo pequeño"; *véase* la figura 4-8a). El nucleolo es el centro de la síntesis de los ribosomas. Consta de ARN ribosomal (ARNr), proteínas, ribosomas en varias etapas de síntesis, y el ADN lleva los genes que codifican el ARN ribosomal.

Un **ribosoma** es una pequeña partícula compuesta de ARN ribosomal y de proteínas que funcionan como "mesa de trabajo" para la síntesis de proteínas en el citoplasma de la célula. Así como una mesa de trabajo sirve para construir muchos objetos diferentes, cualquier ribosoma puede usarse para sintetizar cualquiera de los millares de proteínas que hace una célula. En el microscopio electrónico, los ribosomas se ven como gránulos



▲ **FIGURA 4-10 Ribosomas** Los ribosomas de esta imagen de MEB (derecha) están unidas a una molécula de ARN mensajero y forman un polirribosoma. Los ribosomas sintetizan una proteína, indicado por la cadena de aminoácidos.

oscuros ya sea sueltos, impregnando las membranas de la envoltura nuclear y el retículo endoplasmático (FIGURA 4-11), o como polirribosomas ("muchos ribosomas") agrupados en las cadenas de ARNm (*véase* la figura 4-10).

Estudio de caso continuación

Refacciones para el organismo humano

Reemplazar las células de piel destruidas por una quemadura requiere una enorme proliferación de células nuevas generadas por las que rodean la parte quemada. En la división celular se reparten los cromosomas del núcleo de la célula madre, que contienen el ADN, entre las células hijas. Cuando cada célula se prepara para dividirse, crece, forma nuevos organelos y otros componentes necesarios para sus descendientes. Este crecimiento depende del ADN del núcleo, que proporciona un plano para la formación de proteínas, incluyendo las enzimas que favorecen la síntesis de otras moléculas biológicas. Dentro del nucleolo del núcleo, el ADN dirige la síntesis de los ribosomas, que sirven como "mesas de trabajo" citoplásmicas, para la síntesis de proteínas. Por su función crucial en la producción de células nuevas, el núcleo ayuda a sanar a las víctimas de quemaduras.

El citoplasma de los eucariontes contiene un elaborado sistema de membranas

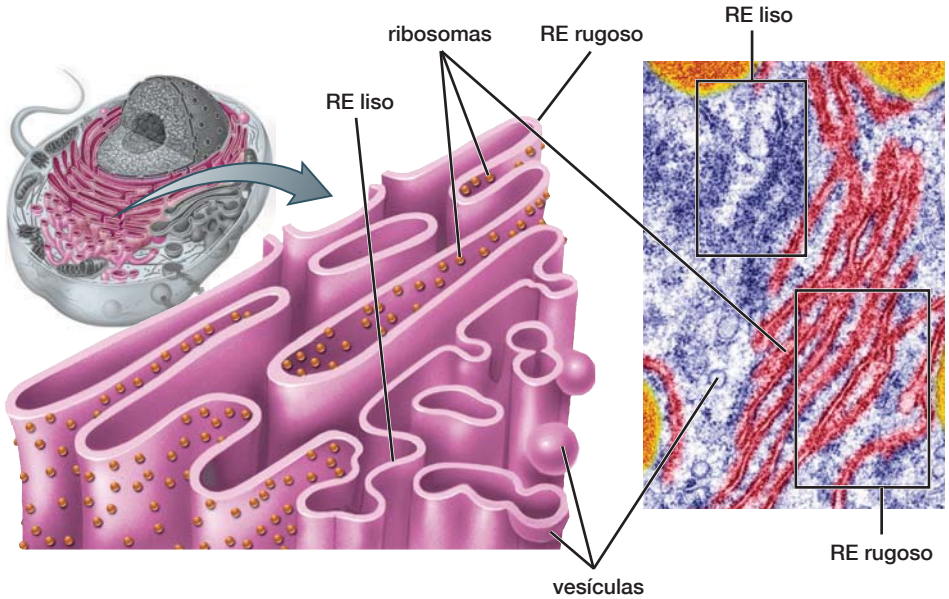
Todas las células eucariontes tienen un elaborado sistema de membranas que engloban la célula y crean compartimentos internos en el citoplasma. Imagina una fábrica grande con muchas salas y edificios separados. Cada sala aloja maquinaria especializada y algunas están conectadas para que un producto complicado se elabore en etapas. Algunos productos deben pasar a otros edificios antes de terminarlos. La fábrica debe importar materias primas, pero hace y repara su maquinaria y exporta algunos de sus productos.

De manera equiparable, regiones especializadas del citoplasma, delimitadas por membranas, separan diversas reacciones bioquímicas y procesan tipos diferentes de moléculas de ciertas maneras. La cualidad fluida de las membranas les permite fusionarse unas con otras, de modo que los compartimentos internos pueden conectarse, intercambiar partes de membrana y transferir el contenido a otros compartimentos para distintos tipos de procesamiento. Sacos llamados **vesículas** trasladan membranas y contenidos especiales entre distintas regiones del sistema. Las vesículas también pueden fusionarse con la membrana plasmática y exportar así su contenido de la célula. ¿Cómo saben las vesículas a dónde ir en el complejo sistema de membranas? Los investigadores han descubierto que ciertas proteínas insertadas en las membranas fungen como "etiquetas postales" que especifican la dirección a la que se envía un saco y su contenido.

El sistema de membranas de la célula comprende: la membrana plasmática, membrana nuclear, retículo endoplasmático, aparato de Golgi, lisosomas, vesículas y vacuolas, que se explorarán en secciones posteriores.

El retículo endoplasmático forma canales envueltos en membranas dentro del citoplasma

El **retículo endoplasmático (RE)** consiste en una serie de membranas interconectadas que forman un laberinto de sacos aplanados y canales dentro del citoplasma (*retículo* significa "red" y *endoplasmático*, dentro del citoplasma; *véase* la figura 4-11). La membrana del retículo endoplasmático compone hasta 50% de las membranas de la célula. Entre sus muchas funciones está servir como centro para la síntesis de proteínas de membrana y fosfolípidos. Esto es importante porque la membrana del retículo endoplasmático se fusiona y transporta constantemente al aparato de Golgi, lisomas y la membrana plasmática. Las células eucariontes tienen dos formas de retículo endoplasmático: rugoso y liso. Algunas partes del retículo endoplasmático rugoso continúan en la membrana nuclear así como parte del retículo endoplasmático liso continúa en el rugoso (*véase* la figura 4-3).



(a) El retículo endoplasmático puede ser rugoso o liso (b) RE liso y rugoso

◀ FIGURA 4-11 **Retículo endoplasmático** **(a)** En algunas células, se piensa que el retículo endoplasmático rugoso y el liso están unidos, como se observa en la ilustración. En otras, el retículo endoplasmático liso puede estar separado. Los ribosomas (puntos anaranjados) cubren el lado que da al citoplasma de la membrana del retículo endoplasmático rugoso. **(b)** Imagen de MET del retículo endoplasmático liso y rugoso con vesículas.

Retículo endoplasmático liso. No tiene ribosomas y está especializado en diferentes actividades según la célula en que se encuentre. En algunas células el retículo endoplasmático liso elabora grandes cantidades de lípidos, como hormonas esteroideas hechas de colesterol. Por ejemplo, las hormonas sexuales son producidas por el retículo endoplasmático liso en los órganos reproductivos de los mamíferos. El retículo endoplasmático liso abunda también en las células del hígado, donde contiene enzimas que desintoxican productos nocivos como el alcohol y subproductos del metabolismo, como el amoniaco. Otras enzimas del retículo endoplasmático liso del hígado degradan el glucógeno (un carbohidrato que se almacena en el hígado) en moléculas de glucosa que proporcionan energía. El retículo endoplasmático liso almacena calcio en todas las células, pero en los músculos esqueléticos es más grande y se especializa en almacenar las grandes cantidades de calcio que se requieren para las contracciones musculares.

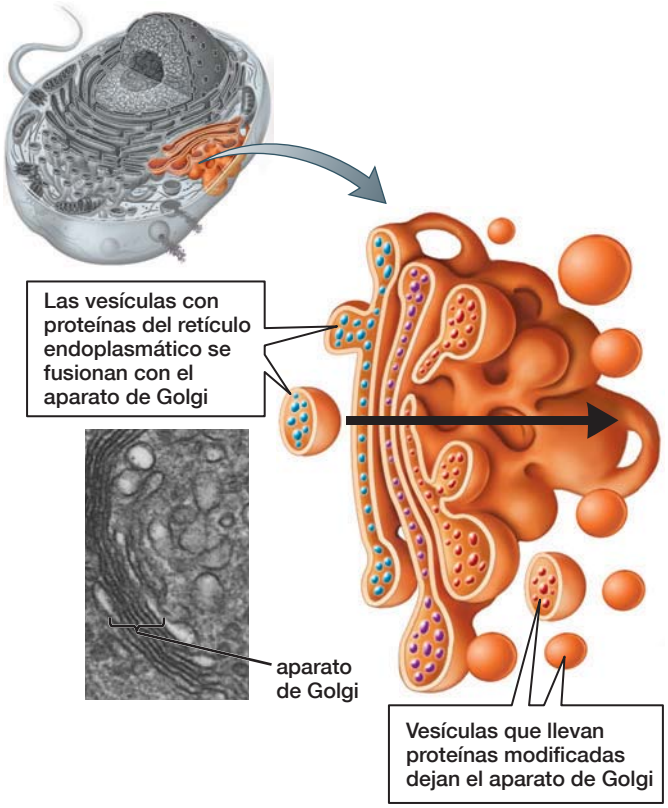
Retículo endoplasmático rugoso. Los ribosomas del retículo endoplasmático rugoso son centros de síntesis de proteínas. Por ejemplo, las diversas proteínas insertadas en las membranas celulares se elaboran ahí. Los ribosomas del retículo endoplasmático rugoso son también centros de elaboración de proteínas como las enzimas digestivas y las hormonas (por ejemplo, la insulina) que ciertas células exportan. Cuando se sintetizan estas proteínas, se pasan a través de la membrana del retículo endoplasmático al compartimento interior. Las proteínas sintetizadas para secreción externa o para usarse en otra parte del interior de la célula se mueven por los canales del retículo endoplasmático, donde son químicamente modificadas y dobladas en sus estructuras tridimensionales correctas. Al cabo de un tiempo, las proteínas se acumulan en las bolsas de la membrana que surgen como vesículas que transportan su carga de proteínas al aparato de Golgi.

El aparato de Golgi clasifica, altera químicamente y empaca moléculas importantes

El **aparato de Golgi**, llamado así por el médico y biólogo celular italiano Camillo Golgi, quien lo descubrió a finales del siglo XIX, es un conjunto especializado de membranas derivadas del retículo endoplasmático. Tiene el aspecto de una pila de sacos aplanados e interconectados (**FIGURA 4-12**). La función principal del aparato de Golgi es modificar, clasificar y empacar proteínas producidas por el retículo endoplasmático rugoso. Los compartimentos del aparato de Golgi funcionan como las salas de terminado de una fábrica, donde se dan los toques finales a los productos antes de empacarlos y exportarlos. Las vesículas del retículo endoplasmático rugoso se fusionan con un lado del aparato de Golgi, incorporan sus membranas y vacían su contenido en los sacos de éste. En los compartimentos del aparato de Golgi, algunas de las proteínas sintetizadas en el retículo endoplasmático rugoso sufren nuevas modificaciones; por ejemplo, es posible que se agreguen carbohidratos para formar glucoproteínas. Algunas proteínas grandes se dividen en fragmentos más pequeños. Por último, del lado opuesto del aparato de Golgi brotan vesículas que se llevan los productos terminados para usar en la célula o expulsar al exterior.

El aparato de Golgi realiza las funciones siguientes:

- Modifica algunas moléculas; una función importante es agregar carbohidratos a proteínas para hacer glucoproteínas. También degrada algunas proteínas en péptidos más pequeños.

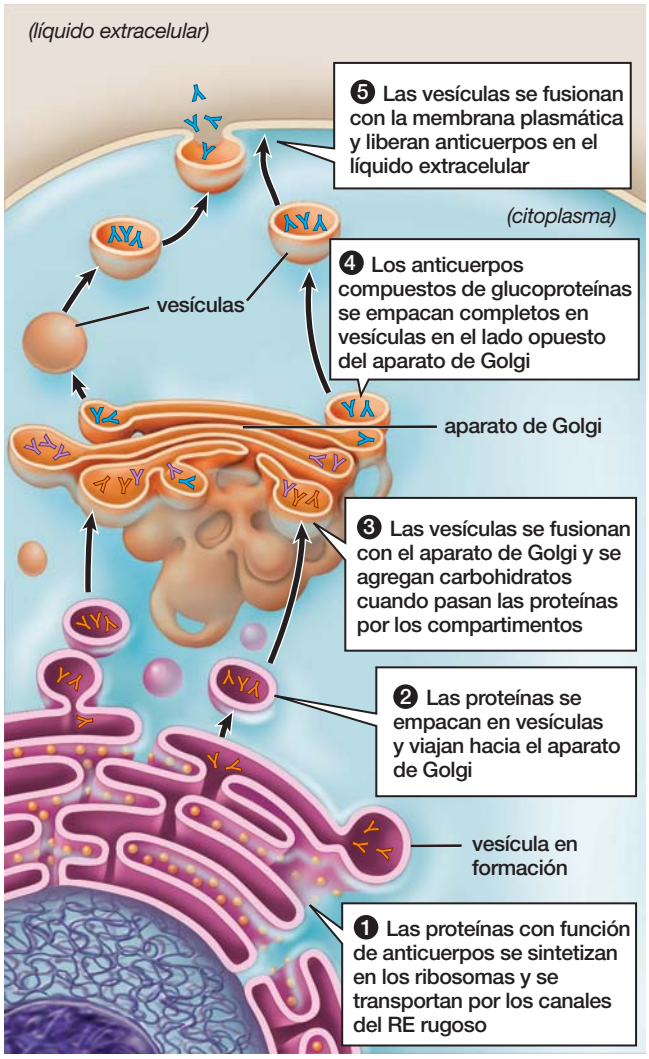

Las vesículas con proteínas del retículo endoplasmático se fusionan con el aparato de Golgi
aparato de Golgi
Vesículas que llevan proteínas modificadas dejan el aparato de Golgi

▲ **FIGURA 4-12 Aparato de Golgi** El aparato de Golgi es un apilamiento de sacos membranosos aplanados. Las vesículas transportan la membrana celular y el material que engloba del retículo endoplasmático al aparato de Golgi. La flecha muestra la dirección del movimiento de los materiales por el aparato de Golgi, donde son modificados y clasificados. Las vesículas brotan del lado opuesto el aparato de Golgi al retículo endoplasmático.

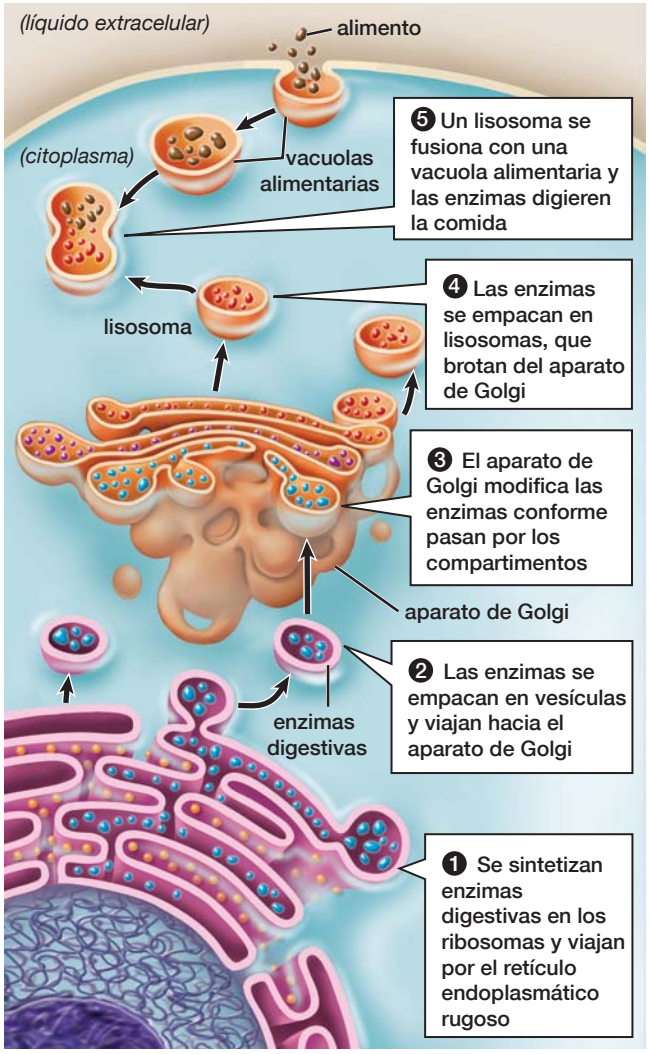
- Sintetiza algunos polisacáridos usados en las paredes de las células vegetales, como celulosa y pectina.
- Separa varias proteínas y lípidos recibidos del retículo endoplasmático según su destino. Por ejemplo, el aparato de Golgi separa las enzimas digestivas, destinadas a los lisosomas, del colesterol usado en la síntesis de la membrana y de las proteínas con función de hormonas que secretará la célula.
- Empaca las moléculas terminadas en vesículas que transporta a otras partes de la célula o a la membrana plasmática para exportarlas.

Las proteínas secretadas se modifican al pasar por la célula

Para entender cómo se coordinan algunos componentes del sistema de membranas, considera la manufactura y exportación de una proteína extremadamente importante llamada *anticuerpo* (**FIGURA 4-13**). Los anticuerpos son glucoproteínas producidas por leucocitos que se unen a invasores del exterior (como bacterias patógenas) y los destruyen. Las proteínas con función de anticuerpos se sintetizan en los ribosomas del retículo endoplasmático rugoso de los leucocitos y se empacan en las vesículas formadas en la membrana del retículo. Estas vesículas pasan al aparato de Golgi, donde se fusionan las membranas y se depositan en el interior las proteínas, a las que a continuación se unen carbohidratos. Las proteínas se vuelven a empacar en vesículas formadas con la membra-


(líquido extracelular)
5 Las vesículas se fusionan con la membrana plasmática y liberan anticuerpos en el líquido extracelular
(citoplasma)
4 Los anticuerpos compuestos de glucoproteínas se empacan completos en vesículas en el lado opuesto del aparato de Golgi
vesículas
aparato de Golgi
3 Las vesículas se fusionan con el aparato de Golgi y se agregan carbohidratos cuando pasan las proteínas por los compartimentos
2 Las proteínas se empacan en vesículas y viajan hacia el aparato de Golgi
vesícula en formación
1 Las proteínas con función de anticuerpos se sintetizan en los ribosomas y se transportan por los canales del RE rugoso

▲ **FIGURA 4-13 Se elabora y exporta una proteína** Aquí ilustramos la formación de una proteína con función de anticuerpo, como ejemplo del proceso.


(líquido extracelular)
alimento
(citoplasma)
vacuolas alimentarias
5 Un lisosoma se fusiona con una vacuola alimentaria y las enzimas digieren la comida
lisosoma
4 Las enzimas se empacan en lisosomas, que brotan del aparato de Golgi
3 El aparato de Golgi modifica las enzimas conforme pasan por los compartimentos
aparato de Golgi
2 Las enzimas se empacan en vesículas y viajan hacia el aparato de Golgi
enzimas digestivas
1 Se sintetizan enzimas digestivas en los ribosomas y viajan por el retículo endoplasmático rugoso

▲ **FIGURA 4-14 Formación y función de lisosomas y vacuolas alimentarias**

PREGUNTA ¿Por qué es ventajoso para todas las membranas de la célula tener una composición básicamente igual?

na adquirida por el aparato de Golgi. La vesícula que contiene el anticuerpo completo viaja a la membrana plasmática y se fusiona con ella, para expulsar el anticuerpo de la célula hacia el torrente sanguíneo y defienda así, al organismo de infecciones.

Los lisosomas son el aparato digestivo de la célula

Algunas de las proteínas elaboradas en el retículo endoplasmático y enviadas al aparato de Golgi son enzimas digestivas celulares que degradan proteínas, lípidos y carbohidratos en sus unidades. En el aparato de Golgi, estas enzimas se empacan en vesículas de membrana llamadas **lisosomas** (FIGURA 4-14). Una función importante de los lisosomas es digerir las partículas alimenticias, que van de proteínas sueltas a microorganismos completos.

Como se verá en el capítulo 5, muchas células "comen" por fagocitosis, es decir, engloban partículas del exterior de la célula mediante extensiones de la membrana plasmática. A continuación, esta membrana con el alimento encerrado perfora dentro del citoplasma y forma una **vacuola alimentaria.** Los lisosomas reconocen estas vacuolas alimentarias y se fusionan con ellas. El contenido de las dos vacuolas se mezcla y las enzimas del lisosoma degradan los alimentos en moléculas pequeñas, como aminoácidos, monosacáridos y ácidos grasos que pueden usarse en la célula. Los lisosomas también digieren organelos gastados o defectuosos, que se engloban en vesículas de la membrana del retículo endoplasmático, las cuales se fusionan con los lisosomas para exponer dichos organelos a enzimas digestivas que los degraden en sus moléculas básicas. Estas moléculas se liberan en el citoplasma, donde pueden volver a usarse en los procesos metabólicos.

La membrana se intercambia en toda la célula

En toda la célula, la membrana es continuamente intercambiada entre la envoltura nuclear, el retículo endoplasmático rugoso y liso, el aparato de Golgi, los lisosomas, las vacuolas alimentarias y la membrana plasmática. Revisa las figuras 4-13 y 4-14 para que te hagas una idea de cómo están interconectadas las membranas. Por ejemplo, el retículo endoplasmático rugoso sintetiza los fosfolípidos y proteínas que componen la membrana plasmática y produce parte de esta membrana en forma de vesículas, las cuales luego se fusionan con las membranas del aparato de

Golgi. Parte de la membrana del retículo endoplasmático que se fusiona con el aparato de Golgi lleva "etiquetas postales" de proteínas que las dirigen de vuelta al retículo endoplasmático, con lo que restituye a su membrana proteínas esenciales (como ciertas enzimas). Otras partes de la membrana del retículo endoplasmático son modificadas por el aparato de Golgi; por ejemplo, podría agregar carbohidratos para hacer glucoproteínas de membrana. Al final, la membrana sale del aparato de Golgi en forma de vesícula que se fusiona con la membrana plasmática para resurtirla o agrandarla.

Las vacuolas cumplen muchas funciones, incluyendo la regulación del agua, sostén y almacenamiento

Casi todas las células contienen una o más **vacuolas** (sacos de membrana celular llenos con líquido que contiene varias moléculas). Algunas, como las vacuolas alimentarias que se forman durante la fagocitosis (*véase* la figura 4-14), son temporales. Sin embargo, muchas células contienen vacuolas permanentes que tienen funciones importantes en el mantenimiento de la integridad de las células, principalmente porque regulan el contenido de agua de éstas.

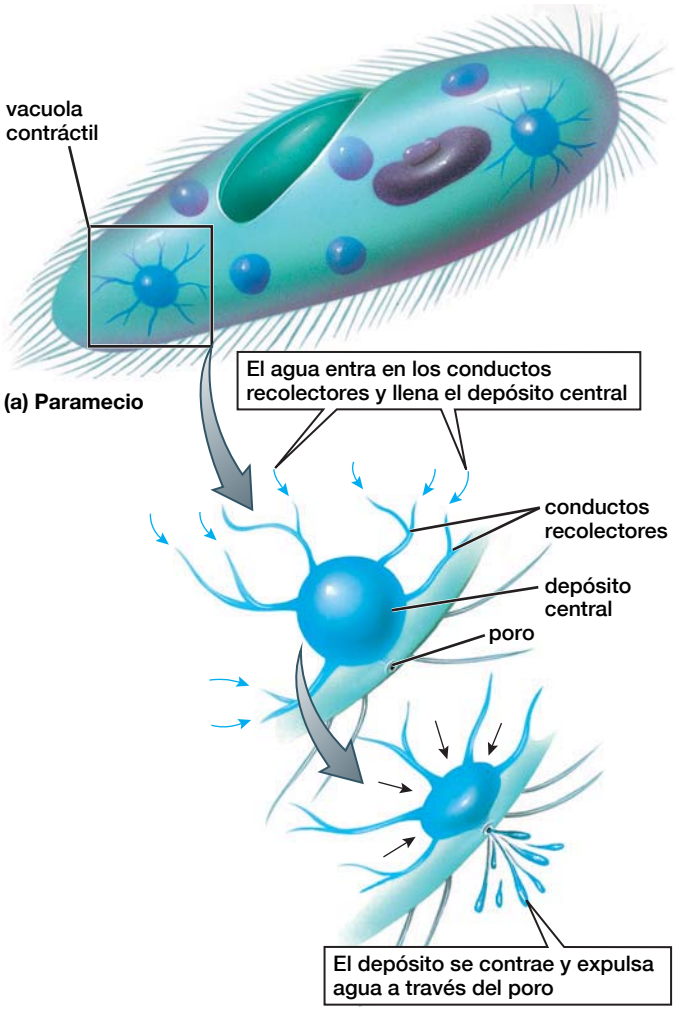
Los organismos de agua dulce tienen vacuolas contráctiles

Los protistas de agua dulce, como *Paramecium*, constan de una sola célula eucarionte. Muchos de estos organismos poseen **vacuolas contráctiles** compuestas de conductos recolectores, un depósito central y un conducto que desemboca en un poro sobre la membrana plasmática (FIGURA 4-15). Estas células complejas viven en agua dulce, que constantemente se filtra por su membrana plasmática (en el capítulo 5 explicamos ese mecanismo, llamado *ósmosis*). La entrada de agua reventaría al frágil organismo si no tuviera un medio para excretarla. La energía de la célula se usa para bombear sales del citoplasma del protista a los conductos recolectores. El agua pasa por ósmosis y llega al depósito central. Cuando este depósito se llena, se contrae y expulsa el agua por un poro en la membrana plasmática.

Las células vegetales tienen vacuolas centrales

Tres cuartas partes o más del volumen de muchas células vegetales están ocupadas por una gran **vacuola central** (*véase* la figura 4-4) que cumple diversas funciones. La vacuola central está llena básicamente de agua y participa en el equilibrio hídrico de la célula. También es un "vertedero" para los desechos peligrosos que la célula no puede excretar. Algunas células vegetales almacenan venenos en las vacuolas, como el ácido sulfúrico; estos venenos disuaden a los animales de morder las suculentas hojas.

Las vacuolas también pueden guardar carbohidratos y aminoácidos que la célula no necesite inmediatamente. Los pigmentos azules o morados almacenados en las vacuolas centrales son la causa de los colores de muchas flores. Como se verá en el capítulo 5, las sustancias disueltas atraen agua a la vacuola. Dentro de la vacuola, la presión del agua (turgencia) empuja al citosol (la parte fluida del citoplasma) contra la pared celular ejerciendo una fuerza considerable. Las paredes son algo flexibles, así que la forma general y la rigidez de la célula dependen de la turgencia del interior. Así, la turgencia sostiene las partes no leñosas de las plantas (*véase* en la figura 5-10 lo que sucede cuando no se riegan las plantas de la casa).


vacuola contráctil
(a) Paramecio
El agua entra en los conductos recolectores y llena el depósito central
conductos recolectores
depósito central
poro
El depósito se contrae y expulsa agua a través del poro
(b) Vacuola contráctil

▲ FIGURA 4-15 **Vacuolas contráctiles** Muchos protistas de agua dulce contienen vacuolas contráctiles. **(a)** El protista unicelular *Paramecium* vive en estanques y lagos de agua dulce. **(b)** Acercamiento de una vacuola contráctil, se observa su estructura y actividad cuando capta y expulsa agua.

La mitocondria extrae energía de las moléculas de los alimentos y los cloroplastos captan energía solar

Toda célula requiere un suministro continuo de energía para elaborar moléculas y estructuras complejas, para adquirir nutrimentos del entorno y expulsar desechos, para moverse y reproducirse. Todas las células eucariontes tienen mitocondrias que captan la energía almacenada en la molécula de glucosa produciendo moléculas energéticas de ATP. Las células vegetales (y algunos protistas) también tienen cloroplastos, que pueden captar la energía solar directamente y almacenarla en moléculas de carbohidratos.

Casi todos los biólogos aceptan la hipótesis de que las mitocondrias y los cloroplastos evolucionaron de bacterias procariontes que se establecieron hace mucho dentro del citoplasma de otras células procariontes mediante *endosimbiosis* (literalmente, "vivir juntos en el interior"). En el capítulo 17 se estudia la **hipótesis endosimbiótica** en la evolución de mitocondrias y

cloroplastos. Las mitocondrias y los cloroplastos se parecen entre sí y a las células procariontes en varios aspectos. Ambos tienen el tamaño aproximado de algunas procariontes (una a dos micras de diámetro). Los dos están rodeados por una membrana doble: la membrana exterior podría venir de la célula huésped original, y la interior, de la célula simbiótica. Los dos tienen conjuntos de enzimas que sintetizan el ATP, como habría sido necesario para una célula independiente. Por último, los dos poseen ADN y ribosomas que se parecen más al ADN y los ribosomas de células procariontes que a los de eucariontes.

Las mitocondrias producen ATP con la energía almacenada en las moléculas de comida

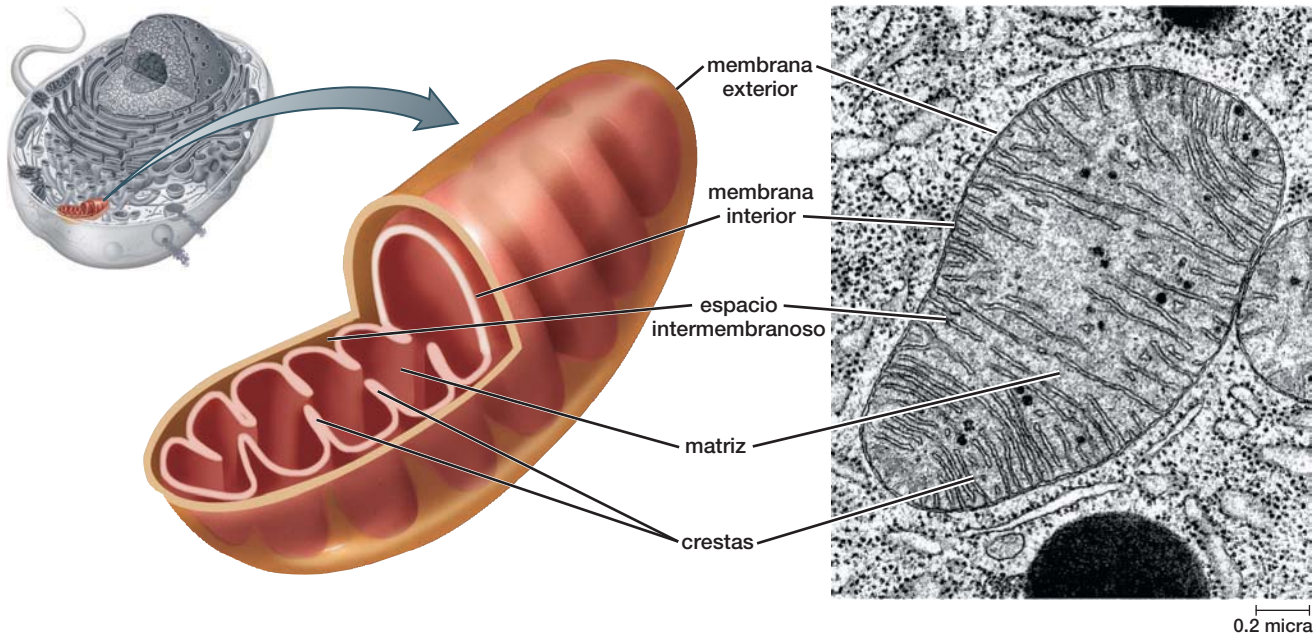
Todas las células eucariontes contienen **mitocondrias**, que a veces se describen como el "cuarto de máquinas" de la célula, dado que extraen energía de las moléculas alimentarias y la almacenan en los enlaces energéticos del ATP. Como se verá en el capítulo 8, de una molécula alimentaria se toman diferentes cantidades de energía, según cómo se degrade. La degradación de las moléculas alimentarias comienza con las enzimas del citosol y no consume oxígeno. Esta degradación **anaeróbica** ("sin oxígeno") no convierte mucha energía de los alimentos en energía del ATP. Las mitocondrias permiten a la célula eucarionte usar oxígeno para degradar aún más las moléculas energéticas. Estas reacciones **aeróbicas** ("con oxígeno") generan energía con mucha mayor eficacia, aproximadamente 16 veces más ATP se produce por metabolismo aeróbico en las mitocondrias que por metabolismo anaeróbico en el citosol. No es de sorprender que las células de más actividad metabólica, como las musculares, tengan numerosas mitocondrias y que éstas sean menos abundantes en las células menos activas, como las de cartílagos.

Las mitocondrias poseen un par de membranas (FIGURA 4-16). La membrana externa es lisa, mientras que la interna forma pliegues profundos llamados *crestas*. Las membranas de la mitocondria contienen dos espacios llenos de líquido: el espacio intermembranoso entre las membranas externa e interna y la matriz, y el compartimento interior, dentro de la membrana interna. Algunas de las reacciones de degradación de moléculas energéticas ocurren en el líquido de la matriz que está en la membrana interna. El resto se realiza por medio de una serie de enzimas unidas a la membrana de las crestas en el espacio intermembranoso. En el capítulo 8 se describe detalladamente la función de la mitocondria en la producción de energía.

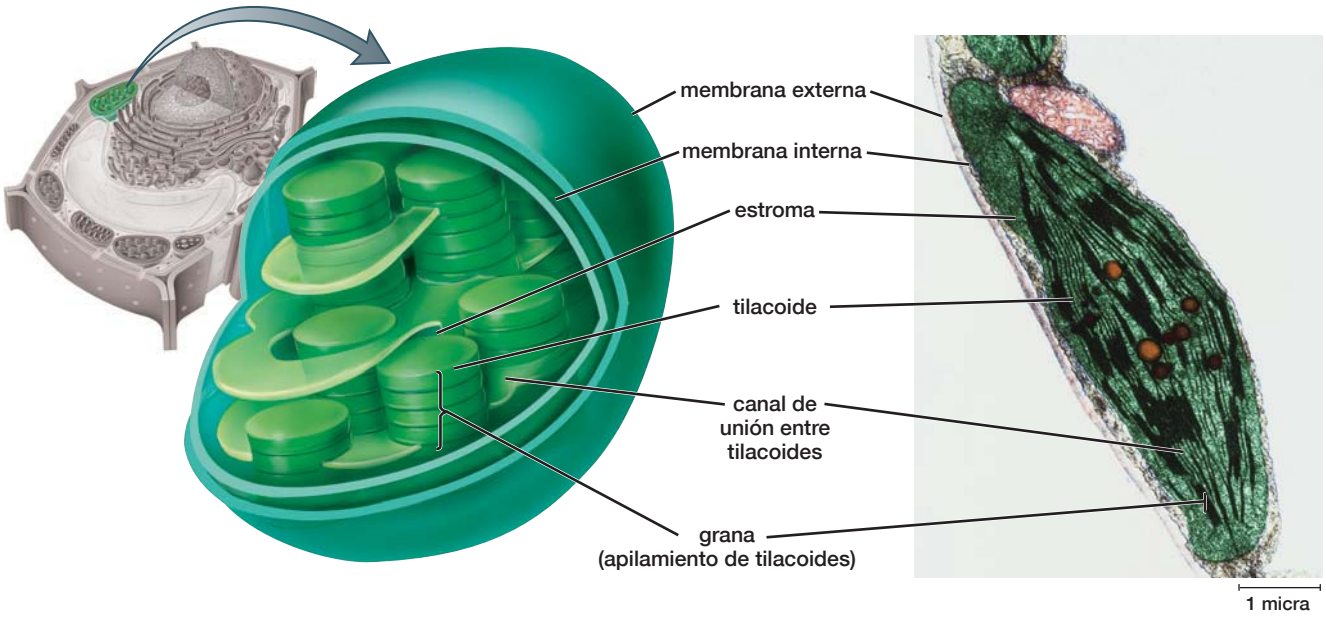
Los cloroplastos son el centro de la fotosíntesis

La fotosíntesis, que capta energía solar y aporta la energía para impulsar la vida en la Tierra, ocurre en los cloroplastos de células eucariontes (y en las membranas de células procariontes que se verán más adelante). Los **cloroplastos** (FIGURA 4-17) son organelos especializados rodeados por una membrana doble. La membrana interna del cloroplasto contiene un fluido llamado estroma. En el estroma se encuentran grupos interconectados de sacos huecos membranosos llamados *tilacoides* y un apilamiento de sacos llamados *grana*.

La membrana de los tilacoides contiene la molécula del pigmento verde **clorofila,** que da a las plantas su color verde, así como otras moléculas de pigmentos. En la fotosíntesis, la clorofila capta energía del Sol y la transfiere a otras moléculas en las membranas de los tilacoides. Estas moléculas transfieren la energía al ATP y a otros transportadores. Los transportadores de energía se difunden por el estroma, donde esta energía se usa para impulsar la síntesis de glucosa a partir de dióxido de carbono y agua.



▲ **FIGURA 4-16 La mitocondria** La mitocondria contiene dos membranas que delimitan dos compartimentos fluidos: el espacio intermembranoso y la matriz dentro de la membrana interna. La membrana externa es lisa, pero la interna forma pliegues profundos llamados *crestas*. Estas estructuras se perciben en la imagen de MET de la derecha.



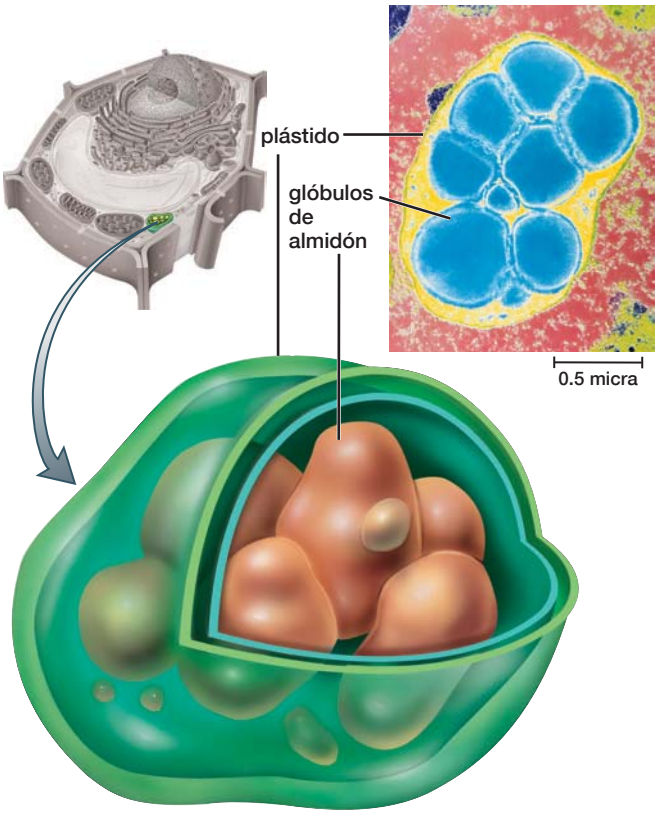
▲ **FIGURA 4-17 El cloroplasto** Los cloroplastos están rodeados por una doble membrana. El estroma que es fluido está envuelto por la membrana interna; dentro del estroma hay apilamientos de sacos de tilacoides llamados *grana*. La clorofila está insertada en las membranas de los tilacoides.

Las plantas tienen plástidos para almacenamiento

Los cloroplastos son **plástidos**, organelos que se encuentran únicamente en las plantas y los protistas fotosintéticos (FIGURA 4-18). Las plantas y los protistas fotosintéticos usan tipos de plástidos que no son cloroplastos como depósitos de diversas moléculas, incluyendo los pigmentos que dan a las frutas maduras sus colores amarillo, anaranjado y rojo. En las plantas que crecen año con año, los plástidos almacenan productos fotosintéticos del verano para usar en invierno y primavera. Casi todas las plantas convierten en almidón la glucosa que se produce en la fotosíntesis. Por ejemplo, la papa está compuesta casi completamente de células con plástidos llenos de almidón (*véase* la figura 4-18).

BioFlix™ Tour of an Animal Cell (disponible en inglés)

BioFlix™ Tour of a Plant Cell (disponible en inglés)

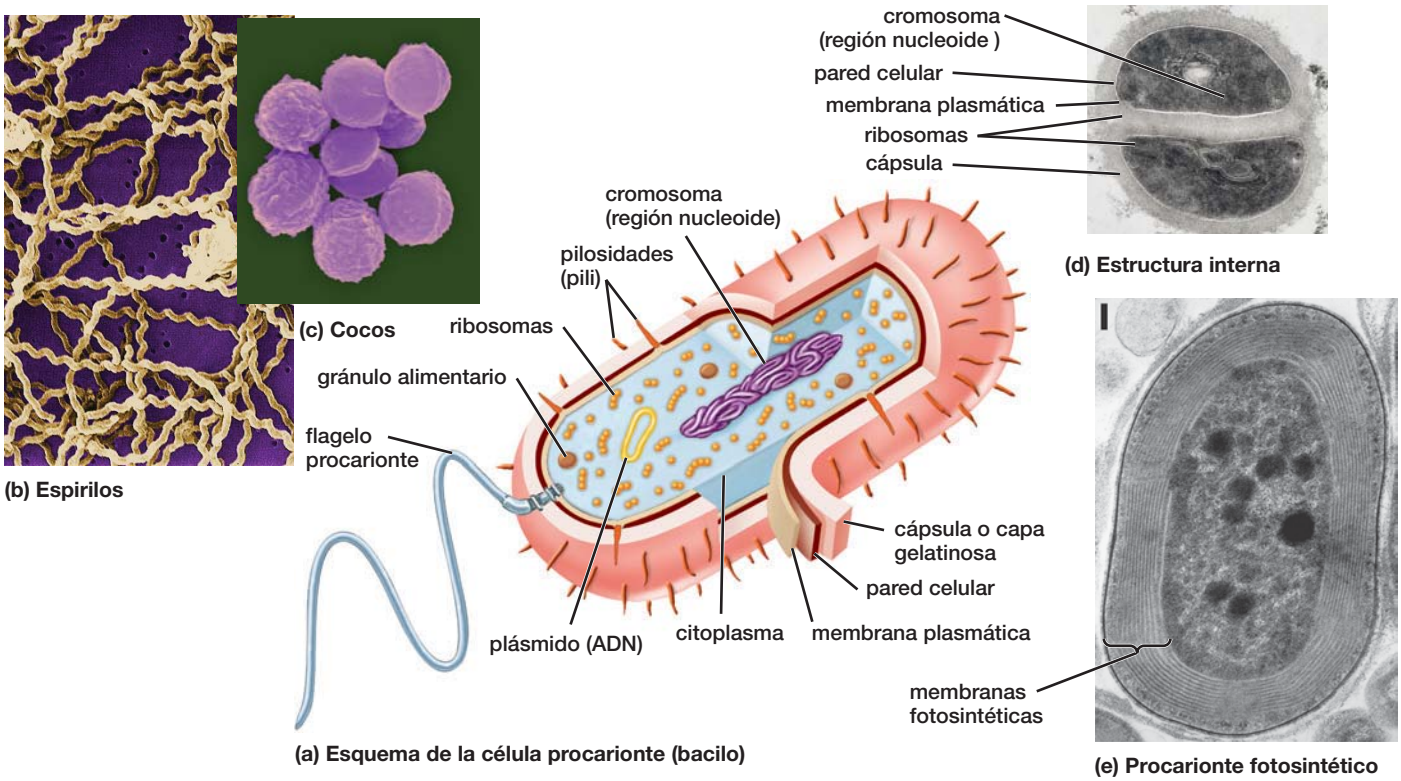


▲ **FIGURA 4-18 El plástido** Los plástidos que se encuentran en las células de plantas y protistas fotosintéticos, están rodeados por una doble membrana externa. Los cloroplastos son los más conocidos; otros tipos guardan diferentes materiales, como el almidón que llena estos plástidos en las células de las papas, que se ve a la derecha en una imagen de MET.

4.4 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LAS CÉLULAS PROCARIONTES?

Las células procariontes son pequeñas y poseen elementos superficiales especializados

La mayoría de las células procariontes son pequeñas, de menos de cinco micras de diámetro (casi todas las células eucariontes miden de 10 a 100 micras de diámetro) y su estructura interna es simple en comparación con las células eucariontes (FIGURA 4-19; *comparar* las figuras 4-3 y 4-4). En general, las células procariontes están rodeadas por una pared celular rígida que las protege y les da su forma característica. Casi todas las procarion-



▲ **FIGURA 4-19 Las células procariontes son más simples que las eucariontes** Las procariontes asumen una variedad de formas, incluyendo **(a)** bacilos (en forma de bastón), **(b)** espirilos (en forma de espiral) y **(c)** cocos (esféricos). Las estructuras internas se revelan en las imágenes de MET de **(d)** y **(e)**. Algunas bacterias fotosintéticas tienen membranas internas en las que ocurre la fotosíntesis, como se muestra en **(e)**.

tes toman la forma de bacilos, es decir, bastones (**FIGURA 4-19a**); espirilos, en espiral (**FIGURA 4-19b**), o cocos, en esfera (**FIGURA 4-19c**). Varios tipos de antibióticos, incluyendo la penicilina, combaten las infecciones bacterianas interfiriendo con la síntesis de la pared celular, lo que produce la ruptura de la bacteria. Aunque ninguna célula procarionte posee cilios, algunas bacterias y arqueas se impulsan por flagelos de estructura diferente que los flagelos eucariontes.

Las bacterias que infectan otros organismos, como los que causan las caries, diarrea, neumonía o infecciones de vías urinarias, poseen elementos superficiales con los que se adhieren a tejidos particulares de su huésped, como la superficie de un diente o el revestimiento del intestino delgado, pulmones o vejiga. Estos elementos incluyen cápsulas y capas gelatinosas, revestimientos de polisacáridos que algunas bacterias secretan de su pared celular. Cuando Anton van Leeuwenhoek observó con su sencillo microscopio el material rascado de sus dientes, encontró muchas bacterias que se pegan con capas gelatinosas (*véase* el apartado "Enlaces con la vida diaria: Huéspedes indeseados", en la página 74). Las cápsulas y capas gelatinosas sirven también para que ciertas células procariontes no se sequen. Las pilosidades (pili, literalmente "cabello") son proteínas superficiales que sobresalen por las paredes de una célula procarionte (*véase* la figura 4-19a). Algunos tipos de bacterias forman pilosidades sexuales, túbulos de proteína huecos con los que intercambian material genético (ADN) con otra bacteria. En el capítulo 19 se exponen e ilustran con más detalle los elementos de las células procariontes.

Las células procariontes tienen menos estructuras especializadas en su citoplasma

El citoplasma de la mayoría de las células procariontes tiene una apariencia homogénea al compararse con las células eucariontes. En la región central de la célula se encuentra una zona llamada **nucleoide** (*véase* la figura 4-19a). Dentro del nucleoide, células procariontes tienen un cromosoma circular único que consta de dos largas cadenas enrolladas de ADN que lleva la información genética esencial. El nucleoide no está separado del citoplasma por una membrana, así que no es el núcleo verdadero que se ve en las eucariontes. Casi todas las células procariontes contienen también pequeños anillos de ADN llamados *plásmidos*, que se localizan fuera del nucleoide. Los plásmidos llevan los genes que confieren a una célula sus propiedades especiales; por ejemplo, algunas bacterias patógenas tienen plásmidos que les permiten desactivar los anticuerpos, por lo que resulta mucho más difícil eliminarlas.

Las células procariontes carecen de núcleo y otros organelos encerrados en membranas (como cloroplastos, mitocondrias, retículo endoplasmático, aparato de Golgi y otros componentes

Enlaces *con la vida diaria*

Huéspedes indeseados

A finales del siglo XVII, el microscopista Anton van Leeuwenhoek extrajo material de entre los dientes y lo vio a través del microscopio que había construido él mismo. Para su consternación, vio millones de células que llamó "animáculos (animalúnculo)", organismos unicelulares que ahora se conocen como bacterias. Azorado por la presencia de estas formas de vida en su boca, trató de eliminarlas con vinagre y café caliente, sin mucho éxito. El entorno tibio y húmedo de la boca humana, particularmente en las grietas de los dientes y encías, es un hábitat ideal para una variedad de bacterias. Algunas producen capas gelatinosas con las que estos microbios y otros se adhieren a los dientes. Todas se dividen repetidamente para formar una colonia de descendientes. Las gruesas capas gelatinosas de las bacterias, y glucoproteínas de la saliva forman la sustancia blanca, llamada *placa*, que Leeuwenhoek tomó de sus dientes. Los carbohidratos de las comidas y bebidas nutren a las bacterias, que degradan la glucosa en ácido láctico. Los ácidos dañan el esmalte de los dientes y producen grietas diminutas en las que se multiplican aún más las bacterias y, al cabo, producen una caries. Por tanto, aunque Leeuwenhoek no sabía por qué, ¡tenía razón en sentirse preocupado por los "animáculos" de su boca!

del sistema de membranas), que poseen las células eucariontes. Sin embargo, algunas procariontes usan, de hecho, membranas para organizar las enzimas con las que se producen ciertas reacciones bioquímicas. Estas enzimas se encuentran sobre la membrana en una secuencia particular, para inducir las reacciones en determinado orden. Por ejemplo, las bacterias fotosintéticas poseen membranas internas en las que proteínas que captan la luz y enzimas que catalizan la síntesis de moléculas energéticas están colocadas en un orden específico (**FIGURA 4-19e**). En las células procariontes, las reacciones que captan energía de la degradación de los carbohidratos son catalizadas por enzimas que pueden estar ancladas en el interior de la membrana plasmática o flotando libremente en el citoplasma.

El citoplasma bacteriano contiene ribosomas (*véase* la figura 4-19a). Aunque su función es semejante al de los ribosomas eucariontes, los bacterianos son más pequeños y contienen diferentes proteínas. Estos ribosomas se parecen a los que se encuentran en las mitocondrias y cloroplastos eucariontes, lo que aporta credibilidad a la hipótesis endosimbiótica que se expuso anteriormente. El citoplasma de las procariontes también contiene muchos gránulos alimentarios que guardan moléculas energéticas, como el glucógeno, pero no están englobados por membranas.

En este punto conviene que repases en la tabla 4-1 las diferencias entre células eucariontes y procariontes. Mientras las comparas, reflexiona en la hipótesis endosimbiótica. Se analizará este concepto en el capítulo 17.

Estudio de caso otro vistazo

Refacciones para el organismo humano

La bioingeniería de tejidos y órganos como la piel requieren el esfuerzo coordinado de bioquímicos, ingenieros biomédicos, biólogos celulares y médicos.

En laboratorios de todo el mundo, equipos de científicos trabajan por cultivar no sólo piel, sino también huesos, cartílago, válvulas cardiacas, vejigas y tejido de mamas en moldes de plástico. Por ejemplo, para sanar huesos rotos, equipos de investigadores trabajan en el desarrollo de plásticos biodegradables en los que incorporan factores de crecimiento de proteínas. Estos factores de crecimiento estimularían a las células óseas cercanas y diminutos vasos sanguíneos para que invadan el plástico al descomponerlo, hasta que lo reemplazan con el propio hueso.

Los investigadores siguen perfeccionando las técnicas de cultivo de tejidos para crear mejores materiales de soporte con la meta de duplicar órganos enteros. Recientemente se crearon vejigas artificiales con células musculares y del revestimiento de la vejiga de pacientes con disfunción de este órgano (**FIGURA 4-20**). Las células se plantan en un molde con forma de vejiga compuesto de colágeno, se incuban unas siete semanas y se trasplantan al paciente. Las vejigas diseñadas por el doctor

▲ **FIGURA 4-20 Vejiga artificial cultivada en un laboratorio**

Anthony Atala, un cirujano de la Universidad Wake Forest, han funcionado bien en siete pacientes que las recibieron. Una compañía de biotecnología ha culminado estudios en animales

y espera probar las vejigas en seres humanos, con la meta de comercializar la "nueva vejiga" de bioingeniería.

Un nuevo adelanto de la ingeniería de tejidos es la "bioimpresión". Por medio de un instrumento especial (pariente distante de la conocida impresora láser), Gabor Forgacs, un biofísico de la Universidad de Missuouri-Columbia, espera producir órganos de bioingeniería sin moldes. Su "impresora" lanza esferas de menos de 0.5 micras de diámetro y que contienen de 10 mil a 40 mil células, en un gel dentro del cual las células migran e interactúan unas con otras. La técnica de la bioimpresión se vale de la capacidad natural de las células para comunicarse unas con otras mediante señales fisicoquímicas y para organizarse en unidades funcionales. En una prueba anterior, el científico imprimió en un plato células de músculo cardiaco de pollo. Después de unas 90 horas, las células se habían reunido, estaban en comunicación unas con otras y se contraían al unísono, como un corazón que late.

En la actualidad, Forgacs y sus equipo se dedican a imprimir vasos sanguíneos con esferas compuestas de los tres tipos de células que componen un vaso. Las esferas rodean un centro de colágeno que al final se retira para que fluya la sangre. Con el tiempo, los tres tipos de células se organizan espontáneamente alrededor del centro de colágeno, tal como ocurre en un vaso natural. La bioimpresión ofrece la posibilidad de crear algún día un órgano completo a partir de las células del propio paciente, y promete casi con certeza para el futuro cercano vasos sanguíneos de bioingeniería.

BioÉtica Considera esto

Forgacs anticipa uno de los primeros usos de esta técnica de impresión para la formación de tejidos a partir de células humanas en las cuales se ponen a prueba nuevos medicamentos. ¿Cuáles crees que sean las ventajas de este método en comparación con la prueba de fármacos en animales de laboratorio?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

4.1 ¿Qué es la teoría celular?

Los principios de la teoría celular son los siguientes: todo organismo vivo está hecho de una o más células. Los organismos vivos más pequeños son unicelulares, las células son las unidades funcionales de los organismos multicelulares y todas las células vienen de otras células.

4.2 ¿Cuáles son los atributos básicos de las células?

Las células son pequeñas porque deben intercambiar materiales con el entorno por difusión, un proceso lento que requiere que el interior de la célula nunca esté demasiado lejos de la membrana plasmática. Todas las células están rodeadas de una membrana plasmática que regula el intercambio de materiales entre la célula y el ambiente. Todas las células usan el ADN como plano genético y el ARN para dirigir la síntesis de proteínas a partir de este plano. Todas las células obtienen los materiales para elaborar las moléculas de la vida y la energía para realizar la síntesis del entorno biótico y abiótico. Hay dos tipos fundamentalmente diferentes de células: procariontes y eucariontes. Las células procariontes son pequeñas y carecen de organelos envueltos en membranas. Las células eucariontes tienen varios organelos, incluyendo un núcleo.

4.3 ¿Cuáles son las principales características de las células eucariontes?

Las células de algunos protistas, de hongos y de plantas, están rodeadas por paredes porosas fuera de la membrana plasmática. Todas las células eucariontes tienen un citoesqueleto interno de filamentos de proteínas. El citoesqueleto organiza y da forma a la célula, y además mueve y fija a los organelos. Algunas células eucariontes tienen cilios o flagelos, extensiones de la membrana plasmática que contienen microtúbulos en un orden característico. Estas estructuras hacen pasar los líquidos por las células o mueven las células por un entorno acuoso.

El material genético (ADN) se encuentra contenido en el núcleo, que está rodeado por la doble membrana de la envoltura nuclear. Los poros de esta envoltura regulan el movimiento de moléculas entre el núcleo y el citoplasma. El material genético se organiza en hebras llamadas *cromosomas*, que constan de ADN y proteínas. El nucleolo consta de proteínas y ARN ribosomal, así como de los genes que codifican la síntesis de los ribosomas. Estos últimos están compuestos de proteínas y ARN ribosomal y son el centro de la síntesis de proteínas.

El sistema de membranas de una célula comprende la membrana plasmática, retículo endoplasmático, aparato de Golgi, vacuolas y vesículas. El retículo endoplasmático forma una serie de compartimentos membranosos interconectados, y constituye un centro importante de síntesis de las membranas en la célula. El retículo endoplasmático liso, que carece de ribosomas, elabora lípidos como las hormonas esteroideas, metaboliza los fármacos y compuestos químicos y los desechos metabólicos, degrada el glucógeno en glucosa y almacena el calcio. El retículo endoplasmático rugoso, que lleva los ribosomas, elabora y modifica proteínas. El aparato de Golgi es un conjunto de sacos membranosos derivados del retículo endoplasmático. El aparato de Golgi procesa y modifica los materiales sintetizados en el retículo endoplasmático rugoso. Las sustancias modificadas en el aparato de Golgi se empacan en vesículas para transportarlas a otras partes de la célula. Los lisosomas son vesículas que contienen enzimas digestivas que digieren las partículas de alimento y organelos defectuosos.

Todas las células eucariontes contienen mitocondrias, organelos que consumen oxígeno para completar el metabolismo de las moléculas de alimentos captando buena parte de su energía como ATP. Las células de algunos protistas y de plantas contienen plástidos. Los plástidos de almacenamiento guardan pigmentos o almidón. Los cloroplastos son plástidos especializados que captan energía solar durante la fotosíntesis para que las células vegetales sinteticen glucosa y liberen oxígeno a partir de dióxido de carbono y agua. Es probable que mitocondrias y cloroplastos se hayan originado de bacterias.

Muchas células eucariontes contienen sacos llamados *vacuolas*, que están unidos por una única membrana y que almacenan alimentos o desechos, excretan agua o sostienen a la célula. Algunos protistas tienen vacuolas contráctiles que recolectan y expulsan agua. Las plantas tienen vacuolas centrales que sostienen a la célula al tiempo que guardan desechos y materiales tóxicos.

BioFlix™ Tour of an Animal Cell (disponible en inglés)

BioFlix™ Tour of a Plant Cell (disponible en inglés)

4.4 ¿Cuáles son las principales características de las células procariontes?

En general, las células procariontes son mucho más pequeñas que las eucariontes y tienen una estructura interna mucho más simple. Casi todas están rodeadas por una pared relativamente rígida. El citoplasma de las células procariontes carece de organelos envueltos en membranas (aunque algunas bacterias fotosintéticas tienen extensas membranas internas). En el nucleoide se encuentra una única cadena circular de ADN. En la tabla 4-1 se comparan las células procariontes con las eucariontes vegetales y animales.

Nota de estudio

Las figuras 4-3, 4-4 y 4-19 ilustran la estructura general de células animales, vegetales y procariontes. En la tabla 4-1 se anotan los principales organelos, su función y su presencia en animales, plantas y procariontes.

Términos clave

ácido desoxirribonucleico (ADN), *61*
ácido ribonucleico (ARN), *61*
aeróbico, *71*
anaeróbica, *71*
aparato de Golgi, *68*
arqueas, *62*
bacterias, *62*
centríolo, *64*
cilio, *64*
citoesqueleto, *63*
citoplasma, *60*
citosol, *60*
clorofila, *71*
cloroplasto, *71*
complejo del poro nuclear, *65*
cromatina, *65*
cromosoma, *65*
cuerpo basal, *64*
envoltura nuclear, *65*
eucarionte, *62*
filamento intermedio, *63*
flagelo, *64*
hipótesis endosimbiótica, *70*
lisoma, *69*
membrana plasmática, *56*
microfilamento, *63*
microtúbulo, *63*
mitocondria, *71*
núcleo, *65*
nucleoide, *73*
nucleolo, *66*
organelo, *63*
pared celular, *63*
plástido, *72*
procarionte, *62*
retículo endoplasmático (RE), *67*
ribosoma, *66*
teoría celular, *56*
vacuola, *70*
vacuola alimentaria, *69*
vacuola central, *70*
vacuola contráctil, *70*
vesícula, *67*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. ¿De cuáles dos tipos principales de moléculas está compuesta la membrana plasmática? _____ y _____. ¿Qué molécula realiza las siguientes funciones? Aislamiento del entorno: _____; interacciones con otras células: _____; movimiento de moléculas hidrofílicas por la membrana: _____.

2. El_____ se compone de una red de fibras de proteínas. Los tres tipos de fibras de proteínas son _____, _____ y _____. ¿Cuál de éstas lleva cilios? _____.

3. Después de cada descripción, anota el término apropiado: "Mesas de trabajo" de la célula: _____; tiene una forma rugosa y una lisa: _____; centro de producción de ribosomas: _____; apilamiento de sacos membranosos planos: _____; capa exterior de las células vegetales: _____; traslada los planos de producción de proteínas entre el núcleo y el citoplasma.

4. Las proteínas con función de anticuerpos se sintetizan en los ribosomas asociados con _____. Las proteínas con función de anticuerpos están dentro de sacos membranosos llamados _____ y son transportados a _____. Ahí, ¿qué tipo de molécula se agrega a la proteína? _____. Al completar el anticuerpo, se guarda en vesículas que se funden con la membrana _____.

5. Después de cada descripción, anota la estructura apropiada: "Cuarto de máquinas" de la célula: _____; capta energía solar: _____; estructura externa de las células vegetales: _____; región de las células procariontes que contienen ADN: _____; impulsan el líquido a través de las membranas de las células: _____; consta del citosol y los organelos que contiene: _____.

6. Dos organelos que se cree que evolucionaron de las células procariontes son _____ y _____. La evidencia en que se funda esta hipótesis es que ambos tienen membranas _____, grupos de enzimas que sintetizan _____, su propio _____ y su _____ es semejante a las células procariontes.

Preguntas de repaso

1. ¿Cuáles son los tres postulados de la teoría celular?
2. ¿Qué organelos son comunes de células vegetales y animales y cuáles son particulares de cada una?
3. Define *estroma* y *matriz*.
4. Describe el núcleo y las funciones de sus componentes, la envoltura nuclear, cromatina, cromosomas, ADN y el nucleolo.
5. ¿Cuáles son las funciones de la mitocondria y los cloroplastos? ¿Por qué los científicos creen que estos organelos surgieron de células procariontes?
6. ¿Cuál es la función de los ribosomas? ¿En qué parte de la célula se encuentran? ¿Se limitan a las células eucariontes?
7. Describe la estructura y función del retículo endoplasmático y el aparato de Golgi, y su funcionamiento coordinado.
8. ¿Cómo se forman los lisosomas? ¿Cuál es su función?
9. Traza un diagrama de la estructura de cilios y flagelos. Describe cómo se agitan y qué hacen con su movimiento.

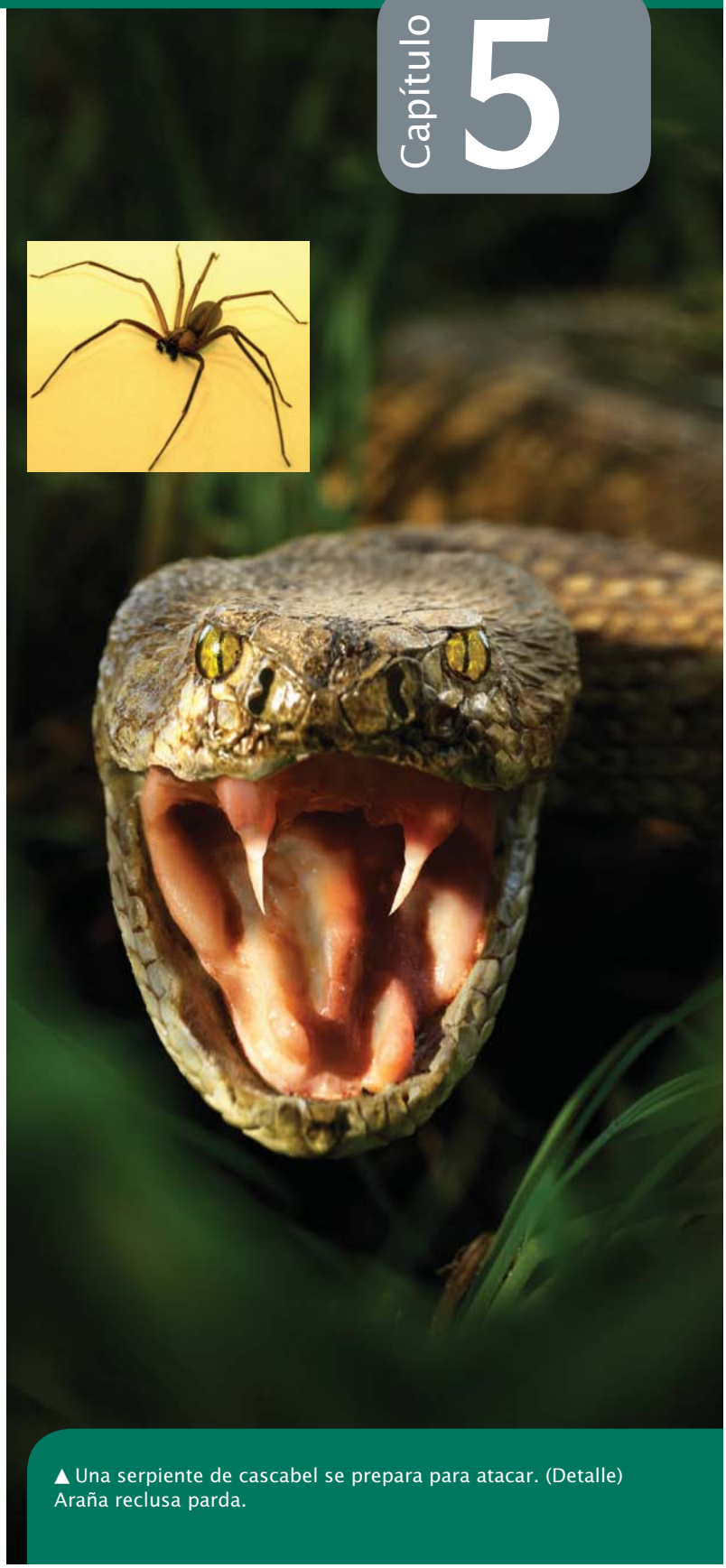
Aplicación de conceptos

1. Si se tomaran muestras de tejido muscular de las piernas de un maratonista de alto rendimiento y de un individuo sedentario, ¿en cuáles crees que haya mayor densidad de mitocondrias? ¿Por qué?
2. Una de las funciones del citoesqueleto es dar forma a las células animales. Las células vegetales tienen una pared bastante rígida en el contorno de la membrana celular. ¿Significa esto que el citoesqueleto es innecesario en las células vegetales?
3. La mayoría de las células son muy pequeñas. ¿Qué límites físicos y metabólicos restringen en tamaño de las células? ¿Qué problemas tendría una célula enorme? ¿Qué adaptaciones ayudarían a sobrevivir a una célula grande?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Estructura y función de la membrana celular

Capítulo 5



▲ Una serpiente de cascabel se prepara para atacar. (Detalle) Araña reclusa parda.

Estudio de caso

Venenos nocivos

DESDE MUCHO ANTES DE LAS VACACIONES ESCOLARES, Justin Schwartz, de 13 años, esperaba su estancia de tres semanas en el Parque Nacional de Yosemite. El 21 de julio de 2002, después de una caminata de más de siete kilómetros, Justin se sentó a descansar sobre unas rocas soleadas, con las manos sueltas a sus costados. De pronto, sintió un dolor que le perforaba la palma de la mano derecha. Una serpiente de cascabel de metro y medio, que probablemente se sintió amenazada por el brazo de Justin, lo atacó sin advertencia.

Sus compañeros vieron alarmados cómo la serpiente se escurría por entre la maleza, pero Justin estaba concentrado en su mano, pues el dolor se había vuelto insoportable y la palma estaba hinchada. De pronto, se sentía débil y mareado. Los consejeros y compañeros lo cargaron durante cuatro horas por el sendero de regreso. Entre tanto, el dolor se extendía por todo el brazo de Justin, cada vez más decolorado; además, sentía como si su mano fuera a reventar. Un helicóptero los trasladó a un hospital, donde cayó inconsciente. Un día después, recuperó la conciencia en el University of California Davis Medical Center (Centro Médico Davis de la Universidad de California). Ahí, durante un mes, Justin se sometió a 10 cirugías destinadas a aliviar la enorme presión por la inflamación del brazo, a retirar tejido muscular muerto e inició un largo proceso para reparar los extensos daños de mano y brazo.

El suplicio de Diane Kiehl comenzó cuando se vestía para una ceremonia conmemorativa informal con su familia el 27 de mayo de 2006. Al enfundarse los *jeans* que había dejado tirados en el baño la noche anterior, sintió una picadura en el muslo derecho. Se sacó los *jeans* y miró con angustia como huía una *Loxosceles reclusa* parda. Como vivía en una vieja casa de la parte rural de Kansas, Diane se había acostumbrado a la visita frecuente, aunque indeseable, de arañas. Los dos pequeños puntos de la mordedura le parecieron una molestia menor, pero el día siguiente apareció una erupción extensa y molesta. Al tercer día el dolor intermitente la atacaba como si le clavaran un cuchillo en el muslo. Un médico le dio analgésicos, esteroides para reducir la inflamación y antibióticos para combatir las bacterias introducidas por la mordedura de la araña. Los siguientes 10 días fueron una pesadilla de dolor por la llaga creciente, que se cubrió de ampollas supurantes y sangre reseca. La lesión tardó cuatro meses en sanar. Un año después, a veces Diane siente dolor en la gran cicatriz que quedó.

¿Por qué el veneno de la serpiente de cascabel y de la araña reclusa parda lastiman los vasos sanguíneos, desintegran piel y tejidos, y en ocasiones producen en todo el cuerpo síntomas que ponen en peligro la vida? ¿Qué tienen que ver los venenos con las membranas celulares?

De un vistazo

Estudio de caso Venenos nocivos

5.1 ¿Cómo se relaciona la estructura de una membrana con su función?

Las membranas celulares aíslan el contenido de la célula y permiten la comunicación con el entorno

Las membranas son "mosaicos fluidos" en los que las proteínas se desplazan en capas de lípidos

La bicapa de fosfolípidos es la parte fluida de la membrana

De cerca Forma, función y fosfolípidos

Estudio de caso continuación Venenos nocivos

Diversas proteínas forman un mosaico dentro de la membrana

5.2 ¿Cómo pasan las sustancias por las membranas?

Las moléculas de los fluidos se mueven en respuesta a gradientes

El movimiento a través de las membranas ocurre por transporte pasivo y activo

El transporte pasivo es por difusión simple, difusión facilitada y ósmosis

Investigación científica El descubrimiento de las acuaporinas

El transporte que requiere energía es transporte activo, endocitosis y exocitosis

El intercambio de materiales por las membranas influye en el tamaño y la forma de la célula

BioFlix™ Membrane Transport (disponible en inglés)

5.3 ¿Cómo las uniones especializadas permiten a las células establecer conexiones y comunicarse?

Los desmosomas unen a las células

Las uniones estrechas impiden las filtraciones en las células

Las uniones en hendidura o gap y plasmodesmos permiten la comunicación entre células

Estudio de caso otro vistazo Venenos nocivos

5.1 ¿CÓMO SE RELACIONA LA ESTRUCTURA DE UNA MEMBRANA CON SU FUNCIÓN?

Las membranas celulares aíslan el contenido de la célula y permiten la comunicación con el entorno

Como se sabe, todas las células y organelos de las células eucariontes están rodeados por membranas. Las membranas celulares cumplen varias funciones cruciales:

- Aíslan de forma selectiva el contenido de la célula del ambiente externo, de modo que se producen gradientes de concentración de sustancias disueltas producidas en diversas partes de la membrana.
- Regulan el intercambio de compuestos esenciales entre la célula y el medio acuoso extracelular o entre los organelos envueltos en membranas y el citoplasma del entorno.
- Permiten la comunicación entre células.
- Permiten las uniones en el interior de las células y entre ellas.
- Regulan muchas reacciones bioquímicas.

Son tareas formidables para una estructura tan delgada que 10 mil membranas, una sobre otra, apenas igualarían el grosor de esta página. La clave del funcionamiento de la membrana radica en su estructura. Las membranas no son unas puras láminas uniformes, sino que son estructuras complejas y heterogéneas cuyas moléculas que las conforman cumplen funciones distintas. Las membranas varían según el tipo de tejido y cambian de manera dinámica en reacción al entorno.

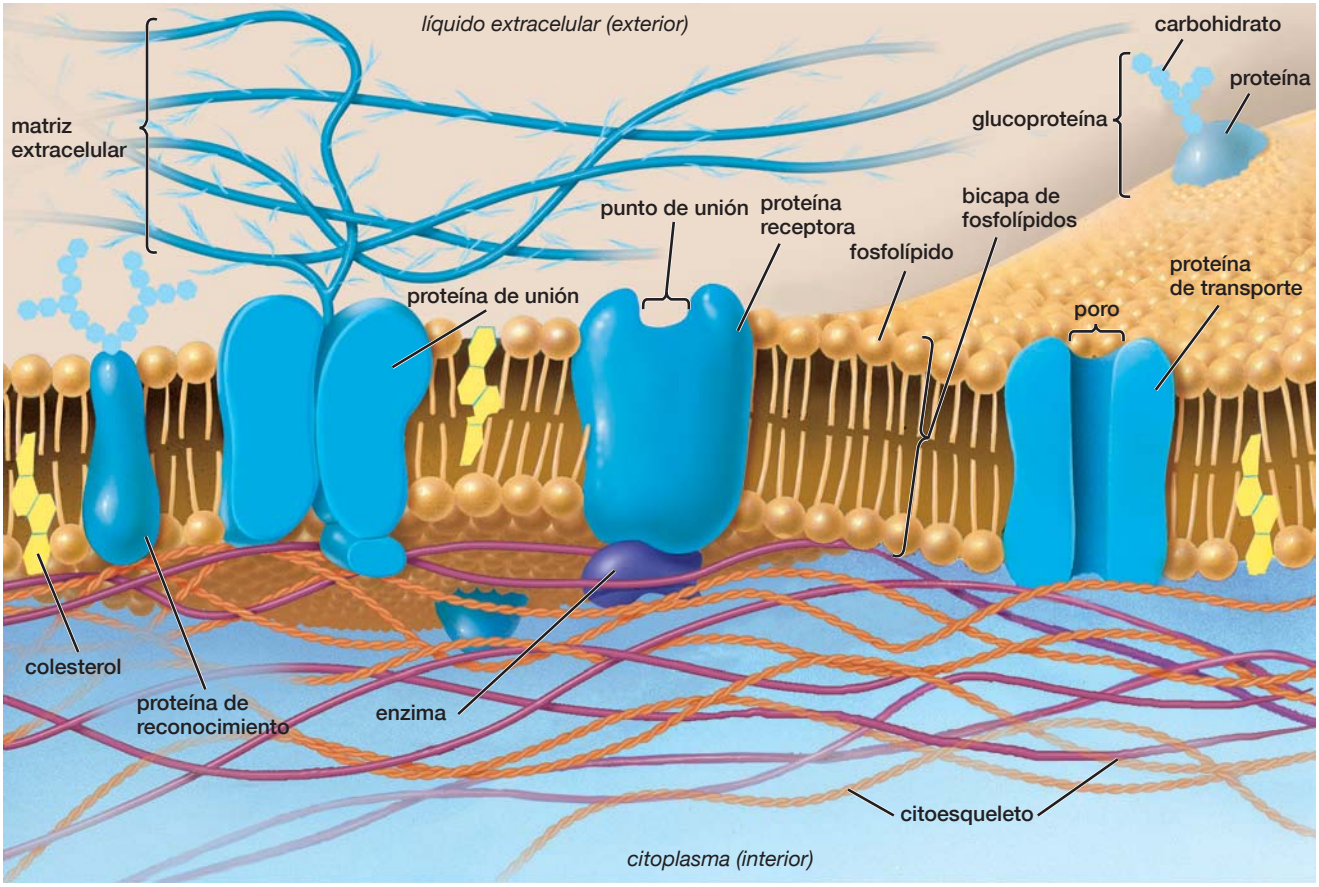
Todas las membranas de una célula tienen una estructura básica parecida: proteínas que flotan en una bicapa de fosfolípidos (*véanse* las páginas 44-45). Los fosfolípidos realizan la función aislante de las membranas, mientras que las proteínas intercambian sustancias selectivamente y se comunican con el entorno, controlan las reacciones bioquímicas de la membrana celular y forman enlaces.

Las membranas son "mosaicos fluidos" en los que las proteínas se desplazan en capas de lípidos

Antes de la década de 1970, aunque los biólogos sabían que las membranas celulares constan principalmente de proteínas y lípidos, no se sabía cómo estas moléculas originan la estructura y la función de la membrana. En 1972, los investigadores de la célula S.J. Singer y G.L. Nicolson desarrollaron el **modelo del mosaico fluido** de la membrana celular, que ahora se sabe que es correcto. Según este modelo, cada membrana consta de un mosaico o "parche" de diferentes proteínas que cambian de manera constante y se mueven en un fluido viscoso (grueso y pegajoso) constituido por una bicapa de fosfolípidos (**FIGURA 5-1**). Aunque los componentes de la membrana plasmática se mantienen relativamente constantes, la distribución general de las proteínas y los tipos de fosfolípidos cambia con el tiempo. Veamos con más detalle la estructura de las membranas.

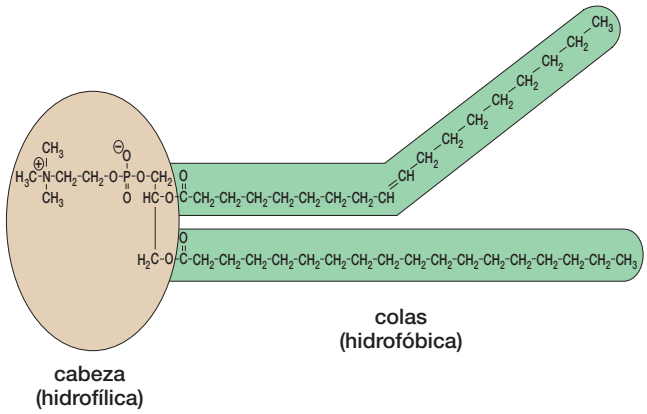
La bicapa de fosfolípidos es la parte fluida de la membrana

Como vimos en el capítulo 3, un fosfolípido consta de dos partes muy diferentes: una "cabeza" que es polar e hidrofílica (atraída por el agua) y un par de "colas" de ácidos grasos no polares que son hidrofóbicas (que no las atrae el agua). Las membranas contienen muchos fosfolípidos del tipo general que se muestra en la **FIGURA 5-2**. Observa que en este fosfolípido particular, un enlace doble (que hace al ácido graso insaturado) crea una flexión en la cola del ácido graso que ayuda a mantener la fluidez de la membrana.

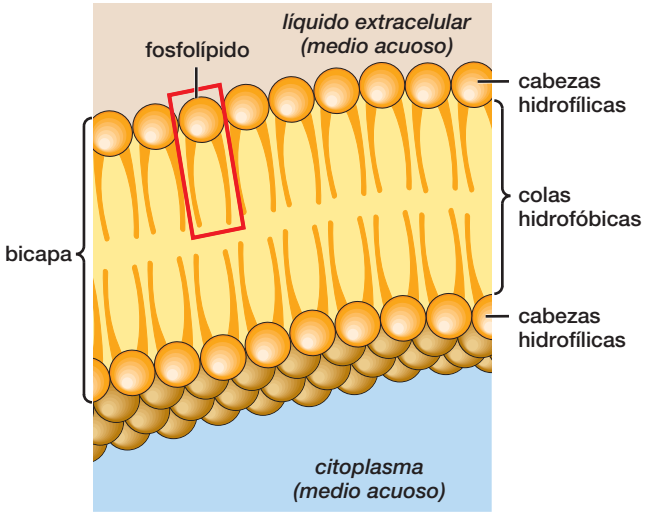


▲ **FIGURA 5-1 La membrana plasmática** La membrana plasmática es una bicapa de fosfolípidos entremezclados con moléculas de colesterol que forman una matriz fluida en la que están inmersas varias proteínas (azul). Muchas proteínas llevan unidos carbohidratos para formar glucoproteínas. Se ilustran las proteínas de reconocimiento, unión, recepción y transporte.

Todas las células están rodeadas por agua. Los organismos unicelulares viven en agua dulce o en el mar, el agua satura las paredes celulares de las plantas y las células animales están bañadas por un medio acuoso extracelular débilmente salino que sale de la sangre. El citosol (la parte líquida del citoplasma) es principalmente agua. Así, las membranas plasmáticas separan el citosol acuoso del entorno acuoso exterior y las membranas internas rodean compartimentos acuosos dentro de la célula. Rodeados por agua, los fosfolípidos se organizan de forma espontánea en una doble capa llamada **bicapa lipídica** (FIGURA 5-3). El hidrógeno forma enlaces entre el agua y las cabezas hidrofílicas de los fosfolípidos, de modo que éstas se orientan hacia afuera, hacia



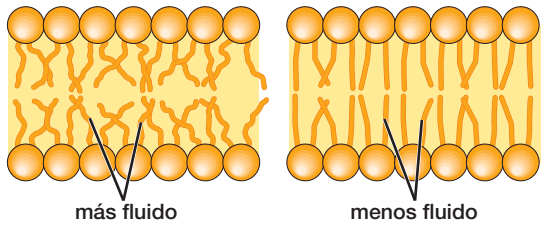
▲ **FIGURA 5-2 Un fosfolípido** Observa que un doble enlace en una de las colas de ácidos grasos, hace que se flexione.



▲ **FIGURA 5-3 Bicapa de fosfolípidos de la membrana celular**

el medio acuoso a ambos lados de la membrana. Las colas de los fosfolípidos, como son hidrofóbicas, se colocan dentro de la bicapa.

Las moléculas individuales de los fosfolípidos no están unidas unas con otras y las membranas contienen fosfolípidos con ácidos grasos insaturados cuyos enlaces dobles flexionan sus colas (*véase* la figura 5-2). Gracias a estas propiedades, los fosfolípidos se mueven dentro de las capas, con lo que la bicapa es bastante fluida. Las membranas con más dobles enlaces en las colas de sus fosfolípidos son más fluidas que las membranas cuyos fosfolípidos tienen menos dobles enlaces (**FIGURA 5-4**).



▲ **FIGURA 5-4 Las flexiones aumentan la fluidez**

Las células tienen diferentes grados de saturación (y, por consiguiente, de fluidez) en la bicapa de fosfolípidos, lo que les permite realizar diferentes actividades o funcionar en distintos ambientes. Por ejemplo, las membranas tienden a volverse más fluidas a temperaturas más altas (porque las moléculas se mueven con mayor rapidez) y son menos fluidas con las temperaturas bajas (cuando las moléculas son más lentas). Por consiguiente, las membranas celulares de los organismos que viven en ambientes fríos tienen abundantes fosfolípidos insaturados, para que con las colas flexionadas, la membrana conserve la fluidez que se necesita (*véase* el apartado "De cerca: Forma, función y fosfolípidos").

Casi todas las moléculas biológicas, incluyendo las sales, aminoácidos y carbohidratos, son hidrofílicas, es decir, son polares y solubles en agua. Estas sustancias no pasan de forma fácil por entre las colas hidrofóbicas y no polares de los ácidos grasos de la bicapa de fosfolípidos. Esta capa cumple una de las primeras cinco funciones que se describieron en párrafos anteriores: aislar de forma selectiva el contenido de la célula del ambiente exterior.

Sin embargo, el aislamiento que crea la membrana plasmática no es completo. Como se verá después, moléculas muy pequeñas (de agua, oxígeno y dióxido de carbono), así como mo-

De cerca *Forma, función y fosfolípidos*

Para funcionar de forma adecuada, las membranas celulares deben mantener la mejor fluidez. Así como la mantequilla se funde en la sartén y el aceite se solidifica en el congelador, la fluidez de la membrana celular es sensible a los cambios de la temperatura. Muchos organismos, incluidos los protistas, bacterias, plantas, animales de "sangre fría" (ranas, peces y serpientes) y mamíferos que hibernan, sufren grandes fluctuaciones de temperatura corporal. Las cantidades relativas de colas de ácidos grasos saturados e insaturados en los fosfolípidos de la membrana afectan la fluidez de ésta. Las células pueden modificar la composición de su membrana para mantener la fluidez a diferentes temperaturas. A mayores temperaturas, se insertan fosfolípidos con más ácidos grasos saturados, mientras que con temperaturas más bajas se agregan ácidos grasos insaturados.

Algunos mamíferos hibernantes de sangre caliente tienen adaptaciones parecidas. Por ejemplo, los caribúes (que viven en regiones al norte) mantienen una temperatura básica cercana a 38 °C, pero la temperatura de sus patas puede bajar casi hasta congelarse (0 °C), de modo que conservan el calor corporal al estar sobre la nieve de invierno (**FIGURA E5-1**). En las patas del caribú, las membranas de las células cerca de las pezuñas congeladas tienen muchos ácidos grasos insaturados, mientras que las células cercanas al tronco tibio poseen más ácidos grasos saturados. De esta manera, las membranas plasmáticas tienen la fluidez necesaria a lo largo de las patas, pese a las grandes diferencias de temperatura.

La presión elevada reduce la fluidez de las membranas. Los moradores de las profundidades del mar sufren presiones inmensas, así como temperaturas cercanas a la congelación, una combinación que volvería a la membrana de células humanas demasiado rígida para funcionar. Como es fácil anticipar, la membrana celular de los animales abisales tienen una proporción elevada de ácidos grasos insaturados (más como el aceite vegetal que como la mantequilla). Estos animales, como están adaptados a la presión elevada y a las bajas temperaturas, no sobreviven si los sacan a la superficie. Los investigadores postulan la hipótesis de que a la presión de la superficie, la membrana de sus células se vuelve demasiado fluida y permeable, con lo que las células no pueden mantener su gradiente normal y mueren.

▲ **FIGURA E5-1 Caribúes en busca de alimento**

Estudio de caso continuación

Venenos nocivos

Algunos de los efectos más devastadores del veneno de ciertas serpientes y arañas se deben a que contienen enzimas, llamadas *fosfolipasas*, que degradan los fosfolípidos de la membrana celular y producen la muerte de las células.

léculas más grandes sin carga y solubles en lípidos, pueden pasar por la bicapa.

En la mayoría de las células animales, la bicapa de fosfolípidos de la membrana contiene también colesterol (*véase* la figura 5-1). Algunas membranas celulares tienen pocas moléculas de colesterol; otras tienen tantas de colesterol como de fosfolípidos. El colesterol afecta la estructura y el funcionamiento de la membrana de varias maneras: estabiliza la bicapa de fosfolípidos, de modo que sea menos fluida a temperaturas elevadas y menos sólida con las bajas, además de ser menos permeable a sustancias solubles en agua, como iones o monosacáridos.

La naturaleza flexible y un tanto fluida de la bicapa es muy importante para el funcionamiento de la membrana. Cada vez que respiras, mueves los ojos o pasas las páginas de este libro, las células de tu cuerpo cambian de forma. Si las membranas plasmáticas fueran rígidas en lugar de flexibles, las células podrían romperse y morir. Además, como se expuso en el capítulo 4, las membranas de las células eucariontes están en movimiento constante. Los compartimentos envueltos en membranas transportan sustancias dentro de la célula, toman y expulsan material al exterior y en estas actividades fusionan sus membranas. Este flujo y fusión de las membranas es posible gracias a la naturaleza fluida de la bicapa de fosfolípidos.

Diversas proteínas forman un mosaico dentro de la membrana

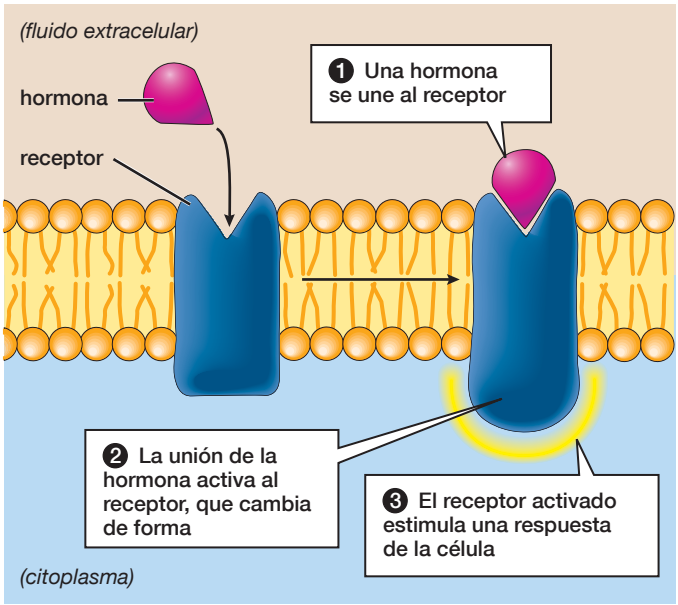
Miles de proteínas de membrana están insertadas o unidas a la superficie de la bicapa de fosfolípidos de la membrana celular. Las proteínas de la membrana plasmática que llevan carbohidratos unidos a la parte expuesta de la membrana celular (*véase* la figura 5-1) se llaman **glucoproteínas** (*gluco* viene del término griego que significa "dulce" y se refiere a la parte de los carbohidratos con sus unidades de azúcar). Casi todas las proteínas de la membrana plasmática están insertadas, al menos parcialmente, en la bicapa de fosfolípidos, pero algunas se adhieren a la superficie. Las proteínas de membrana pueden clasificarse en cinco grandes categorías basadas en su función: receptoras, de reconocimiento, enzimáticas, de unión y de transporte.

Casi todas las células llevan docenas de tipos de **proteínas receptoras** (algunas de las cuales son glucoproteínas) repartidas por la membrana plasmática. Para realizar sus funciones, las células tienen que responder a los mensajes enviados por otras. Estos mensajes son moléculas (como las hormonas) transportadas por el torrente sanguíneo. Después de penetrar por difusión en el líquido extracelular, estas moléculas mensajeras se unen en puntos específicos de las proteínas receptoras, las cuales comunican el mensaje al interior de la célula (**FIGURA 5-5**). Cuando la molécula apropiada se une a la receptora, ésta se "activa" (a menudo con un cambio de forma), lo que produce una respuesta dentro de la célula.

La respuesta puede ser muy diversa. La forma de una proteína dentro de una célula puede modificarse y pasar de inactiva a activa. Este cambio estimula una secuencia de reacciones químicas en la célula que alteran su actividad. Por ejemplo, cuando la hormona epinefrina (adrenalina) se enlaza a un receptor específico de la membrana en las células musculares, las estimula para que degraden el glucógeno en glucosa y aporten más energía para la contracción de los músculos. Cuando otras proteínas receptoras se unen a moléculas mensajeras, abren los canales iónicos o inician secuencias de reacciones que estimulan a las células para que se dividan o produzcan hormonas. La comunicación entre las células nerviosas depende también de los receptores y gracias a las proteínas receptoras las células del sistema inmune reconocen y atacan a los invasores que causan enfermedades.

¿Te has preguntado..., qué hacer si te muerde una serpiente venenosa?

Si hay especies de serpientes venenosas en la región donde vives, fíjate en los colores y el tamaño de la serpiente que te mordió para poder identificarla cuando llames a los servicios de urgencias. El doctor David Erk del Wyoming Medical Center (Centro Médico de Wyoming), interesado particularmente en mordidas de serpiente, ofrece el siguiente consejo: en primer lugar, pide ayuda médica de inmediato. Para retrasar la propagación del veneno y la inflamación que causa, mantén inmovilizado el miembro mordido, idealmente apenas por debajo de la altura a la que se encuentra el corazón. Quita adornos y accesorios apretados alrededor de la herida. No cortes la herida ni la succiones. No apliques un torniquete, calor ni hielo. No bebas café ni alcohol, ni tomes medicina alguna. Conserva la calma lo más que puedas.


(fluido extracelular)
hormona
receptor
1 Una hormona se une al receptor
2 La unión de la hormona activa al receptor, que cambia de forma
3 El receptor activado estimula una respuesta de la célula
(citoplasma)

▲ **FIGURA 5-5 Activación de proteínas receptoras**

Las **proteínas de reconocimiento** son glucoproteínas que sirven como etiquetas de identificación (*véase* la figura 5-1). Las células de cada individuo llevan glucoproteínas únicas que las identifican como "yo". Las células del sistema inmunitario ignoran al yo y atacan a las células invasoras, como las bacterias, que tienen diferentes células de reconocimiento en la membrana. Las proteínas de reconocimiento de la superficie de los glóbulos rojos llevan distintos grupos de carbohidratos y determinan si la sangre es tipo O, A, B o AB (*véase* tabla 10-1, en la página 187). Las transfusiones, así como los órganos trasplantados, deben tener glucoproteínas que concuerden con las del receptor para reducir al mínimo los ataques del sistema inmunitario.

Las **enzimas** son proteínas que catalizan las reacciones químicas que sintetizan o degradan las moléculas biológicas, como se verá en el capítulo 6. Aunque muchas enzimas están situadas en el citoplasma, algunas se extienden a la membrana celular y otras están unidas a la superficie de las membranas (*véase* la figura 5-1). Las enzimas de la membrana plasmática incluyen las que sintetizan las proteínas y carbohidratos de la matriz extracelular (una red de fibras de proteínas y glucoproteínas que llena los espacios entre las células animales).

Un grupo variado de **proteínas de unión** ancla las membranas celulares de diversas maneras. Algunas se extienden por la membrana plasmática y sostienen el citoesqueleto dentro de la célula, con la matriz extracelular fuera (*véase* la figura 5-1), de modo que la célula conserve su lugar en un tejido. Algunas proteínas de unión mantienen la forma de la célula al enlazar la membrana plasmática al citoesqueleto y otras adhieren a la célula y la mueven por las superficies. Otras proteínas de unión establecen conexiones entre células contiguas, como se verá más adelante (*véanse* las figuras 5-17 y 5-18).

Las **proteínas de transporte** regulan el movimiento de las moléculas hidrofílicas por la membrana plasmática. Algunas proteínas de transporte, llamadas **proteínas de canal**, forman canales por cuyos poros centrales las moléculas de agua o iones específicos atraviesan la membrana siguiendo el gradiente de concentración (*véase* la figura 5-1). Otras proteínas de transporte, llamadas **proteínas portadoras**, tienen lugares de enlace en los que se unen temporalmente a las moléculas en un lado de la membrana. Enseguida, estas proteínas cambian de forma (a veces tomando energía del ATP de la célula), pasan la molécula por la membrana y la depositan del otro lado. En secciones posteriores se describirán estas proteínas de transporte.

5.2 ¿CÓMO PASAN LAS SUSTANCIAS POR LAS MEMBRANAS?

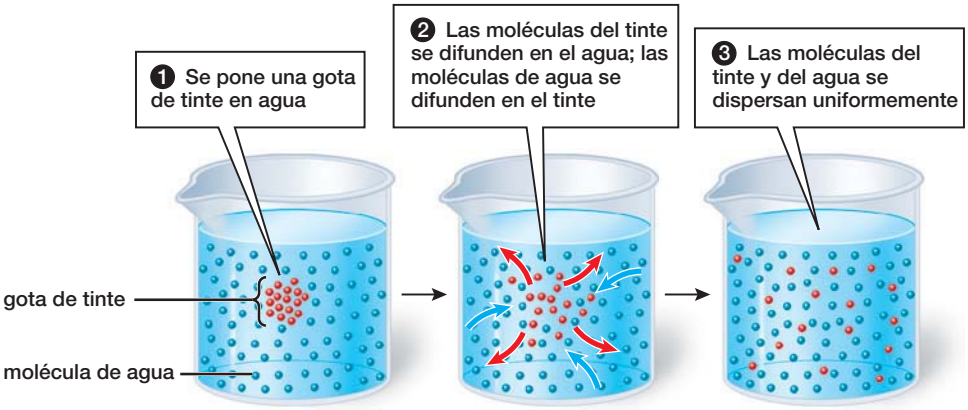
Las moléculas de los fluidos se mueven en respuesta a gradientes

Ya sabes que las sustancias atraviesan las membranas por difusión en la bicapa de fosfolípidos o pasan por proteínas de transporte especializado. Para entender mejor este fenómeno se requieren definiciones y conocimientos previos. Como la membrana plasmática separa el medio acuoso citoplasmático del extracelular, se iniciará el estudio del transporte en las membranas con un análisis de las características de los fluidos, empezando con algunas definiciones:

- Un **fluido** es toda sustancia cuyas moléculas pueden deslizarse unas en otras; como resultado, los fluidos no tienen forma propia. Son fluidos los gases, los líquidos y también las membranas celulares, cuyas moléculas pueden deslizarse unas sobre otras.
- Un **soluto** es una sustancia que puede disolverse (dispersarse en átomos, moléculas o iones individuales) en un **disolvente**, que es un fluido (normalmente un líquido) capaz de disolver el soluto. El agua, en la que ocurren todos los procesos biológicos, disuelve tantos solutos que es llamada "el disolvente universal".
- La **concentración** de una sustancia define la cantidad de soluto en una cantidad dada del disolvente. Por ejemplo, la concentración de la solución de azúcar es una medida del número de moléculas de azúcar contenidas en un volumen dado de la solución.
- Un **gradiente** es una diferencia física en propiedades como la temperatura, presión, carga eléctrica o concentración de una sustancia en un fluido entre dos espacios contiguos. Se requiere energía para formar gradientes. Con el tiempo, los gradientes se disuelven, salvo que se aporte energía para conservarlos o los separe una barrera eficaz. Por ejemplo, los gradientes de temperatura causan un flujo de energía de la región de temperatura alta a la región de menor temperatura. Los gradientes eléctricos pueden impulsar el movimiento de iones. Los gradientes de concentración o presión hacen que se muevan iones o moléculas de una región a otra en el sentido en que se equilibra la diferencia. Las células utilizan energía y las propiedades únicas de la membrana para generar **gradientes de concentración** de varias moléculas y iones disueltos en su citosol en relación con el entorno acuoso.

Es importante tener presente que a temperaturas sobre el cero absoluto (–273 °C), átomos, moléculas y iones se encuentran en constante movimiento. Conforme aumenta la temperatura, el movimiento se incrementa y a las temperaturas a las que es posible que se desarrolle la vida, estas partículas se mueven con mucha rapidez. Como resultado de este movimiento, moléculas y iones en solución chocan de forma constante unas con otras y con las estructuras del medio. Con el tiempo, los movimientos azarosos producen un movimiento neto de las regiones de alta concentración a las de baja concentración que se llama **difusión**. En un sistema inerte, si nada se opone al movimiento (los factores que se oponen son la carga eléctrica, diferencia de presión o barreras físicas), la agitación aleatoria de las moléculas continúa hasta que se encuentren dispersas uniformemente por todo el fluido.

Para imaginar cómo el movimiento aleatorio de moléculas o iones de un fluido termina por deshacer los gradientes de concentración, piensa en un cubo de azúcar que se disuelve en café caliente o las moléculas de un perfume que salen al aire de un frasco abierto. En cada caso, hay un gradiente de concentración. Si dejas el perfumero abierto o te olvidas del café, al final queda un frasco vacío y una habitación aromatizada o un café frío y dulce. En una analogía con la gravedad, decimos que las moléculas que pasan de regiones de mayor a menor concentración "bajan" por su gradiente de concentración.


1 Se pone una gota de tinte en agua
2 Las moléculas del tinte se difunden en el agua; las moléculas de agua se difunden en el tinte
3 Las moléculas del tinte y del agua se dispersan uniformemente
gota de tinte
molécula de agua

◀ **FIGURA 5-6 Difusión de un tinte en agua**

Para observar la difusión en acción, pongamos una gota de colorante vegetal en una jarra de vidrio (FIGURA 5-6). El movimiento aleatorio impulsa a las moléculas del tinte a entrar y salir de la gota de color, pero hay una transferencia neta de tinte al agua y del agua al tinte. El movimiento neto del tinte continuará hasta que esté disperso uniformemente en el líquido. Si se compara la difusión del tinte en agua caliente y fría, se ve que el calor aumenta la velocidad de la difusión, lo que se debe a que el calor acelera el movimiento de las moléculas.

En resumen **Los principios de la difusión**

- La difusión es el movimiento neto de moléculas de un gradiente de mayor a menor concentración.
- Cuanto mayor es el gradiente de concentración, la velocidad de la difusión es mayor.
- Cuanto más alta es la temperatura, la velocidad de la difusión es mayor.
- Si no intervienen otros mecanismos, la difusión continúa hasta que las concentraciones se igualan en todas sus partes, es decir, hasta que se pierde el gradiente de concentración.

El movimiento a través de las membranas ocurre por transporte pasivo y activo

Los gradientes de iones y moléculas por la membrana celular son cruciales para la vida; una célula sin gradientes está muerta. Las proteínas de las membranas celulares gastan energía para crear y mantener estos gradientes de concentración porque muchos de los procesos bioquímicos de la vida dependen de ellos. Por ejemplo, las neuronas dependen del flujo de iones específicos por su gradiente de concentración para producir las señales eléctricas que fundan la sensación y el movimiento. Se dice que las membranas plasmáticas son **selectivamente permeables** porque sólo permiten que pasen (que permeen) ciertos iones o moléculas. La permeabilidad selectiva de la membrana plasmática crea una barrera que ayuda a mantener los gradientes que caracterizan a todas las células.

En su función de guardiana de la célula, la membrana plasmática favorece el movimiento de las sustancias de dos formas: transporte pasivo y transporte que requiere de energía (Tabla 5-1). El **transporte pasivo** consiste en la difusión de las sustancias a través la membrana celular de un medio de mayor a uno de menor concentración, mientras que en el **transporte que requiere energía**, la célula consume energía para que entren y salgan las sustancias.

Tabla 5-1 Transporte por la membrana

Transporte pasivo	Difusión de las sustancias a través de una membrana, por un gradiente de concentración, presión o carga eléctrica; no requiere energía celular.
Difusión simple	Difusión del agua, gases disueltos o moléculas solubles en lípidos por la bicapa lipídica de una membrana.
Difusión facilitada	Difusión de agua, iones o moléculas solubles en agua por una membrana, a través de una proteína de canal o portadora.
Ósmosis	Difusión de agua a través de una membrana selectivamente permeable de una región de mayor a una de menor concentración de agua libre.
Transporte que requiere energía	Entrada y salida de las sustancias de una célula, con la energía suministrada por el ATP.
Transporte activo	Movimiento de pequeñas moléculas o iones individuales contra sus gradientes de concentración, por medio de proteínas que atraviesan la membrana.
Endocitosis	Entrada de partículas o moléculas grandes a una célula; ocurre cuando la membrana plasmática envuelve la sustancia en un saco membranoso que se introduce en el citoplasma.
Exocitosis	Salida de partículas o moléculas grandes a una célula; ocurre cuando la membrana plasmática envuelve el material en un saco membranoso que se desplaza a la superficie de la célula, se fusiona con la membrana y se abre hacia el exterior expulsando su contenido y permitiendo que se difunda en el medio extracelular.

El transporte pasivo es por difusión simple, difusión facilitada y ósmosis

La difusión se produce en un fluido o a través de una membrana que es permeable a la sustancia y que separa dos compartimentos del fluido. Muchas moléculas cruzan la membrana plasmática por difusión, impulsadas por diferencias de concentración entre el citoplasma y el fluido extracelular.

Algunas moléculas atraviesan las membranas por difusión simple

Las moléculas muy pequeñas sin carga neta, como las de agua, oxígeno y dióxido de carbono (lo mismo que moléculas liposolubles, como el alcohol, las vitaminas A, D y E, y las hormonas esteroides) se difunden a través de la bicapa de fosfolípidos por sus gradientes de concentración. Este proceso se llama **difusión simple** (FIGURA 5-7a). Un gradiente de concentración mayor, temperatura elevada, tamaño molecular pequeño y mayor solubilidad en lípidos aumentan la velocidad de la difusión simple.

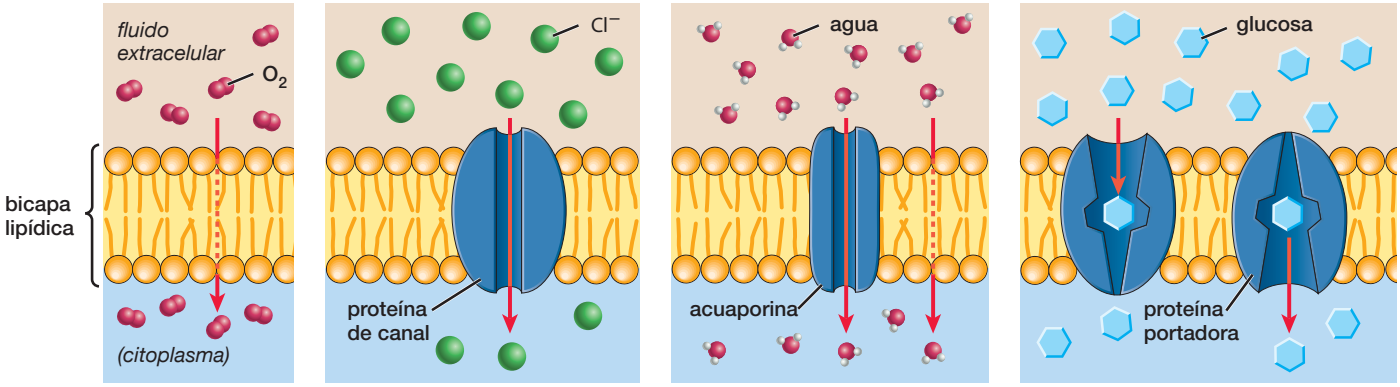
¿Cómo se difunde el agua (una molécula polar) a través de la bicapa lipídica que es hidrofóbica (literalmente, "que teme al agua")? Como las moléculas de agua son tan pequeñas y abundantes en el citoplasma y el fluido extracelular, algunas se pierden entre la abundancia de colas de los fosfolípidos, donde sus movimientos aleatorios las llevan al otro lado de la membrana. La difusión simple del agua por la bicapa lipídica es relativamente lenta, pero en muchos tipos de células, las moléculas de agua atraviesan la membrana mucho más deprisa gracias a la difusión facilitada, como se verá en la siguiente sección.

Algunas moléculas atraviesan las membranas por difusión facilitada, mediante proteínas de transporte

Muchas sustancias no pueden difundirse solas por la bicapa lipídica. Entre éstas se encuentran los iones (como K^+, Na^+, Cl^- y Ca^{2+}), que forman enlaces de hidrógeno con las moléculas de agua. Estas moléculas retienen a los iones, ya sea dentro o fuera de la célula. Moléculas como los monosacáridos (azúcares simples) son polares y también forman enlaces de hidrógeno con el agua; así su atracción al agua y su tamaño inhibe su paso a la bicapa. Estos iones y moléculas sólo pueden difundirse a través de las membranas con la ayuda de proteínas de transporte específicas: proteínas de canal o proteínas portadoras. El movimiento a través la membrana celular por gradiente de concentración y con la ayuda de proteínas de transporte se llama **difusión facilitada**.

Las proteínas de canal forman poros (canales) en la bicapa lipídica por la que ciertos iones o agua pueden descender por su gradiente de concentración (FIGURA 5-7b). Las proteínas de canal tienen un diámetro interior relacionado con el diámetro del ión cuyo movimiento facilitan y cargas eléctricas que atraen el ión de los aminoácidos que revisten el poro. Por ejemplo, el canal para el Na^+ está revestido con cargas negativas para atraer Na^+. Como las células deben mantener gradientes de muchos iones a través de sus membranas, numerosos canales de iones tienen "puertas" de proteínas que se abren o cierran, dependiendo de las necesidades de la célula.

Muchas células tienen proteínas de canal especiales para agua llamadas **acuaporinas** (literalmente, "de poros de agua"; FIGURA 5-7c). El pequeño tamaño de estos canales, aunado a la



(a) Difusión simple por la bicapa lipídica

(b) Difusión facilitada por canales de proteína

(c) Ósmosis por acuaporinas o por la bicapa lipídica

(d) Difusión facilitada por proteínas portadoras

▲ FIGURA 5-7 **Tipos de difusión por la membrana plasmática** **(a)** Las moléculas que son muy pequeñas, que no cambian o que son liposolubles atraviesan directamente la bicapa de fosfolípidos por difusión simple. Aquí, las moléculas de oxígeno se difunden del líquido extracelular a la célula por su gradiente de concentración (flecha roja). **(b)** Por difusión facilitada en el canal de proteínas, los iones cruzan las membranas. Aquí, iones de cloro descienden por su gradiente de concentración a la célula a través de canales de cloro. **(c)** La ósmosis es la difusión de agua. Las moléculas de agua cruzan la bicapa lipídica por difusión simple o pasan más rápidamente en la difusión facilitada por canales de agua llamados acuaporinas. **(d)** Las proteínas portadoras tienen sitios de enlace para moléculas específicas (como la de glucosa que se muestran aquí). Al enlazarse con la molécula transportada, la proteína portadora cambia de forma y lanza la molécula a través de la membrana, por su gradiente de concentración.

carga positiva de los aminoácidos (que atraen el polo negativo de las moléculas de agua dentro del poro), los hacen selectivos de las moléculas de agua. El movimiento del agua en una membrana a través de las acuaporinas, por difusión simple o facilitada, tiene un nombre especial: *ósmosis*. Para saber más sobre los canales de agua, *véase* la sección "Investigación científica: El descubrimiento de las acuaporinas" de la página 86).

Las proteínas portadoras tienen sitios activos que enlazan moléculas específicas del citosol o del extracelular, como ciertos azúcares o proteínas pequeñas. El enlace produce un cambio en la forma de la proteína de carga que permite pasar a las moléculas y cruzar la membrana. Estas proteínas no usan energía de la célula y sólo pueden transferir moléculas a favor de su gradiente de concentración (FIGURA 5-7d).

La ósmosis es la difusión de agua por las membranas selectivamente permeables

La **ósmosis** es el movimiento de agua a través de una membrana selectivamente permeable en respuesta a gradientes de concentración, presión o temperatura. Aquí vamos a centrarnos en la ósmosis de una región de mayor concentración de agua a una de menor concentración. La ósmosis puede ocurrir directamente a través de la bicapa de fosfolípidos o (más deprisa) por canales de acuaporina compuestos de proteínas que se extienden sobre la membrana.

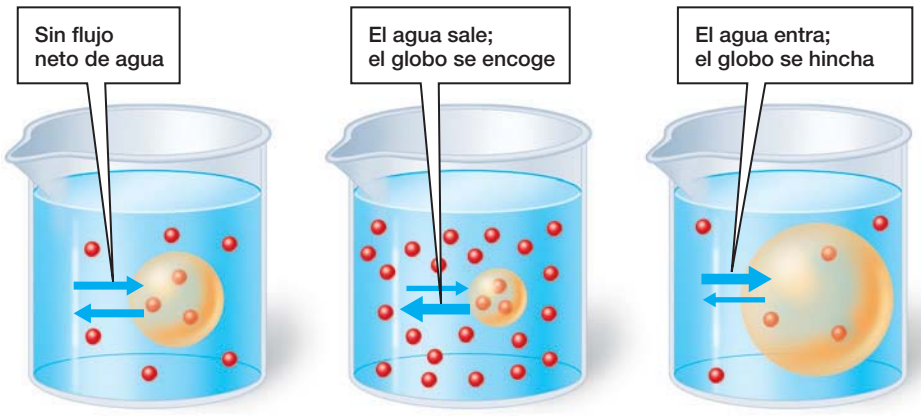
¿Qué significa que una solución tiene una "concentración elevada de agua" o una "concentración baja de agua"? La respuesta es sencilla: el agua pura tiene la mayor concentración posible de agua. Toda sustancia que se disuelve en el agua (todo soluto) desplaza algunas moléculas de agua en un volumen dado y también forma enlaces de hidrógeno con muchas otras moléculas de agua, con lo que impide que pasen por una membrana permeable al agua. Por tanto, cuanto mayor es la concentración de sustancias disueltas, menor es la concentración de agua disponible para atravesar la membrana. Por consiguiente, habrá un movimiento neto de la solución con más moléculas de agua libres (con menos soluto) a la solución con menos moléculas libres (con más soluto). Por ejemplo, el agua se mueve por ósmosis de una solución con menos azúcar disuelta a una solución con más azúcar disuelta. Como hay más moléculas de agua libres en la solución con azúcar menos concentrada, más moléculas chocan y atraviesan la membrana permeable al agua de ese lado.

La concentración del soluto en el agua determina la "fuerza osmótica"; cuanto mayor es la concentración del soluto, mayor es la fuerza osmótica.

Los científicos usan la palabra "tonicidad" para comparar las concentraciones de sustancias disueltas en el agua a través de una membrana que es selectivamente permeable al agua. Se dice que las soluciones con concentraciones iguales de un soluto (y, por tanto, con concentraciones iguales de agua) son **isotónicas** una de la otra (el prefijo *iso-* significa "igual"). Cuando las soluciones isotónicas están separadas por una membrana permeable al agua, no hay movimiento neto de agua entre ellas (FIGURA 5-8a). Cuando una membrana selectivamente permeable al agua separa soluciones con diferentes concentraciones de soluto, la solución que contiene una mayor concentración del soluto es **hipertónica** (el prefijo *hiper-* significa "mayor que") respecto de la solución menos concentrada (FIGURA 5-8b). La solución más diluida se llama **hipotónica** (*hipo-* significa "debajo de"; FIGURA 5-8c). El agua se mueve de las soluciones hipotónicas a las hipertónicas.

En resumen **Los principios de la ósmosis**

- La ósmosis es el movimiento de agua por difusión a través de una membrana selectivamente permeable al agua simple o por difusión facilitada por acuaporinas.
- El agua cruza una membrana selectivamente permeable al agua por su gradiente de concentración, del lado con la mayor concentración de moléculas de agua libre al lado con menor concentración.
- Las sustancias disueltas reducen la concentración de agua libre de las moléculas de una solución.
- Si dos soluciones están separadas por una membrana que es selectivamente permeable al agua, la solución con la mayor concentración de soluto es hipertónica y tiene mayor fuerza osmótica, mientras que la solución con la menor concentración del soluto es hipotónica y tiene menor fuerza osmótica.


Sin flujo neto de agua
El agua sale; el globo se encoge
El agua entra; el globo se hincha
(a) Globo en una solución isotónica
(b) Globo en una solución hipertónica
(c) Globo en una solución hipotónica

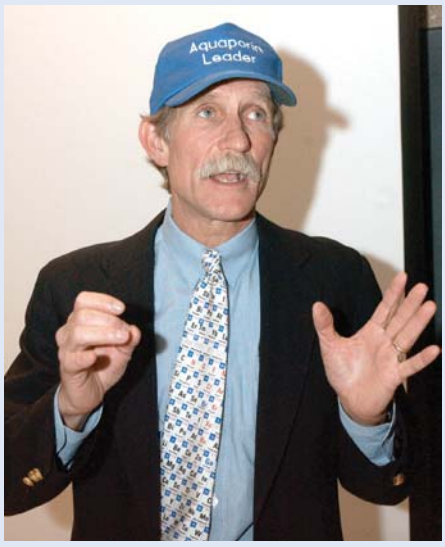
◀ FIGURA 5-8 **Efecto de la concentración del soluto en la ósmosis** Comenzamos con tres globos hechos de una membrana que es selectivamente permeable al agua (pero no al azúcar; esferas rojas). Colocamos volúmenes iguales de la misma concentración de agua azucarada en cada globo. Cuando sumergimos los globos en un vaso de precipitados lleno con diferentes concentraciones de agua azucarada —**(a)** isotónica, **(b)** hipertónica o **(c)** hipotónica— que en los globos. En la figura se muestra el resultado al cabo de una hora. Las flechas azules indican la entrada y salida del agua por el globo.

Investigación científica

El descubrimiento de las acuaporinas

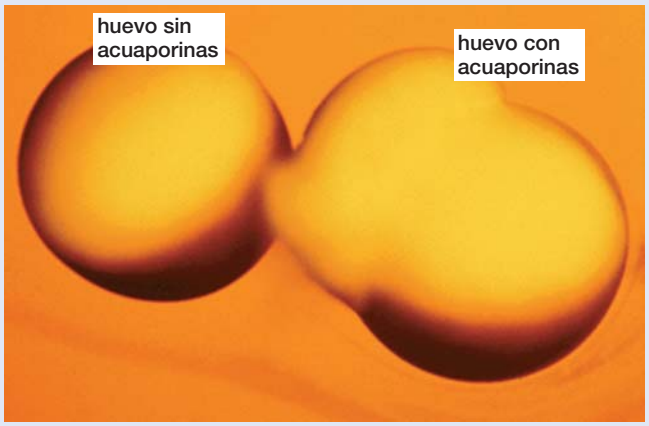
El comentario del microbiólogo francés Louis Pasteur de que "la suerte favorece a la mente preparada" es tan válido hoy como cuando lo pronunció en la década de 1880. Desde hace mucho, los científicos saben que la ósmosis directa por la bicapa de fosfolípidos es demasiado lenta para explicar el movimiento del agua por ciertas membranas celulares, como los túbulos renales (que reabsorben cantidades enormes de agua que el riñón filtra de la sangre) y los glóbulos rojos (*véase* la figura 5-9). Pero los intentos por identificar proteínas de transporte selectivo del agua fracasaron repetidamente, por una parte porque el agua es abundante a ambos lados de la membrana plasmática y, por otra, porque el agua también puede pasar de forma directa por la bicapa lipídica.

Entonces, como suele ocurrir en las ciencias, se encontraron la suerte y una mente preparada. A mediados de la década de 1980, el doctor Peter Agre (**FIGURA E5-2**), que por ese tiempo trabajaba en la Johns Hopkins School of Medicine (Escuela de Medicina Johns Hopkins) de Maryland, trataba de determinar la estructura de una glucoproteína de los glóbulos rojos. La proteína que aisló estaba contaminada con grandes cantidades de otra proteína. En lugar de desechar la proteína desconocida, Agre y sus colaboradores la investigaron, para lo cual hicieron que huevos de rana (que son significativamente permeables al agua) insertaran la proteína en su membrana plasmática. Mientras que los huevos sin la proteína misteriosa se hinchaban poco cuando se colocaban en una solución hipotónica, los huevos con la proteína se hinchaban muy rápido y reventaban en la misma solución (**FIGURA E5-3a**). En nuevos estudios se mostró que por este canal no pasaban otros iones ni moléculas, así que fue llamado *acuaporina*. En 2000, Agre y otros equipos de investigadores hicieron pública la estructura tridimensional de la acuaporina y describieron cómo aminoácidos polares específicos del interior atraen el agua y permiten el paso por el canal de miles de millones de moléculas de agua, una tras otra, en un segundo, al tiempo que repelen otros iones y moléculas (**FIGURA E5-3b**).

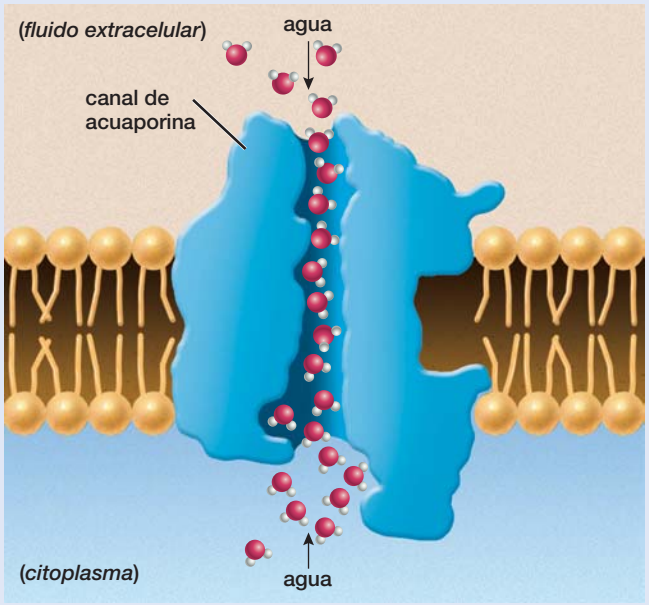


▲ **FIGURA E5-2 Peter Agre**

Ahora ya se han identificado muchos tipos de acuaporinas, pues se encuentran en todas las formas de vida que se han investigado. Por ejemplo, la membrana plasmática de la vacuola central de las células vegetales tiene numerosas acuaporinas (*véase* la figura 5-10). En 2003, Agre compartió el premio Nobel de Química por su descubrimiento: el resultado de la oportunidad, observación atenta, persistencia y, quizá, un poco de lo que Agre llama, con modestia, "pura buena suerte".



(a) Huevos de rana



(b) canal de acuaporina

▲ **FIGURA E5-3 Función y estructura de las acuaporinas** **(a)** El huevo de rana de la derecha tiene acuaporinas en la membrana plasmática; el huevo de la izquierda, no. Los dos fueron sumergidos en una solución hipotónica durante 30 segundos. El huevo de la derecha reventó, mientras que el de la izquierda sólo se hinchó levemente. **(b)** El canal de acuaporina (mostrado en corte transversal) está formado por una proteína que abarca la membrana. Dentro del canal, aminoácidos cargados interactúan con las moléculas de agua y favorecen su movimiento en cualquier dirección, al tiempo que repelen otras sustancias.

La ósmosis por la membrana plasmática cumple una función importante en la vida de las células

Normalmente, el fluido extracelular de los animales es isotónico con el líquido citoplasmático de sus células, así que no hay ninguna tendencia a que el agua salga o entre. Aunque las concentraciones de solutos específicos casi nunca son los mismos dentro y fuera de las células, la concentración total de todas las partículas disueltas es igual; por tanto, la concentración de agua es igual dentro y fuera de las células.

Si se sumergen glóbulos rojos en soluciones salinas de diversas concentraciones de soluto, se observan los efectos de la entrada y salida de agua de las membranas celulares. En una solución salina isotónica, el tamaño de los glóbulos se mantiene constante (**FIGURA 5-9a**). Si la solución salina es hipertónica con relación al citosol de los glóbulos, el agua sale por ósmosis y éstos se encogen (**FIGURA 5-9b**). Por el contrario, si la solución de sal está muy diluida y es hipotónica en relación con el citosol de los glóbulos rojos, el agua entra en éstos y los hincha (**FIGURA 5-9c**). Si los glóbulos rojos están colocados en agua pura (solución hipotónica), se hinchan hasta reventar.

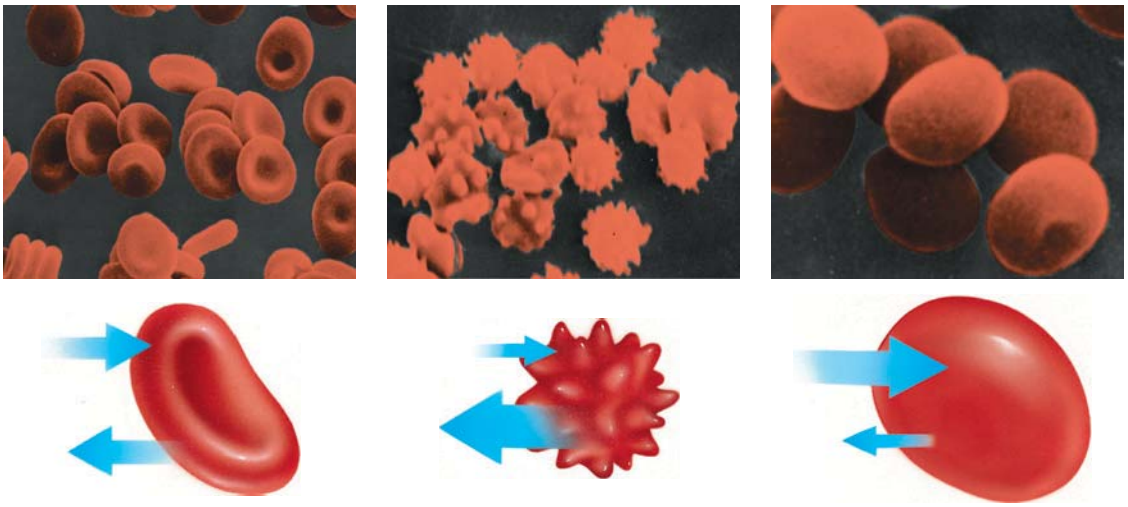
La ósmosis a través de la membrana plasmática es crucial para entender muchos procesos biológicos, incluyendo la captación de agua por las raíces de las plantas, la absorción en el intestino del agua ingerida y la reabsorción de agua en los riñones. Los organismos que viven en agua dulce deben consumir energía para contrarrestar la ósmosis. Protistas como los paramecios tienen vacuolas contráctiles que eliminan el agua que entra de forma continua al citosol, el cual es hipertónico con relación al agua dulce de los estanques en que viven. Los paramecios aprovechan la energía celular para bombear sales del citosol a la vacuola contráctil. Así pasa el agua por ósmosis y llena la vacuola, que entonces se contrae y lanza el agua por un poro de la membrana (*véase* la figura 4-15).

Casi toda célula vegetal viva está sostenida por el agua que entra por ósmosis. Como se vio en el capítulo 4, la mayor parte de las células vegetales tienen una membrana grande que engloba la vacuola central y que tiene abundantes acuaporinas. Las sustancias disueltas guardadas en la vacuola hacen que el contenido sea hipertónico respecto del citosol celular, el cual, por su parte, también es hipertónico con relación al fluido extracelular que baña las células. Por tanto, el agua pasa al citosol y luego a la vacuola por ósmosis. La presión del agua en la vacuola, llamada **presión de turgencia**, empuja al citoplasma contra la pared celular con fuerza considerable (**FIGURA 5-10a**).

Las paredes celulares son flexibles, así que las células vegetales dependen de la turgencia para sostenerse. Cuando no se riega una planta de interiores, la vacuola central y el citosol de las células pierde agua y la membrana plasmática se encoge y se aleja de la pared celular. Así como una pelota se desinfla cuando se queda sin aire, la planta se desploma si sus células pierden la presión de turgencia (**FIGURA 5-10b**). Ahora ya sabes por qué en la sección de frutas y verduras de tiendas y mercados siempre rocían con agua los productos: para que se vean frescos y en buen estado, con vacuolas centrales llenas.

El transporte que requiere energía es transporte activo, endocitosis y exocitosis

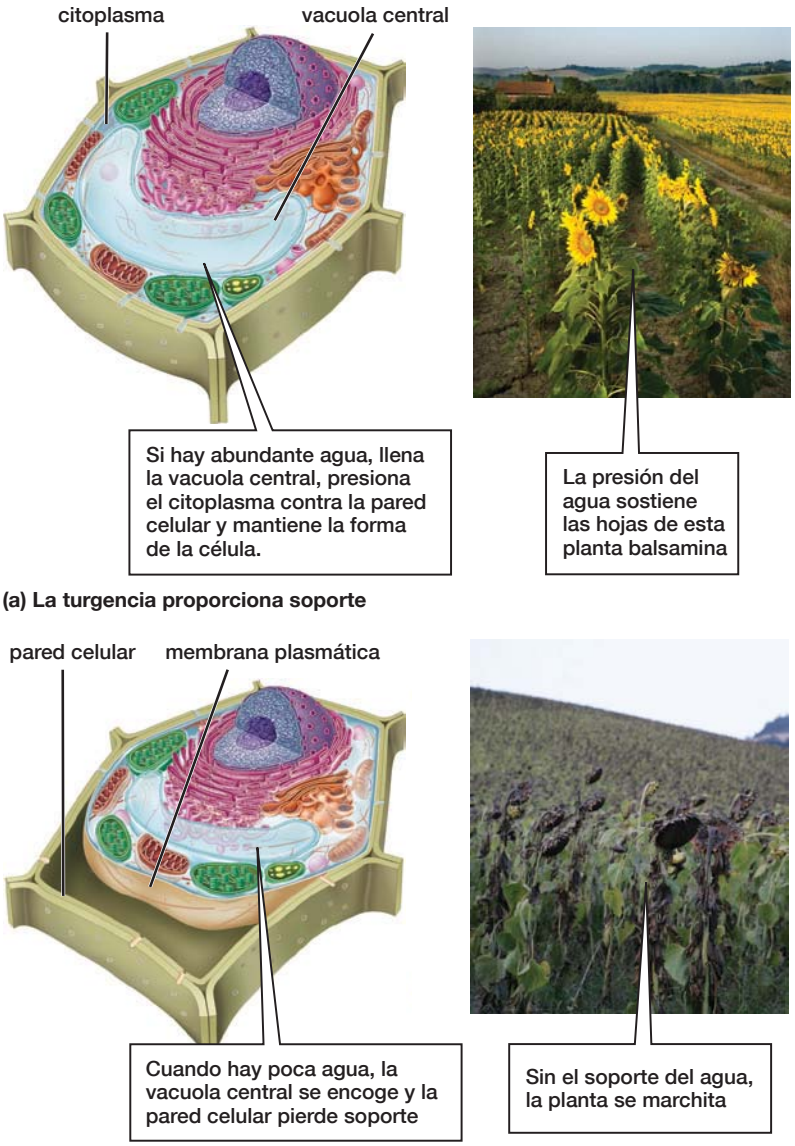
Sin gradientes de concentración en las membranas, una célula muere. Al formar gradientes y, en ciertas circunstancias, dejar que desaparezcan, las células regulan sus reacciones bioquímicas, res-



(a) Glóbulos rojos en una solución isotónica **(b) Glóbulos rojos en una solución hipertónica** **(c) Glóbulos rojos en una solución hipotónica**

▲ **FIGURA 5-9 Efectos de la ósmosis en los glóbulos rojos** **(a)** Las células se sumergen en una solución isotónica y conservan su forma normal con un hoyuelo. **(b)** Las células se encogen cuando se colocan en una solución hipertónica, pues sale más agua de la que entra. **(c)** Las células se hinchan cuando se colocan en una solución hipotónica.

PREGUNTA Una estudiante vierte agua destilada en una muestra de sangre. Al volver más tarde, observa la sangre al microscopio y no ve ningún glóbulo rojo. ¿Qué ocurrió?


citoplasma
vacuola central
Si hay abundante agua, llena la vacuola central, presiona el citoplasma contra la pared celular y mantiene la forma de la célula.
La presión del agua sostiene las hojas de esta planta balsamina
(a) La turgencia proporciona soporte
pared celular
membrana plasmática
Cuando hay poca agua, la vacuola central se encoge y la pared celular pierde soporte
Sin el soporte del agua, la planta se marchita
(b) La pérdida de turgencia marchita la planta

▶ **FIGURA 5-10 Turgencia en células vegetales** Las acuaporinas permiten al agua entrar y salir con rapidez de las vacuolas centrales en células vegetales. La célula y planta de la parte **(a)** están sostenidas por la turgencia del agua, mientras que en la parte **(b)** perdieron esa presión por deshidratación.

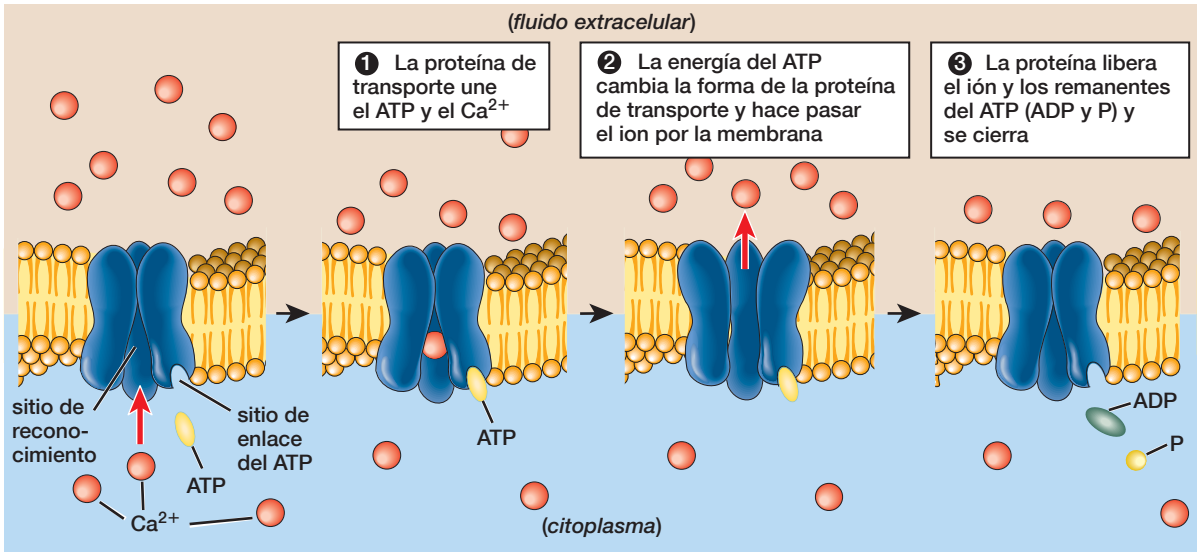
PREGUNTA Si una célula vegetal se pone en agua sin solutos, ¿acabará por reventar? ¿Y una célula animal? Explica.

ponden a los estímulos externos y obtienen energía química. Las señales eléctricas de las neuronas, la contracción de los músculos y la generación de ATP en mitocondrias y cloroplastos (*véanse* los capítulos 7 y 8) dependen de los gradientes de concentración de los iones. Pero los gradientes no se forman de manera espontánea, sino que requieren el transporte activo a través de la membrana.

El transporte activo utiliza energía para mover moléculas contra su gradiente de concentración

En el **transporte activo**, las proteínas de membrana utilizan energía celular para mover moléculas o iones por la membrana celular, en contra de su gradiente de concentración (FIGURA 5-11). Todas las células necesitan trasladar materiales "corriente arriba", en contra de su gradiente de concentración. Por ejemplo, toda célula requiere nutrimentos que están menos concentrados en el entorno que en el citoplasma de la célula. Otras sustancias, como los iones de sodio y calcio, se mantienen en concentraciones mucho menores dentro de la célula que en el fluido extracelular. Las células nerviosas mantienen gradientes de concentración de iones grandes porque sus señales eléctricas requieren un flujo rápido y pasivo de los iones cuando los canales se abren. Cuando estos iones se difunden dentro (o fuera) de la célula, sus gradientes de concentración deben reconstituirse por transporte activo.

Las proteínas de transporte activo abarcan todo el ancho de la membrana y tienen dos sitios activos. Uno (que puede estar hacia dentro o hacia fuera de la membrana plasmática, depen-


(fluido extracelular)
❶ La proteína de transporte une el ATP y el Ca^{2+}
❷ La energía del ATP cambia la forma de la proteína de transporte y hace pasar el ion por la membrana
❸ La proteína libera el ión y los remanentes del ATP (ADP y P) y se cierra
sitio de reconocimiento
sitio de enlace del ATP
ATP
Ca^{2+}
ATP
ADP
P
(citoplasma)

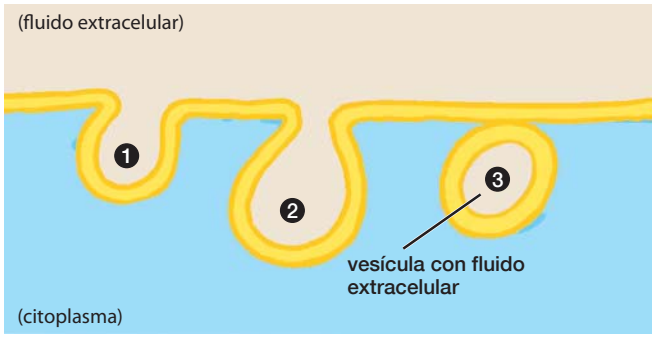
▲ **FIGURA 5-11 Transporte activo** El transporte activo utiliza energía celular para mover moléculas a través de la membrana plasmática y en contra del gradiente de concentración. Una proteína de transporte (azul) tiene un sitio de enlace de ATP y un sitio de reconocimiento de las moléculas que se van a transportar; en este caso, iones de calcio (Ca^{2+}). Observa que cuando el ATP dona su energía, pierde su tercer grupo fosfato y se convierte en ADP + P.

diendo de la proteína) enlaza a una molécula o ión, como los iones de calcio. Como se ve en la FIGURA 5-11 ❶, el segundo sitio, que siempre está dentro de la membrana, une a la molécula transportadora de energía, que por lo regular es el adenosín trifosfato (ATP; *véase* la página 51). El ATP cede energía a la proteína, con lo que ésta cambia de forma y mueve el ión de calcio por la membrana (FIGURA 5-11 ❷). La energía para el transporte activo viene de un enlace energético que une el último de los tres grupos fosfato del ATP. Al liberar su energía guardada, el ATP se convierte en ADP (adenosín difosfato) más un fosfato libre (FIGURA 5-11 ❸). Las proteínas del transporte activo se llaman a veces *bombas* (por analogía con las bombas de agua), porque usan energía para mover iones o moléculas en contra de un gradiente de concentración.

La célula engloba partículas o líquidos por endocitosis

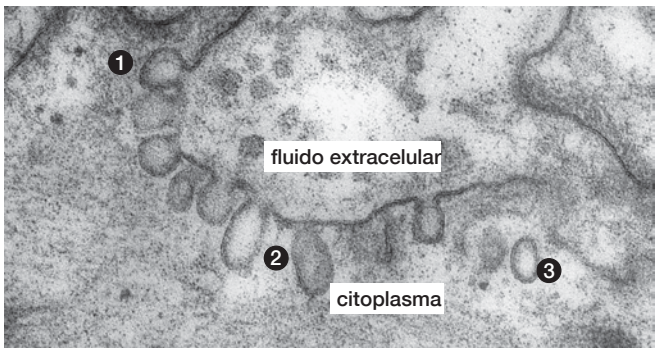
Una célula puede necesitar materiales de su entorno extracelular que son demasiado grandes para pasarlos por la membrana. Entonces, la membrana plasmática los engloba en vesículas que transporta dentro de la célula. Este proceso que requiere energía se llama **endocitosis** (en griego significa "dentro de la célula"). Aquí vamos a describir tres formas de endocitosis basadas en el tamaño y tipo del material adquirido y del método de adquisición: pinocitosis, endocitosis mediada por receptor y fagocitosis.

La pinocitosis lleva líquidos al interior de la célula En la **pinocitosis** ("bebida de la célula"), un segmento muy pequeño de la membrana plasmática sufre una depresión que se hace más profunda conforme se llena de fluido extracelular y sigue hundiéndose hasta extrangularse dentro del citosol para formar una vesícula diminuta que se desprende en el citoplasma (FIGURA 5-12). La pinocitosis introduce en la célula una gota de fluido ex-



❶ Se forma una depresión en la membrana plasmática que ❷ se hace más profunda, se ensancha y se llena de fluido extracelular. ❸ La membrana engloba al fluido extracelular formando una vesícula.

(a) Pinocitosis



(b) Imagen de MET de la pinocitosis

▲ **FIGURA 5-12 Pinocitosis** Los números encerrados en círculos corresponden a **(a)** el diagrama y **(b)** la micrografía de un microscopio electrónico de transmisión.

tracelular contenido en la depresión de la membrana. Por tanto, la célula adquiere materiales en la misma concentración que en el fluido extracelular.

La endocitosis mediada por receptores introduce moléculas específicas al interior de la célula. Con el fin de concentrar selectivamente materiales que no se mueven por los canales, las células toman moléculas o complejos de moléculas específicas (por ejemplo, paquetes que contengan lipoproteínas y colesterol) por medio de un proceso llamado **endocitosis mediada por receptor** (FIGURA 5-13). Este proceso depende de las proteínas receptoras especializadas situadas en la membrana plasmática en depresiones hondas llamadas *fosas recubiertas*. Cuando las moléculas correspondientes se unen a estos receptores, la fosa recubierta se desprende en la forma de una vesícula que lleva las moléculas al citoplasma.

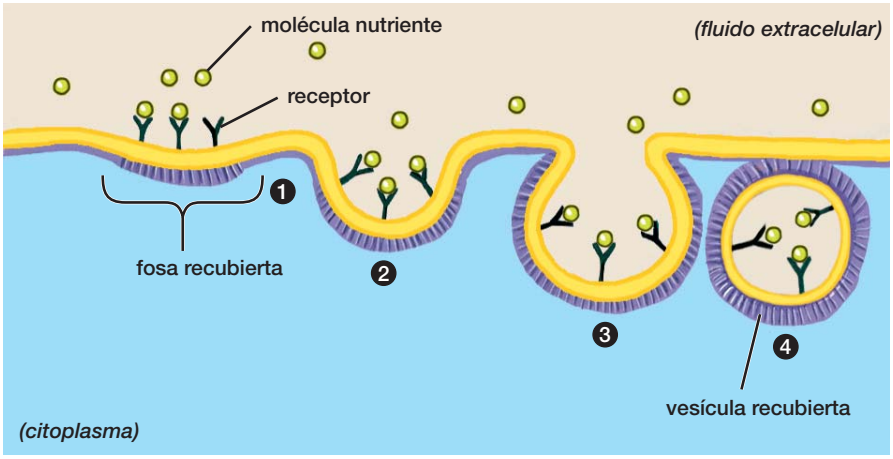
La fagocitosis lleva partículas grandes al interior de la célula. Por **fagocitosis** (que significa "acción de comer de la célula") la célula toma partículas grandes, incluyendo microorganismos (FIGURA 5-14). Por ejemplo, cuando el protista de agua dulce *Amoeba* detecta un suculento *paramecio*, extiende parte de su membrana exterior. Estas extensiones se llaman seudópodos (término latino que significa "pies falsos"). Los seudópodos se fusionan alrededor de la presa, con lo que la engloban dentro de una vesícula llamada **vacuola alimentaria**, para ser digerida (FIGURA 5-14b). Como la *Amoeba*, los leucocitos fagocitan y someten a digestión intracelular a bacterias invasoras que engloban y destruyen, en un drama que ocurre dentro de tu cuerpo (FIGURA 5-14c).

La exocitosis expulsa material de la célula

Las células también usan energía para desechar las partículas que no se digirieron o para secretar sustancias, como hormonas, al fluido extracelular por medio de **exocitosis** (término griego que significa "fuera de la célula"; FIGURA 5-15). En la exocitosis, una vesícula rodeada de membrana y que lleva el material que se va a expulsar pasa a la superficie de la célula, donde la membrana de la vesícula se fusiona con la membrana plasmática. La vesícula se abre al líquido extracelular para que su contenido se difunda por el fluido fuera de la célula.

El intercambio de materiales por las membranas influye en el tamaño y la forma de la célula

Como vimos en el capítulo 4, casi todas las células son demasiado pequeñas para ser detectadas a simple vista. Tienen un diámetro



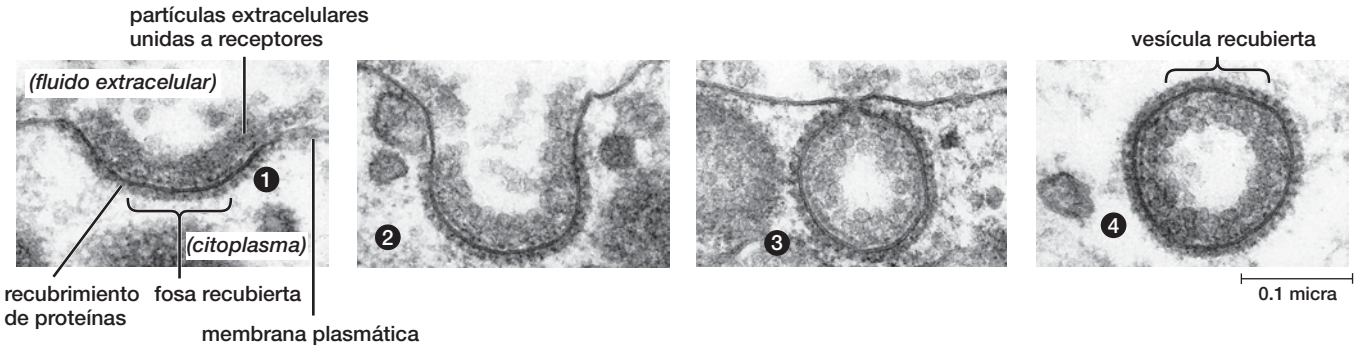
1 Las proteínas receptoras de moléculas o complejos de moléculas específicas se encuentran dentro de fosas recubiertas.

2 Los receptores se unen a las moléculas y la membrana se forma una depresión.

3 La región de la fosa recubierta engloba las moléculas unidas a los receptores.

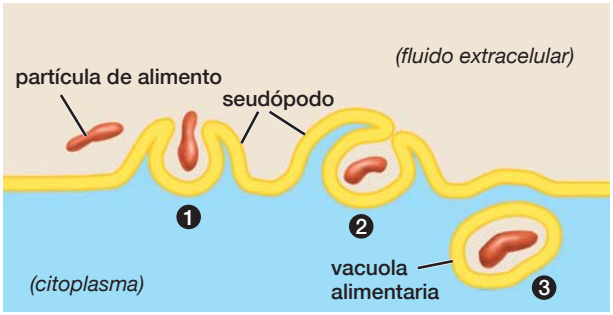
4 Se desprende en el citoplasma una vesícula ("vesícula recubierta") que contiene las moléculas enlazadas.

(a) Endocitosis mediada por receptor



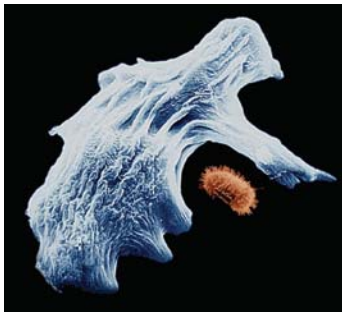
(b) Imagen de TEM de endocitosis mediada por receptor

▲ **FIGURA 5-13 Endocitosis mediada por receptor** Los números encerrados en círculos corresponden a **(a)** el diagrama y **(b)** la micrografía de un microscopio electrónico de transmisión.

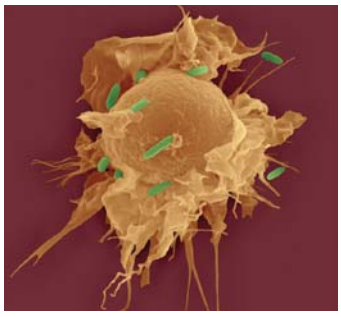


❶ La membrana plasmática proyecta seudópodos hacia una partícula extracelular (por ejemplo, comida). ❷ Los extremos de los seudópodos se fusionan y engloban la partícula. ❸ Se forma una vesícula llamada vacuola alimentaria que contiene la partícula englobada.

(a) Fagocitosis

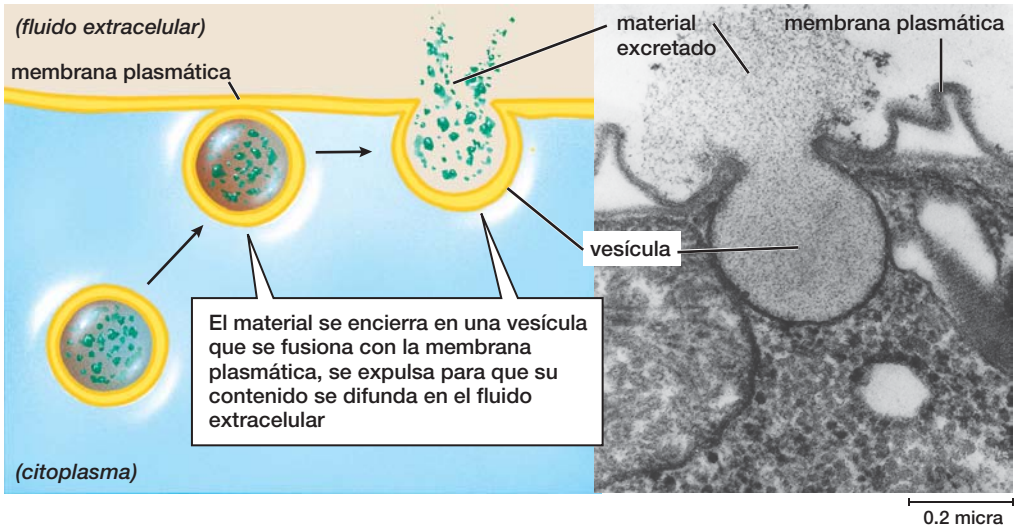


(b) Una *Amoeba* fagocita un *paramecio*



(c) Un leucocito ingiere bacterias

▲ **FIGURA 5-14 Fagocitosis** **(a)** Mecanismo de la fagocitosis. Las fotografías de **(b)** una *Amoeba* y **(c)** un leucocito fueron tomadas con un microscopio electrónico de barrido, que da imágenes tridimensionales. El color es generado por computadora para distinguir las células.

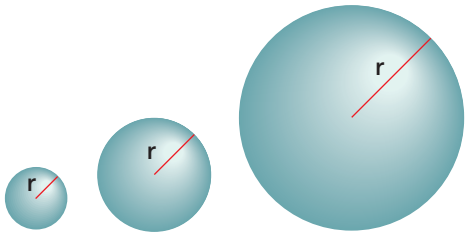

(fluido extracelular)
membrana plasmática
material excretado
membrana plasmática
vesícula
El material se encierra en una vesícula que se fusiona con la membrana plasmática, se expulsa para que su contenido se difunda en el fluido extracelular
(citoplasma)
0.2 micra

◀ **FIGURA 5-15 Exocitosis** La exocitosis es, por su función, lo contrario de la endocitosis.

PREGUNTA ¿En qué difiere la exocitosis de la difusión de materiales al exterior de la célula?

aproximado de 1 a 100 micras (millonésimas de metro; *véase* la figura 4-1). ¿Por qué? Cuando una célula más o menos esférica crece, sus regiones internas van quedando más alejadas de la membrana plasmática, que es la que adquiere los nutrimentos de la célula y elimina los productos de desecho. Buena parte del intercambio ocurre por difusión lenta. En una hipotética célula gigante de 20 centímetros de diámetro, las moléculas de oxígeno tardarían 200 días en difundirse al centro de la célula, pero para entonces ésta ya se habría muerto por falta de oxígeno. Además, conforme la esfera crece, su volumen aumenta con mayor rapidez que su área superficial. Entonces, una célula grande y aproximadamente esférica (que necesitaría más nutrimentos y produciría más desechos) tendría una membrana de área relativamente menor para realizar este intercambio que si fuera una célula esférica pequeña (**FIGURA 5-16**).

En una célula muy grande y aproximadamente esférica, el área superficial de la membrana plasmática sería demasiado pequeña y las distancias de la difusión excesivamente grandes para cubrir las necesidades metabólicas de la célula. Estas restricciones limitan el tamaño de las células; sin embargo, algunas se vuel-



distancia al centro (r)	1.0	2.0	4.0
área superficial ($4\pi r^2$)	12.6	50.3	201.1
volumen ($4/3\ \pi r^3$)	4.2	33.5	268.1
área/volumen	3.0	1.5	0.75

▲ **FIGURA 5-16 Relaciones entre el área superficial y el volumen** A medida que aumenta el tamaño de la esfera, su volumen se incrementa mucho más que su área superficial. Así, una célula esférica grande tiene un área superficial relativamente menor por la cual obtener nutrimentos y eliminar los desechos. Como resultado, las células aproximadamente esféricas son muy pequeñas.

ven muy grandes porque su forma alargada aumenta su área superficial y se mantiene la proporción entre el área superficial y un volumen relativamente alto. Como otro ejemplo, las células que revisten el interior del intestino delgado tienen una membrana plasmática que se proyecta y pliega en una especie de flecos llamados **microvellosidades** (*véase* la figura 5-17a, imagen central). Estas microvellosidades crean una enorme área superficial para que la membrana absorba nutrimentos de la comida digerida.

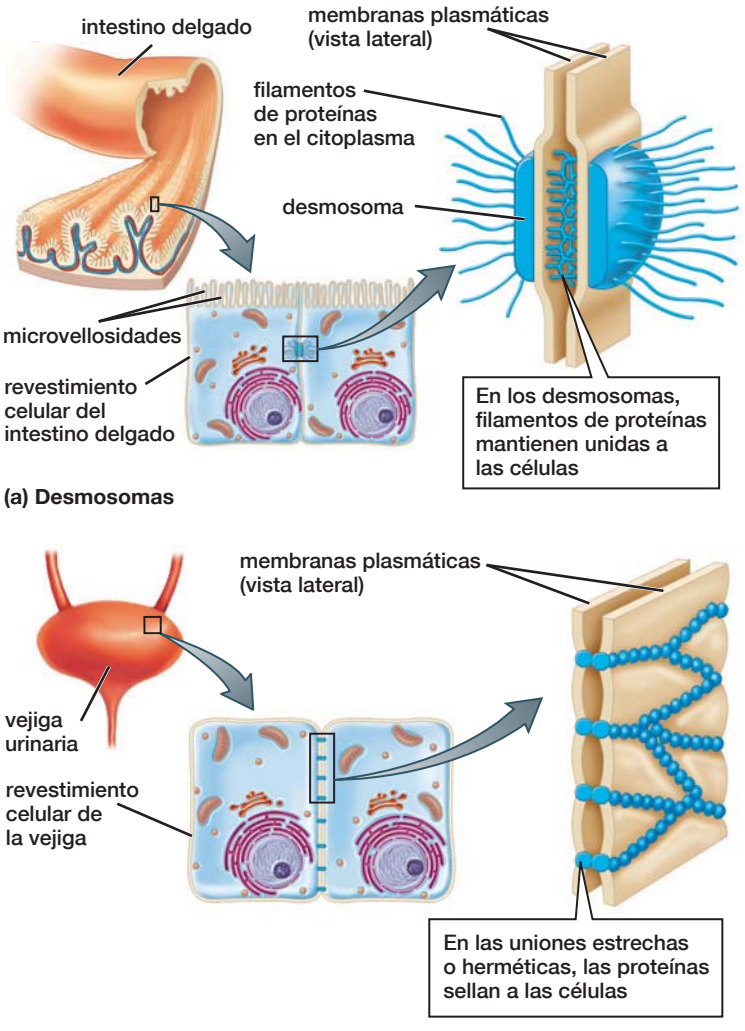
BioFlix™ Membrane Transport (disponible en inglés)

5.3 ¿CÓMO LAS UNIONES ESPECIALIZADAS PERMITEN A LAS CÉLULAS ESTABLECER CONEXIONES Y COMUNICARSE?

En los organismos multicelulares, estructuras especializadas de la membrana plasmática mantienen unidos grupos de células y establecen rutas por las que las células se comunican con sus vecinas. Dependiendo del organismo y la célula, hay cuatro formas de conexión intercelular: desmosomas, uniones estrechas o herméticas, uniones en hendidura o gap y plasmodesmos. Estos últimos se restringen a las células vegetales, mientras que los otros tipos se encuentran sólo en las células animales.

Los desmosomas unen a las células

Muchos de los tejidos animales se estiran, comprimen y doblan cuando el animal se mueve. Las células de la piel, intestino, vejiga urinaria y otros órganos deben adherirse de manera firme unas a otras para no desgarrarse en las tensiones del movimiento. Estos tejidos animales tienen uniones llamadas **desmosomas**, que unen células contiguas (FIGURA 5-17a). En una desmosoma, las membranas de células contiguas se unen por un complejo de diversas proteínas de enlace. Proteínas con filamentos intermedios del citoesqueleto se encuentran unidas dentro de los desmosomas y se extienden al interior de cada célula, lo que refuerza la unión.


intestino delgado
membranas plasmáticas (vista lateral)
filamentos de proteínas en el citoplasma
desmosoma
microvellosidades
revestimiento celular del intestino delgado
En los desmosomas, filamentos de proteínas mantienen unidas a las células
(a) Desmosomas
membranas plasmáticas (vista lateral)
vejiga urinaria
revestimiento celular de la vejiga
En las uniones estrechas o herméticas, las proteínas sellan a las células
(b) Uniones herméticas

▶ FIGURA 5-17 **Estructuras de unión de las células** **(a)** Las células que revisten el intestino delgado están unidas por desmosomas. Filamentos de proteína unidos a la superficie interna de cada desmosoma se extienden al citoplasma y se unen a otros filamentos de la célula, fortaleciendo la conexión entre ellas. **(b)** Las uniones estrechas o herméticas impiden las fugas entre células, como en la vejiga urinaria.

Las uniones estrechas impiden las filtraciones en las células

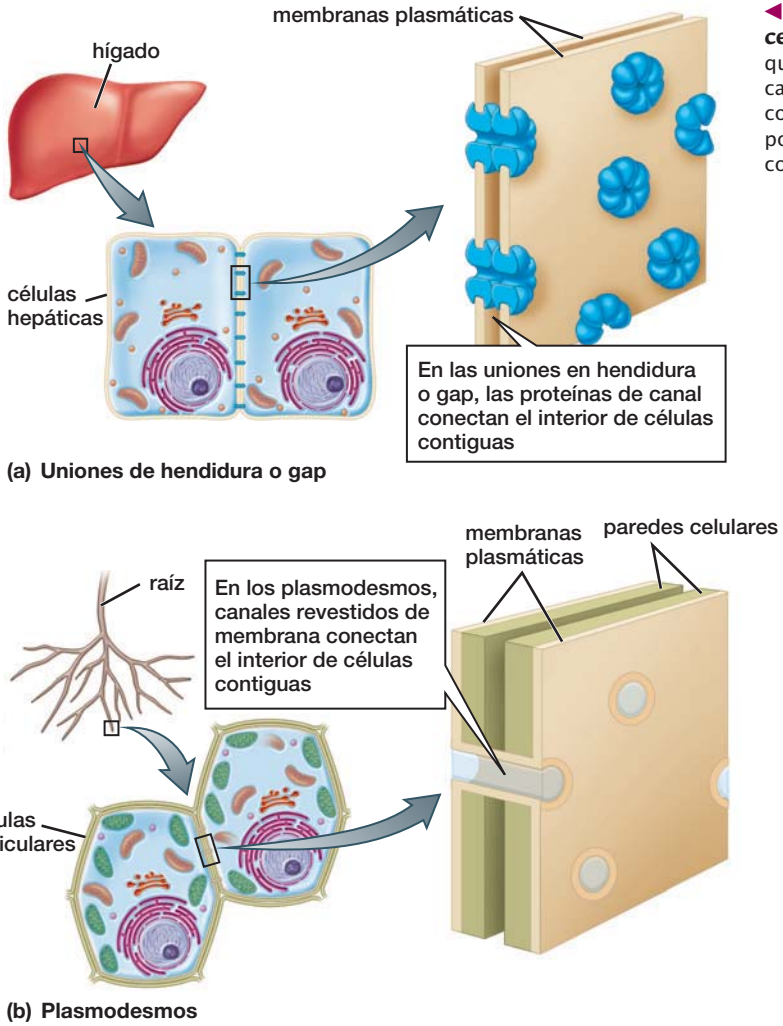
El cuerpo de los animales contiene muchos tubos y sacos que deben guardar su contenido sin perderlo; por ejemplo, una piel con fugas o una vejiga urinaria con escurrimientos sería un desastre para el resto del organismo. Cuando las células deben crear una barrera impermeable, los espacios entre ellas se bloquean con proteínas de unión especiales insertadas en las membranas de células contiguas. Estas proteínas forman **uniones estrechas o herméticas** al adherirse unas a otras y unir células por rutas definidas, casi como si las dos membranas estuvieran cosidas (FIGURA 5-17b).

Las uniones en hendidura o gap y plasmodesmos permiten la comunicación entre células

Los organismos multicelulares deben coordinar las acciones de las células que los componen. En los animales, una proporción muy grande de las células se comunican por canales formados por proteínas de unión que conectan el interior de células contiguas. Estos canales intercelulares se llaman **uniones en hendidura o gap** (FIGURA 5-18a). Las hormonas, nutrimentos, iones y señales eléctricas pueden pasar por los canales formados por estas uniones.

Prácticamente todas las células vivas de las plantas están conectadas unas a otras por **plasmodesmos**, que son orificios en las paredes celulares de células contiguas. Estas aperturas, revestidas con membrana plasmática y llenas de citosol, revisten el interior de células contiguas (FIGURA 5-18b). Muchas células vegetales tienen miles de plasmodesmos que permiten al agua, nutrimentos y hormonas el libre paso de una célula a otra.

A lo largo del texto se revisarán muchas veces a los conceptos de estructura de la membrana y transporte vistos en este capítulo. Entender la diversidad de los lípidos y proteínas de las membranas es clave para entender no sólo la célula aislada, sino a órganos completos, que no podrían funcionar sin las propiedades especializadas de las membranas de las células que los componen.


membranas plasmáticas
hígado
células hepáticas
En las uniones en hendidura o gap, las proteínas de canal conectan el interior de células contiguas
(a) Uniones de hendidura o gap
membranas plasmáticas
paredes celulares
raíz
En los plasmodesmos, canales revestidos de membrana conectan el interior de células contiguas
células radiculares
(b) Plasmodesmos

◀ **FIGURA 5-18 Estructuras de comunicación celular (a)** Las uniones en hendidura o gap, como las que se encuentran entre las células del hígado, contienen canales intercelulares que conectan el citoplasma de células contiguas. **(b)** Las células vegetales están conectadas por plasmodesmos, que unen el citoplasma de células contiguas.

Estudio de caso otro vistazo

Venenos nocivos

Los venenos de la serpiente de cascabel y de la araña reclusa parda son una mezcla compleja de proteínas venenosas. En cada caso, las proteínas que causan los peores síntomas son enzimas. Como se verá en el capítulo 6, las enzimas desintegran las moléculas biológicas sin sufrir cambios.

Las enzimas toman el nombre de la molécula que degradan más el sufijo *–asa*, para señalar que la proteína es una enzima. Varias de las enzimas tóxicas del veneno de la serpiente y la araña son fosfolipasas; el nombre indica que degradan los fosfolípidos. Ya sabes que dentro de las membranas celulares, la parte de la bicapa fluida (con la que la membrana mantiene los gradientes cruciales para la vida) consta de fosfolípidos.

Aunque las fosfolipasas y otras proteínas tóxicas que forman el "brebaje de bruja" del veneno de la araña y la serpiente de cascabel varían con cada especie; en ambos casos el veneno ataca las membranas celulares, de modo que las células se rompen y mueren. La muerte celular destruye el tejido alrededor de la mordida de la serpiente de cascabel o la mordedura de la araña reclusa parda (**FIGURA 5-19**). Las fosfolipasas también atacan las membranas de las células capilares, rompen estos diminutos vasos sanguíneos y hacen que sangre la piel alrededor de las heridas. También atacan las membranas de los glóbulos rojos (que llevan oxígeno a todo el organismo) y por eso estos venenos pueden causar anemia (cantidad insuficiente de glóbulos rojos), aunque esto es mucho más común en la serpiente de cascabel que en la araña reclusa parda. En casos extremos, el daño a los capilares puede causar una hemorragia, no sólo en la herida, sino también interna. Las fosfolipasas de la serpiente de cascabel también atacan las células musculares, lo que causó el grave daño en el brazo de Justin.

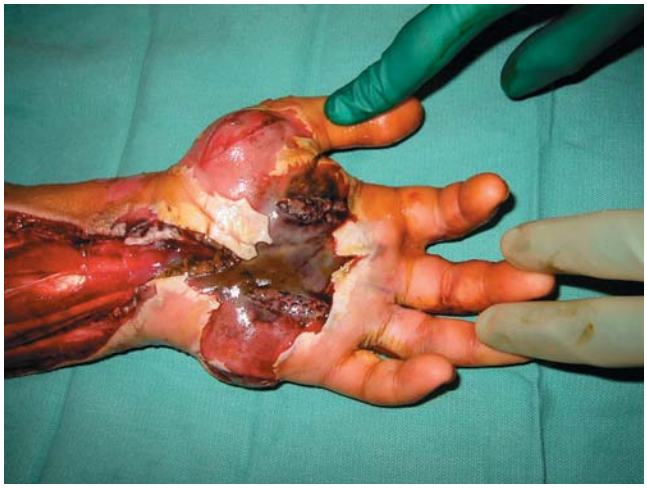
Justin requirió grandes cantidades de antiveneno, que contiene proteínas especializadas que se unen y neutralizan el veneno de la serpiente. Por desgracia, no hay un antídoto para la mordedura de la araña reclusa parda, de modo que el tratamiento consiste en prevenir la infección y controlar el dolor y la inflamación, y aguardar con paciencia a que sane la herida, lo que puede tardar meses.

Aunque el ataque de serpientes y arañas puede tener graves consecuencias, en el continente americano son pocos los animales de estas especies que son peligrosos para las personas. La mejor defensa es aprender cuáles viven en la zona y dónde prefieren estar. Si tus actividades te llevan a esos lugares, lleva ropa de protección y mira siempre dónde pones las manos o los pies. Con conocimiento de causa, podemos convivir en paz con arañas y serpientes para evitar su ataque y mantener intacta la membrana de nuestras células.

Considera esto

Se encuentran fosfolipasas y otras enzimas digestivas en el aparato digestivo de los animales (incluyendo de seres humanos, serpientes y arañas), así como en el veneno de arañas y serpientes. ¿Qué funciones cumplen las fosfolipasas en el veneno de la serpiente de cascabel y la araña reclusa parda que son diferentes de las funciones de estas enzimas en el aparato digestivo?

(a) Mordedura de araña reclusa parda



(b) Mordida de una serpiente de cascabel a Justin

▲ **FIGURA 5-19 Las fosfolipasas de los venenos destruyen células** En **(a)**, la mordida de una araña reclusa parda, y en **(b)**, la mano de Justin 36 horas después de que lo mordiera una serpiente de cascabel, se muestra la gran destrucción de tejido causada por las fosfolipasas.

Repaso del capítulo

Resumen de los conceptos clave

5.1 ¿Cómo se relaciona la estructura de una membrana con su función?

La membrana plasmática consta de una bicapa de fosfolípidos en la que se encuentran insertadas diversas proteínas. Aísla el citoplasma del ambiente externo, regula la entrada y salida de materiales de la célula, favorece la comunicación entre células, forma uniones dentro de las células y entre unas y otras, y regula muchas reacciones bioquímicas. Hay cinco tipos principales de proteínas: *1)* proteínas receptoras, que unen las moléculas y estimulan los canales dentro de la célula; *2)* proteínas de reconocimiento, que marcan a las células; *3)* enzimas, que favorecen las reacciones químicas; *4)* proteínas de unión, que anclan la membrana plasmática al citoesqueleto y la matriz extracelular o que une a las células unas con otras, y *5)* proteínas de transporte, que regulan el movimiento de muchas sustancias solubles al agua por la membrana.

5.2 ¿Cómo pasan las sustancias por las membranas?

La difusión es el movimiento de partículas de regiones de mayor a menor concentración. En la difusión simple, agua, gases disueltos y moléculas liposolubles se difunden por la bicapa lipídica. Durante la difusión facilitada, las proteínas portadoras o de canal dejan pasar el agua o las moléculas disueltas en agua por la membrana celular, siguiendo sus gradientes de concentración y sin gasto de energía de la célula.

La ósmosis es la difusión del agua por la membrana permeable selectiva siguiendo el gradiente de concentración por la bicapa lipídica o por las acuaporinas.

El transporte que requiere proteínas comprende el transporte activo, en el que las proteínas portadoras usan energía celular (ATP) para impulsar el cruce de moléculas por la membrana plasmática, en contra del gradiente de concentración. Por endocitosis se adquiere fluido extracelular, moléculas grandes y partículas de alimento. La endocitosis comprende la pinocitosis, endocitosis mediada por receptor y fagocitosis. Por exocitosis se produce la secreción de sustancias (como las hormonas) y la excreción de partículas de desechos de la célula.

BioFlix™ Membrane Transport (disponible en inglés

5.3 ¿Cómo las uniones especializadas permiten a las células establecer conexiones y comunicarse?

Las uniones de las células animales son: *1)* desmosomas, que unen células contiguas y evitan que los tejidos se desgarren en los movimientos ordinarios; *2)* uniones estrechas o herméticas, cierran a prueba de fugas los espacios entre células contiguas, y *3)* uniones en hendidura o gap, que conectan el citoplasma de células contiguas. Los plasmodesmos conectan el citoplasma de células contiguas.

Términos clave

acuaporina, *84*
bicapa lipídica, *79*
concentración, *82*
desmosoma, *92*
difusión, *82*
difusión facilitada, *84*
difusión simple, *84*
disolvente, *82*
endocitosis, *89*
endocitosis mediada por receptor, *90*
enzima, *82*
exocitosis, *90*
fagocitosis, *90*
fluido, *82*
glucoproteína, *81*
gradiente, *82*
gradiente de concentración, *82*
hipertónico, *85*
hipotónico, *85*
isotónico, *85*
microvellosidades, *92*
modelo del mosaico fluido, *78*
ósmosis, *85*
pinocitosis, *89*
plasmodesmos, *93*
presión de turgencia, *87*
proteína de canal, *82*
proteína de reconocimiento, *82*
proteína de transporte, *82*
proteína de unión, *82*
proteína portadora, *82*
proteína receptora, *81*
selectivamente permeable, *83*
soluto, *82*
transporte activo, *88*
transporte pasivo, *83*
transporte que requiere energía, *83*
unión en hendidura o gap, *93*
unión estrecha o hermética, *93*
vacuola alimentaria, *90*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Las membranas constan de una bicapa de _____ en la que se encuentran suspendidas proteínas de cinco clases basadas en su función: las proteínas _____, _____, _____, _____ y _____.
2. Se dice que una membrana que es permeable a unas sustancias pero no a otras es _____. El movimiento de una sustancia por una membrana a favor de su gradiente de concentración se llama _____. Cuando se aplica al agua, este fenómeno se llama _____. El movimiento de las sustancias por una membrana en contra de su gradiente de concentración se llama _____.
3. Las membranas que son más fluidas tienen fosfolípidos con más _____ en las colas de los ácidos grasos. Dos factores ambientales que disminuyen la fluidez de la membrana son _____ y _____.
4. La difusión facilitada comprende proteínas _____ o _____. La difusión a través de la capa de fosfolípidos se llama difusión _____. Las moléculas que siguen esta ruta deben ser solubles en _____ o ser muy pequeñas y no tener carga eléctrica neta.
5. El transporte que requiere energía incluye los siguientes tres procesos: _____, _____ y _____. ¿Cuál de éstos usa ATP? _____
6. Después de cada molécula, coloca el término que mejor describe el proceso por el que se mueve a través de una membrana plasmática: dióxido de carbono: _____; alcohol etílico: _____; ión sodio: _____; glucosa: _____.

7. El proceso general por el que fluidos o partículas se transportan en las células se llama _____. ¿Este proceso requiere energía? El término específico del fluido que queda englobado es _____ y de las partículas que quedan englobadas, _____. Las partículas englobadas entran en la célula en sacos revestidos de membrana llamados _____.

Preguntas de repaso

1. Describe y traza un diagrama con la estructura de la membrana plasmática. ¿Cuáles son los dos tipos principales de moléculas de la membrana plasmática? ¿Cuál es la función general de cada uno?
2. ¿Cuáles son las cinco categorías de proteínas que se encuentran en las membranas plasmáticas y cuál es la función de cada una?
3. Define *difusión* y compara el proceso con la ósmosis. ¿De qué manera la difusión y la ósmosis mantienen la firmeza de las hojas?
4. Define *hipotónico* e *isotónico*. ¿Cuál sería el destino de una célula animal sumergida en cada una de estas soluciones?
5. Describe los siguientes tipos de transporte en las células: difusión simple, difusión facilitada, transporte activo, pinocitosis, endocitosis mediada por receptor, fagocitosis y exocitosis.
6. Nombra la proteína que permite la difusión facilitada del agua. ¿Que experimento demostró la función de esta proteína?
7. Imagina un recipiente con una solución de glucosa dividido en dos compartimentos (A y B) por una membrana que es permeable al agua y a la glucosa, pero no a la sacarosa. Si se agrega sacarosa al compartimento A, ¿cómo cambiará el compartimento B? Explica.
8. Nombra cuatro tipos de uniones entre células y describe sus funciones. ¿Cuáles son propias de las plantas y cuáles de los animales?

Aplicación de conceptos

1. Diversas células tienen una membrana plasmática ligeramente distinta. Por ejemplo, la membrana plasmática de un paramecio es apenas 1% tan permeable al agua como la membrana plasmática de los glóbulos rojos humanos. Plantea una hipótesis que explique esta diferencia. ¿Es probable que el paramecio tenga acuaporinas en su membrana plasmática? Explica tu respuesta.
2. Pronostica y esboza la configuración de fosfolípidos colocados en aceite vegetal. Explica tu predicción.
3. La parte líquida de la sangre en la que están suspendidos los glóbulos rojos se llama plasma. ¿El plasma es isotónico, hipertónico o hipotónico respecto de los glóbulos rojos? Explica.
4. Algunas células del sistema nervioso se envuelven en partes de las neuronas y hacen las veces de aislamiento de las señales eléctricas que recorren el interior de esas células. Estas señales de las neuronas son transportadas por iones. Dadas las funciones generales de las proteínas y los lípidos en la membrana celular, ¿qué componente pronosticarías que sea el más abundante en estas células? Explica.

Visita a www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Flujo de energía en la vida de la célula

Capítulo 6

Estudio de caso

Energía liberada

Imagina una enorme multitud con gente en sillas de ruedas, una mujer que lucha contra el cáncer, un defensor de la vida silvestre vestido como rinoceronte, un hombre de 91 años que avanza a paso lento, un bombero que lleva su uniforme completo para honrar a sus compañeros caídos, un hombre con una sola pierna y muletas, y ciegos guiados por quienes ven. Todos ellos participan en una prueba de 42 kilómetros, una odisea personal y un testimonio colectivo de esperanza, persistencia y tenacidad humana.

Los más de 20 mil corredores de la maratón de Nueva York gastan en conjunto más de 50 millones de calorías y en total recorren cerca de 32 mil 200 kilómetros. Al terminar, refrescan el cuerpo sobrecalentado con agua y se reconstituyen con bebidas y bocadillos. Por último, los corredores vuelven a sus hogares, repartidos por todo el mundo, en coches, autobuses y aviones que queman vastas cantidades de combustible y generan enormes cantidades de calor.

¿Qué es exactamente la energía? ¿Nuestro cuerpo la usa siguiendo los mismos principios que gobiernan el consumo de energía de los motores de automóviles y aviones? ¿Por qué nuestro cuerpo genera calor y por qué despedimos más calor cuando hacemos ejercicio que cuando vemos la televisión?

▲ El cuerpo de estos corredores de la maratón de Nueva York convierten la energía almacenada en energía cinética y térmica. El martilleo de sus pisadas sacude el puente Verrazano Narrows.

De un vistazo

Estudio de caso Energía liberada

6.1 ¿Qué es la energía?

Las leyes de la termodinámica describen las propiedades básicas de la energía

Estudio de caso continuación Energía liberada

Los seres vivos aprovechan la energía solar para crear las condiciones de baja entropía para la vida

6.2 ¿Cómo fluye la energía en las reacciones químicas?

Las reacciones exergónicas liberan energía

Estudio de caso continuación Energía liberada

Las reacciones endergónicas requieren un aporte neto de energía

6.3 ¿Cómo se transporta la energía en las células?

El ATP es el principal portador de energía en las células

Los portadores de electrones también transportan energía en las células

Las reacciones acopladas enlazan las reacciones exergónicas con las endergónicas

6.4 ¿Cómo favorecen las enzimas las reacciones bioquímicas?

A temperatura corporal, las reacciones espontáneas ocurren con demasiada lentitud para sostener la vida

Los catalizadores reducen la energía de activación

Las enzimas son catalizadores biológicos

6.5 ¿Cómo regulan las células sus reacciones metabólicas?

Las velocidades de reacción aumentan con el incremento de las concentraciones de sustratos o enzimas

Estudio de caso continuación Energía liberada

Las células regulan la síntesis de enzimas

Las células regulan la actividad enzimática

Guardián de la salud La falta de una enzima puede causar intolerancia a la lactosa o fenilcetonuria

Venenos, fármacos y condiciones ambientales influyen en la actividad de las enzimas

Estudio de caso otro vistazo Energía liberada

6.1 ¿QUÉ ES LA ENERGÍA?

La **energía** es la capacidad para realizar un trabajo. Un **trabajo** es la transferencia de energía a un objeto para que se mueva. No siempre es fácil ver los objetos en los que actúa la energía o siquiera medirlos. Es obvio que los maratonistas de nuestro estudio de caso hacen trabajo y producen movimiento: su pecho palpita, sus brazos oscilan y sus piernas dan zancadas para impulsar su cuerpo incansablemente durante 42 kilómetros. La **energía química**, que es energía contenida en las moléculas y liberada por reacciones químicas, impulsa este trabajo muscular. El cuerpo de los corredores guarda moléculas que suministran energía química (carbohidratos como el glucógeno en hígado y músculos y los lípidos como las grasas en tejido adiposo). Las células utilizan moléculas especializadas, como el ATP, para tomar, guardar brevemente y transferir energía de una reacción química a la siguiente. Las contracciones musculares dan por resultado interacciones entre proteínas especializadas, impulsadas por la energía química que se desprende de las moléculas de ATP. Las contracciones sincronizadas de las células musculares mueven el cuerpo de los corredores, un trabajo que se realiza con la energía química.

Hay dos tipos fundamentales de energía, la potencial y la cinética, cada una con varias formas. La **energía potencial** —la energía que está guardada— comprende la energía química conservada en los enlaces que unen a los átomos de las moléculas, la energía eléctrica almacenada en una pila y la energía de posición que tiene un pingüino listo para zambullirse (**FIGURA 6-1**). La **energía cinética** es la energía del movimiento. Abarca la luz (movimiento de fotones), calor (movimiento de moléculas), electricidad (movimiento de partículas con carga eléctrica) y todo movimiento de objetos grandes: el clavado de un pingüino (*véase* la figura 6-1), tus ojos al recorrer esta página y los maratonistas que luchan por completar la durísima prueba. En las condiciones correctas, la energía cinética se transforma en energía potencial y viceversa. Por ejemplo, un pingüino convierte la energía de su movimiento en energía potencial de posición cuando sale del agua y trepa el témpano. En la fotosíntesis (*véase* el capítulo 7), se capta la energía cinética de la luz y se transforma en energía potencial en los enlaces químicos. Para entender los flujos y los cambios de la energía necesitamos saber más sobre las propieda-

▲ **FIGURA 6-1 De energía potencial a cinética** Posado en lo alto del témpano, el cuerpo del pingüino tiene energía potencial; cuando se lanza de clavado, ésta se convierte en cinética con el movimiento del ave. Por último, parte de su energía cinética se transfiere al agua y hace que ondule y salpique.

des y operación de la energía, que son las que describen las leyes de la termodinámica.

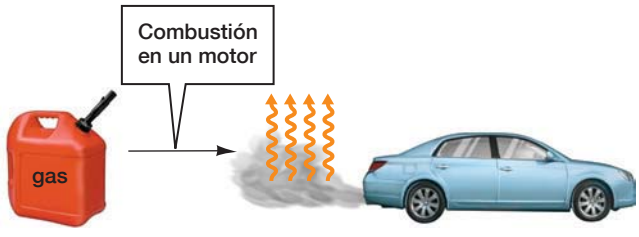
Las leyes de la termodinámica describen las propiedades básicas de la energía

Las **leyes de la termodinámica** describen la cantidad (total) y la cualidad (utilidad) de la energía. La **primera ley de la termodinámica** establece que la energía no se crea ni se destruye por medios ordinarios (reacciones nucleares, en los que la materia se transforma en energía, son la excepción). Sin embargo, la energía puede cambiar de forma; por ejemplo, de energía luminosa a energía térmica y química. Si se tiene un **sistema cerrado,** en el que ni la energía ni la materia pueden entrar ni salir, y si es posible medir la energía en todas sus formas antes y después de un suceso cualquiera, veríamos que la energía total, antes y después, no cambió. Por tanto, la primera ley de la termodinámica se llama también **ley de la conservación de la energía**.

Para ilustrar la primera ley, piensa en un automóvil. Antes de girar la llave del encendido, la energía del vehículo está en forma potencial, guardada en los enlaces químicos del combustible. Al transitar, aproximadamente 25% de esta energía potencial se transforma en la energía cinética del movimiento. Ahora bien, según la primera ley de la termodinámica, la energía no se crea ni se destruye. ¿Dónde está la energía "perdida"? La combustión de la gasolina no sólo impulsa el coche, sino que también calienta el motor, el escape y el aire alrededor del automóvil. La fricción de las llantas sobre el pavimento calienta la calle. Así, como lo dicta la primera ley, no se pierde energía; la cantidad total de energía es la misma, aunque cambió de forma.

La **segunda ley de la termodinámica** establece que cuando la energía se convierte de una forma en otra, la cantidad de energía útil decrece. Dicho de otra manera, la segunda ley establece que todas las reacciones o cambios físicos hacen que la energía se convierta en formas cada vez menos útiles. Por ejemplo, 75% de la energía almacenada en la gasolina que no impulsa el coche se convirtió en calor (FIGURA 6-2). El calor es una forma menos aprovechable de la energía porque únicamente aumenta el movimiento aleatorio de las moléculas del automóvil, el aire y la calle.

De la misma manera, la energía térmica que liberan en el aire los corredores cuando los alimentos "se queman" en su organismo, no puede aprovecharse para que corran más rápido. Así, la segunda ley de la termodinámica establece que ningún proceso de conversión de energía, incluyendo los que ocurren en el cuerpo, es 100% eficiente al usar energía para un fin determinado.



▲ **FIGURA 6-2 Las conversiones de energía dan por resultado una pérdida de energía útil**

Estudio de caso continuación

Energía liberada

Como el motor de un automóvil, el cuerpo del maratonista sólo es 25% eficiente al convertir la energía química en movimiento; casi la totalidad del restante 75% se pierde como calor. Un maratonista bien entrenado que termina la carrera en dos horas genera suficiente calor para elevar su temperatura corporal aproximadamente un grado centígrado cada tres minutos. Si no pudiera disipar el calor, se derrumbaría por sobrecalentamiento antes de 10 minutos. Por suerte, gracias al enorme calor de la vaporización del agua (*véanse* las páginas 32-33), casi todo el exceso de calor corporal (hasta 98% en clima seco y cálido) se disipa en la evaporación refrescante del sudor.

La segunda ley de la termodinámica revela también algo de la organización de la materia. La energía útil se guarda en materia muy ordenada y cuando se usa en un sistema cerrado, hay un aumento general en el desorden y la aleatoriedad de la materia. Todos lo experimentamos en casa. Sin las actividades de limpieza y organización, que requieren energía, los platos sucios se acumulan; libros, periódicos y ropa están regados por el suelo y la cama se queda sin hacer.

En el caso de la energía química, los ocho átomos de carbono de una única molécula de gasolina tienen una disposición mucho más ordenada que los átomos de carbono de las ocho moléculas separadas y de movimiento aleatorio del dióxido de carbono y las nueve moléculas de agua que se forman cuando se consume la gasolina. Pasa lo mismo con las moléculas de glucógeno almacenadas en los músculos de los corredores, que de ser cadenas muy organizadas de moléculas de glucosa, se convierten en moléculas más simples de agua y dióxido de carbono cuando las usan los músculos. Esta tendencia a la pérdida de complejidad, orden y energía útil (y el aumento consiguiente de aleatoriedad, desorden y energía menos útil) se llama **entropía**. Para contrarrestar la entropía, la energía debe ingresar en el sistema desde una fuente externa.

Cuando el eminente científico de Yale, Evelyn Hutchinson dijo que "el desorden se extiende por el universo y la vida lucha en su contra", hizo una elocuente referencia a la entropía y la segunda ley de la termodinámica. Por fortuna, la Tierra no es un sistema cerrado, pues la vida que conocemos depende de una entrada constante de energía que está a 150 millones de kilómetros de distancia, el Sol.

Los seres vivos aprovechan la energía solar para crear las condiciones de baja entropía para la vida

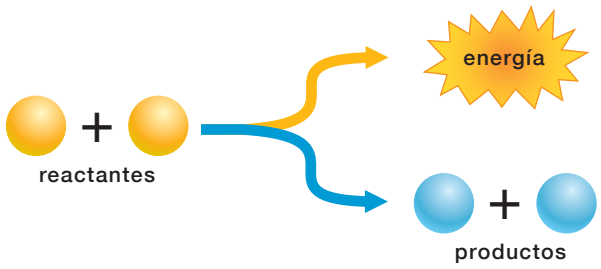
Al pensar en la segunda ley de la termodinámica, uno se pregunta cómo es que existe la vida. Si las reacciones químicas, incluso las del interior de las células vivas aumentan la cantidad de energía inutilizable y si la materia tiende a la aleatoriedad y al desorden, ¿cómo pueden los organismos acumular la energía útil y las moléculas ordenadas que son característica de la vida? La respuesta es que las reacciones nucleares del Sol generan energía cinética en forma de luz, lo que produce enormes aumentos de la entropía

dentro del Sol en forma de calor. De hecho, se calcula que la temperatura en el centro del Sol es de unos 16 millones de °C.

Los seres vivos usan un flujo continuo de energía solar para sintetizar moléculas complejas y mantener estructuras ordenadas, para "luchar contra el desorden". Los sistemas organizados y de baja entropía de la vida no violan la segunda ley de la termodinámica porque son producto de un flujo constante de energía solar luminosa. Las reacciones solares que suministran energía a la Tierra causan una pérdida mucho más grande de la energía útil en el Sol, el cual, finalmente, se consumirá (por suerte faltan miles de millones de años para que esto suceda). Como la energía solar que impulsa la vida en la Tierra deja un enorme aumento neto de entropía solar, la vida no infringe la segunda ley de la termodinámica.

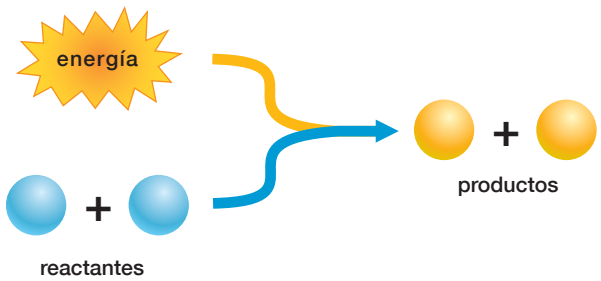
6.2 ¿CÓMO FLUYE LA ENERGÍA EN LAS REACCIONES QUÍMICAS?

Una **reacción química** es un proceso que forma o rompe los enlaces químicos que mantienen unidos a los átomos. Las reacciones químicas convierten unas sustancias químicas, los **reactantes**, en otras, los **productos**. Todas las reacciones químicas desprenden energía o requieren un aporte neto de energía. Una reacción es **exergónica** (del término griego que significa "energía afuera") si libera energía; es decir, si los reactantes iniciales contienen más energía que los productos finales. Todas las reacciones exergónicas liberan parte de su energía como calor (FIGURA 6-3).



▲ **FIGURA 6-3 Reacción exergónica**

Una reacción es **endergónica** ("energía adentro") si requiere un aporte neto de energía; es decir, si los productos contienen más energía que los reactantes. Las reacciones endergónicas requieren un aporte de energía de una fuente externa (FIGURA 6-4).

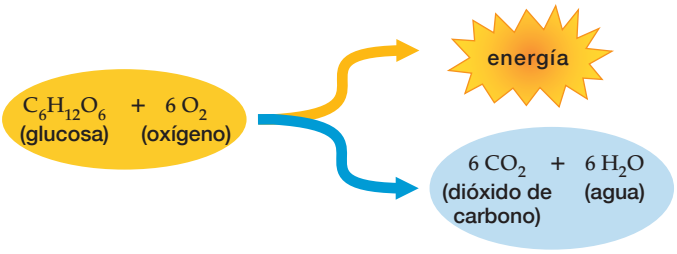


▲ **FIGURA 6-4 Reacción endergónica**

En las siguientes secciones examinaremos el proceso exergónico de la respiración celular y el endergónico de la fotosíntesis.

Las reacciones exergónicas liberan energía

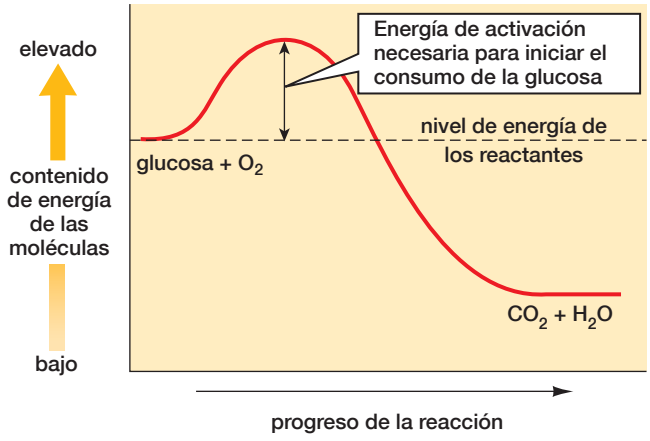
En una reacción exergónica, los reactantes contienen más energía que los productos. El azúcar puede quemarse, como sabe cualquier cocinero. Al quemarse, el azúcar (por ejemplo, la glucosa) sufre la misma reacción general que la glucosa en el cuerpo del corredor (o en casi cualquier otra forma de vida), la glucosa ($C_6H_{12}O_6$) se combina con oxígeno (O_2) para producir dióxido de carbono (CO_2) y agua (H_2O) y liberar energía (FIGURA 6-5).



▲ **FIGURA 6-5 Reactantes y productos finales del consumo de la glucosa**

Como las moléculas de glucosa contienen más energía que las moléculas del dióxido de carbono y del agua, la reacción produce energía. Una vez encendida, la glucosa seguirá quemándose. Quizá sirva pensar que las reacciones exergónicas son como correr —colina abajo—, de alta a baja energía, como se muestra en la FIGURA 6-6.

Los seres humanos y otros animales de "sangre caliente" usan el calor, generado como subproducto de toda transformación bioquímica, para mantener una temperatura corporal elevada, pues tal temperatura acelera las reacciones bioquímicas; los


elevado
contenido de energía de las moléculas
bajo
Energía de activación necesaria para iniciar el consumo de la glucosa
nivel de energía de los reactantes
glucosa + O_2
CO_2 + H_2O
progreso de la reacción

▲ **FIGURA 6-6 Energía de activación en las reacciones exergónicas** Una reacción exergónica ("colina abajo"), como al quemar azúcar, se produce de los reactantes energéticos (que aquí son la glucosa y el O_2) a productos de poca energía (CO_2 y H_2O). La diferencia de energía entre los enlaces químicos de los reactantes y los productos se libera como calor. Sin embargo, para iniciar la reacción se requiere un aporte inicial de energía (energía de activación).

PREGUNTA Además de calor y luz, ¿qué otras posibles fuentes de energía de activación hay?

Estudio de caso continuación

Energía liberada

Los maratonistas dependen del glucógeno almacenado en sus músculos e hígado para obtener la energía que impulsa su carrera. El glucógeno consta de cadenas de moléculas de glucosa que primero se separan de la cadena y luego se metabolizan en dióxido de carbono y agua. Esta reacción exergónica genera calor y el ATP necesario para la contracción de los músculos. Los corredores exhalan dióxido de carbono al respirar aceleradamente para abastecer a sus músculos con suficiente oxígeno.

animales se desplazan con más rapidez y responden antes a los estímulos que si su temperatura fuera menor.

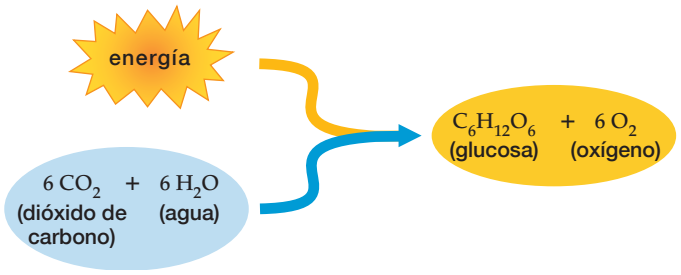
Las reacciones químicas requieren energía de activación para iniciar

Aunque la quema de glucosa libera energía, la glucosa no se prende en llamas como tal. Esta observación lleva a un concepto importante: todas las reacciones químicas, incluso las que continúan de forma espontánea, requieren un aporte inicial de energía para realizarse. Piensa en una roca puesta al borde de un precipicio. Se quedaría allí indefinidamente hasta que algo la empujara cuesta abajo. En las reacciones químicas, el "empujón" de la energía se llama **energía de activación** (*véase* la figura 6-6). Las reacciones químicas requieren energía de activación para iniciar porque capas de electrones con carga negativa rodean todos los átomos y moléculas. Para que dos moléculas reaccionen una con otra hay que forzar la unión de sus capas electrónicas, pese a la repulsión eléctrica mutua. Forzar la unión de las capas electrónicas requiere energía de activación.

La energía de activación puede provenir de la energía cinética de moléculas en movimiento. A cualquier temperatura superior al cero absoluto (−273 °C), átomos y moléculas están en constante movimiento. Las moléculas en reacción que se mueven con suficiente velocidad chocan con tal fuerza, que obligan a sus capas de electrones a juntarse y reaccionar. Como las moléculas se mueven más deprisa a medida que aumenta la temperatura, la mayor parte de las reacciones químicas ocurre con mayor facilidad a temperaturas elevadas. Por ejemplo, el calor de un cerillo puede quemar el azúcar. La combinación de la glucosa con el oxígeno libera suficiente calor para sostener la reacción, que continúa espontáneamente. ¿Cómo genera el cuerpo la energía de activación necesaria para "quemar" la glucosa? Ten presente esta pregunta; más adelante encontrarás la respuesta.

Las reacciones endergónicas requieren un aporte neto de energía

A diferencia de lo que ocurre cuando se quema la glucosa, muchas reacciones de los sistemas vivos dan por resultado productos que contienen más energía que los reactantes. La glucosa, producida por organismos fotosintéticos como las plantas, contiene mucha más energía que el dióxido de carbono y el agua de la que se forma. La proteína de una célula muscular contiene más energía que los aminoácidos individuales que se unieron para sintetizarla. En otras palabras, la síntesis de moléculas biológicas complejas requiere un aporte de energía: estas reacciones son endergónicas. Como se verá en el capítulo 7, la fotosíntesis de las plantas verdes capta energía solar para producir glucosa a partir de agua y dióxido de carbono (**FIGURA 6-7**). El oxígeno producido por esta reacción se usa cuando las células degradan la glucosa para liberar su energía almacenada.



▲ **FIGURA 6-7 Fotosíntesis**

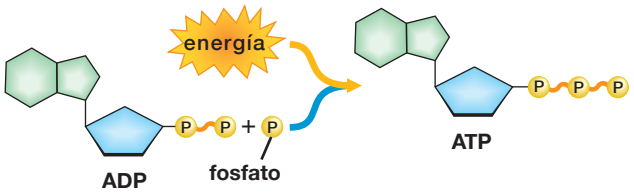
Las reacciones endergónicas no son espontáneas. Se les puede llamar reacciones "cuesta arriba" porque los reactantes contienen menos energía que los productos. Pasar de poca a alta energía es como empujar una roca hasta lo alto del precipicio. ¿De dónde sacamos, nosotros y los demás animales, la energía para impulsar reacciones endergónicas como la síntesis de una proteína muscular y otras moléculas biológicas complejas?

6.3 ¿CÓMO SE TRANSPORTA LA ENERGÍA EN LAS CÉLULAS?

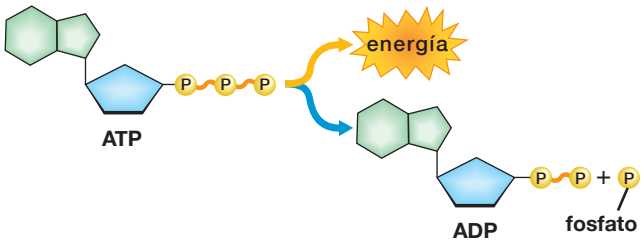
Casi todos los organismos se mueven por la degradación de la glucosa. Al combinar glucosa con oxígeno y liberar dióxido de carbono y agua, las células adquieren la energía química de la molécula de glucosa. Esta energía se usa para realizar trabajo celular, como la formación de moléculas biológicas complejas y contraer los músculos. Pero la glucosa no puede usarse directamente para impulsar estos procesos endergónicos, sino que la energía liberada por la degradación de la glucosa se transfiere primero a una molécula portadora de energía. Las **moléculas portadoras de energía** son moléculas energéticas e inestables que se sintetizan en el sitio de la reacción exergónica y captan parte de la energía liberada. Estas moléculas portadoras funcionan de manera parecida a las pilas recargables: toman una carga de energía en una reacción exergónica, se mueven a otra parte de la célula y liberan la energía para impulsar la reacción endergónica. Como las moléculas portadoras de energía son inestables, se usan sólo para captar y transferir energía dentro de las células. No pueden llevar energía de una a otra célula ni se usan para almacenamiento de largo plazo.

El ATP es el principal portador de energía en las células

Muchas reacciones exergónicas de las células producen **adenosín trifosfato (ATP)**, la molécula portadora de energía más común del cuerpo. Como proporciona energía para impulsar diversas reacciones endergónicas, se dice que el ATP es el "dinero" de las



(a) Síntesis del ATP: la energía se guarda en el ATP



(b) Rompimiento del ATP: se libera energía

▲ **FIGURA 6-8 Conversión recíproca de ADP y ATP** **(a)** Se capta energía cuando un grupo fosfato (P) se agrega al adenosín difosfato (ADP) para sintetizar adenosín trifosfato (ATP). **(b)** La energía para realizar el trabajo de la célula se libera cuando el ATP se rompe en ADP y P.

células. Como se vio en el capítulo 3, el ATP es un nucleótido compuesto de la base nitrogenada adenina, el azúcar ribosa y tres grupos fosfatos (*véase* la figura 3-23). La energía liberada en las células durante la degradación de la glucosa u otras reacciones exergónicas se usa para combinar las moléculas de energía baja **adenosín difosfato (ADP)** y fosfato (HPO_4^{2-}, también simbolizado como P) en una molécula de ATP energética y mucho menos estable (**FIGURA 6-8a**). La formación del ATP es endergónica, requiere un aporte de energía que es captado en esta nueva molécula energética.

El ATP guarda energía en los enlaces químicos y la transporta a lugares de la célula donde se efectúan las reacciones que requieren energía. Ésta es liberada a medida que se degrada el ATP y se regeneran el ADP y P (**FIGURA 6-8b**). El tiempo de vida de una molécula de ATP en una célula viva es muy breve. Si pudieran acumularse (en lugar de reciclarse) las moléculas de ATP que usas nada más para sentarte en tu escritorio todo el día, pesarían alrededor de 40 kilogramos. Un maratonista puede reciclar el equivalente a medio kilogramo de ATP cada minuto, así que si las conversiones no fueran rápidas, la carrera sería muy corta. Como puedes ver, el ATP *no* es una molécula de almacenamiento de energía a corto plazo. Moléculas relativamente estables, como glucógeno y lípidos, pueden almacenar energía durante horas, días o, en el caso de los lípidos, durante años.

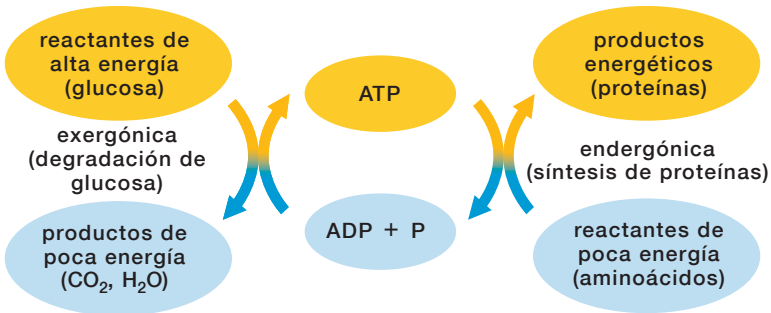
Los portadores de electrones también transportan energía en las células

El ATP no es la única molécula portadora de energía en las células. En algunas reacciones exergónicas, incluyendo la degradación de la glucosa y la etapa de captación de la luz de la fotosíntesis, se transfiere alguna energía a electrones. Estos electrones energéticos, junto con iones hidrógeno (H^+, presente en el citosol) son captados por moléculas portadoras de energía especiales llamadas **transportadores de electrones**. Los transportadores de electrones comunes son la nicotinamida adenina dinucleótido (NADH) y su molécula emparentada, la flavina adenina dinucleótido ($FADH_2$). Los transportadores de electrones cargados donan sus electrones energéticos a otras moléculas que se encuentran en las vías que generan ATP. En los capítulos 7 y 8 se estudiará más sobre los transportadores de electrones y su función en el metabolismo de las células.

Las reacciones acopladas enlazan las reacciones exergónicas con las endergónicas

En una **reacción acoplada**, una reacción exergónica proporciona la energía necesaria para impulsar una reacción endergónica (**FIGURA 6-9**). Por ejemplo, en la fotosíntesis las plantas aprovechan la energía solar (de las reacciones exergónicas en el centro del Sol) para impulsar la síntesis endergónica de moléculas energéticas de glucosa a partir de reactantes de baja energía (dióxido de carbono y agua). Casi todos los organismos usan la energía liberada por reacciones exergónicas (como la degradación de la glucosa en dióxido de carbono y agua) para impulsar reacciones endergónicas (como la síntesis de proteínas a partir de los aminoácidos). Como se pierde energía como calor cada vez que se transforma, en las reacciones acopladas la energía liberada por las reacciones exergónicas debe superar la energía necesaria para impulsar las reacciones endergónicas.

Las partes exergónica y endergónica de las reacciones acopladas ocurren en partes diferentes de la célula, así que debe haber alguna manera de transferir la energía de las reacciones exergónicas que liberan energía a las endergónicas que la necesitan. En las reacciones acopladas, la energía se traslada por medio de moléculas transportadoras de energía, como el ATP. En su función de intermediario de las reacciones acopladas, el ATP se sintetiza de manera constante para captar la energía liberada en reacciones exergónicas y luego se degrada para impulsar las reacciones endergónicas, como se indica en la figura 6-9.



▲ **FIGURA 6-9 Reacciones acopladas en las células vivas** Las reacciones exergónicas (como la degradación de la glucosa) impulsan la reacción endergónica que sintetiza ATP de ADP y P. La molécula de ATP lleva su reacción química a una parte de la célula en que se necesita la energía para impulsar una reacción endergónica (como la síntesis de proteínas). El ADP y P se vuelven a unir para formar ATP mediante reacciones endergónicas.

6.4 ¿CÓMO FAVORECEN LAS ENZIMAS LAS REACCIONES BIOQUÍMICAS?

Se sabe que las células acoplan reacciones, de modo que impulsan las reacciones endergónicas que requieren energía con las reacciones exergónicas que la liberan. También aprendimos que las células sintetizan moléculas portadoras de energía que captan energía de las reacciones exergónicas y la transportan a las endergónicas. Pero, ¿cómo fomentan y controlan las células todas las reacciones bioquímicas que se necesitan para mantener el equilibrio químico que es necesario para la vida?

A temperatura corporal, las reacciones espontáneas ocurren con demasiada lentitud para sostener la vida

En general, la velocidad de una reacción está determinada por su energía de activación, es decir, por la cantidad de energía que se necesita para iniciar la reacción (*véase* la figura 6-6). Algunas reacciones, como la sal de mesa que se disuelve en agua (*véase* la figura 2-9), tienen poca energía de activación y ocurren fácilmente a la temperatura del cuerpo humano (alrededor de 37 °C). En cambio, se puede mantener azúcar a la temperatura corporal durante décadas sin que muestre cambios.

La reacción de la glucosa con el oxígeno para producir dióxido de carbono y agua es exergónica, pero tiene una gran energía de activación. El calor de un cerillo incrementa el movimiento de las moléculas cercanas de oxígeno y azúcar y hace que choquen con la fuerza suficiente para superar su energía de activación y reaccionar; el azúcar se quema. La energía que se libera de esta reacción exergónica agiliza el movimiento de más moléculas cercanas de azúcar y oxígeno, así que el azúcar arde por sus propios medios. Pero a la temperatura de los organismos vivos, la glucosa y muchas otras moléculas energéticas casi nunca se degradan ni liberan su energía. Los catalizadores sirven para favorecer las reacciones que tienen energía de activación elevada.

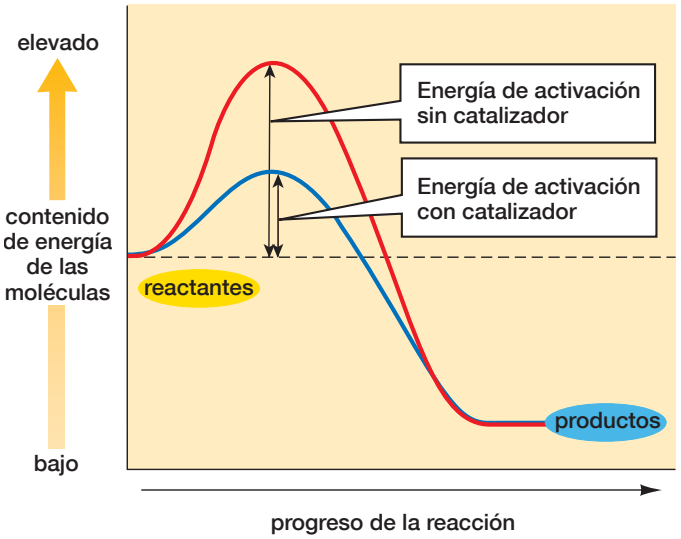
Los catalizadores reducen la energía de activación

Los **catalizadores** son moléculas que aceleran la velocidad de reacción sin consumirse ni quedar alteradas de manera permanente. Un catalizador acelera una reacción reduciendo la energía de activación de la reacción (**FIGURA 6-10**). Por ejemplo, piensa en los convertidores catalíticos del escape de los coches. Las insuficiencias en la combustión de la gasolina generan monóxido de carbono (CO) tóxico. El monóxido de carbono reacciona de manera espontánea pero lenta con el oxígeno del aire para formar dióxido de carbono:

$$2\ CO + O_2 \rightarrow 2\ CO_2 + \text{energía térmica}$$

En el tráfico pesado, la reacción espontánea del CO con el O_2 no es tan rápida para usar todo el CO emitido, de modo que se acumulan concentraciones insalubres de éste. Llega el convertidor catalítico. Dentro, hay catalizadores como el platino, que proporciona una superficie especializada en la que el O_2 y el CO se combinan más fácilmente y apresuran la conversión de CO en CO_2, lo que reduce la contaminación atmosférica.

Todos los catalizadores comparten tres importantes propiedades:



▲ **FIGURA 6-10 Los catalizadores (como las enzimas) disminuyen la energía de activación** Si se requiere mucha energía de activación (curva roja), las moléculas reactantes deben chocar con mucha fuerza para que reaccionen. Los catalizadores disminuyen la energía de activación de una reacción (curva azul); así, una proporción mucho mayor de moléculas se mueve con suficiente rapidez para reaccionar cuando las moléculas chocan. Por tanto, la reacción es mucho más rápida.

PREGUNTA ¿Puede un catalizador hacer que ocurra una reacción endergónica espontánea?

- Los catalizadores aceleran las reacciones porque disminuyen la energía de activación que se requiere para que comience la reacción.
- Los catalizadores pueden acelerar reacciones exergónicas y endergónicas, pero no pueden hacer que ocurra de manera espontánea una reacción endergónica. Las reacciones endergónicas necesitan un aporte de energía, con o sin catalizador.
- Los catalizadores no se consumen ni cambian de forma permanente en las reacciones que promueven.

Las enzimas son catalizadores biológicos

Los catalizadores inorgánicos, como el platino del convertidor catalítico, aceleran un gran número de reacciones químicas. Acelerar indiscriminadamente docenas de reacciones no sería útil; de hecho, seguramente sería casi mortal. En cambio, las células emplean catalizadores biológicos muy especializados llamados **enzimas**, proteínas que están compuestas de aminoácidos. Una enzima cataliza pocas reacciones químicas. Casi todas las enzimas catalizan una reacción única que abarca moléculas específicas, incluso dejan intactas las moléculas muy parecidas.

Las reacciones exergónicas y endergónicas están catalizadas por enzimas. Por ejemplo, la síntesis de ATP a partir de ADP y P está catalizada por la enzima ATP sintasa. Esta enzima capta parte de la energía liberada en la serie de reacciones que degradan la glucosa y luego la guardan en el ATP. Cuando se requiere energía para impulsar reacciones endergónicas, la ATPasa degrada el ATP (observa que algunas enzimas se nombran agregando el sufijo "asa" a la descripción de lo que hace la enzima [ATP

sintasa] y otras, agregando "asa" a la molécula en la que actúan [ATPasa]).

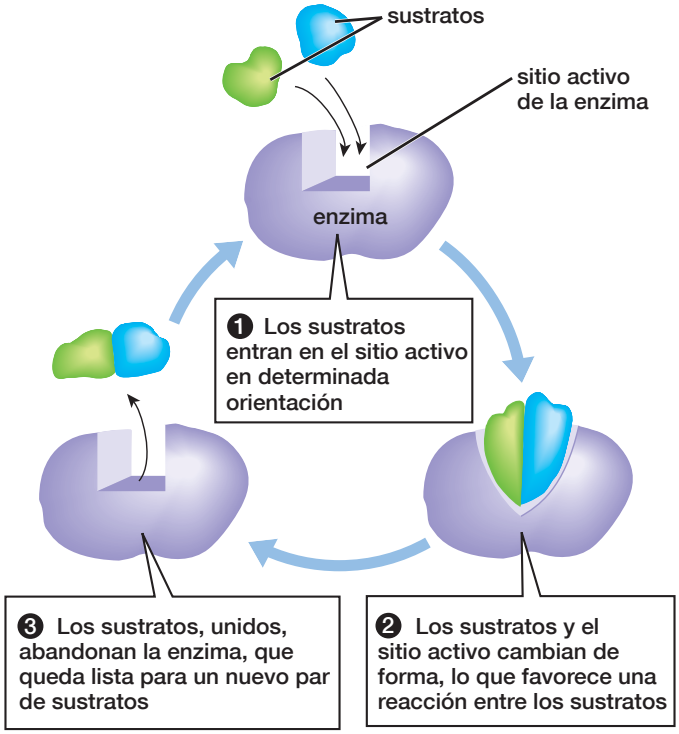
Algunas enzimas necesitan para funcionar ciertas moléculas orgánicas auxiliares pequeñas que no son proteínas, las **coenzimas.** Muchas vitaminas solubles en agua (como las vitaminas B) son esenciales para los seres humanos porque el organismo las usa para sintetizar coenzimas. Las enzimas, que pueden catalizar varios millones de reacciones por segundo, usan sus estructuras tridimensionales para orientar, distorsionar y reconfigurar otras moléculas y salir sin sufrir ningún cambio.

Las estructuras de las enzimas les permiten catalizar ciertas reacciones

La función de una enzima está determinada por su estructura. Cada enzima tiene un lugar en forma de "bolsa" llamada **sitio activo**, en el que pueden entrar una o más moléculas reactantes llamadas **sustratos**. Recordarás del capítulo 3 que las proteínas tienen formas tridimensionales complejas (*véase* la figura 3-20). Su estructura principal está determinada por el orden preciso en que se enlazan los aminoácidos. A continuación, la cadena de aminoácidos se dobla sobre sí misma en una configuración llamada *estructura secundaria* (por lo regular, como una alfa hélice o una lámina beta plegada). La proteína adquiere enseguida los giros y doblamientos de la estructura terciaria. Algunas enzimas contienen también unidades peptídicas unidas en una estructura cuaternaria. El orden de los aminoácidos y la manera en que las cadenas de aminoácidos de una proteína giran y se doblan crea la forma distintiva del sitio activo y una distribución específica de cargas eléctricas dentro del mismo.

Como una enzima y su sustrato embonan exactamente, sólo ciertas moléculas pueden entrar en el sitio activo. Tomemos por ejemplo la enzima amilasa. Ésta degrada por hidrólisis las moléculas de almidón, pero deja intactas las moléculas de celulosa, aunque las dos constan de cadenas de moléculas de glucosa. Una forma diferente del enlace entre las moléculas de glucosa de la celulosa evita que entren en el sitio activo de la enzima (si masticas una galleta salada mucho rato, percibirás el sabor dulce de las moléculas de glucosa del almidón de la galleta, que rompe la amilasa de la saliva). La enzima estomacal pepsina es selectiva para las proteínas y las ataca en muchos sitios de las cadenas de aminoácidos. Otras enzimas que digieren proteínas (como la tripsina) rompen sólo los enlaces entre aminoácidos específicos. El sistema digestivo elabora diferentes enzimas que colaboran para degradar por completo las proteínas de la dieta en sus aminoácidos componentes.

¿Cómo catalizan una reacción las enzimas? Primero, tanto por la forma como por la carga del sitio activo, los sustratos entran en la enzima sólo en determinadas orientaciones (FIGURA 6-11 ❶). Segundo, cuando un sustrato entra en el sitio activo, el sustrato y el sitio cambian de forma (FIGURA 6-11 ❷). Ciertos aminoácidos en el sitio activo de la enzima pueden enlazarse temporalmente con átomos de los sustratos, o bien, interacciones eléctricas entre los aminoácidos del sitio activo y los sustratos alteran los enlaces químicos de los sustratos. La combinación de selectividad y orientación de los sustratos, enlaces químicos temporales y la distorsión de los enlaces anteriores, favorece una reacción química catalizada por una enzima particular. Cuando termina la reacción entre los sustratos, el producto o los productos ya no embonan en el sitio activo y salen (FIGURA 6-11 ❸). La enzima vuelve a su configuración original y está lista para aceptar otras moléculas de sustrato.


sustratos
sitio activo de la enzima
enzima
❶ Los sustratos entran en el sitio activo en determinada orientación
❷ Los sustratos y el sitio activo cambian de forma, lo que favorece una reacción entre los sustratos
❸ Los sustratos, unidos, abandonan la enzima, que queda lista para un nuevo par de sustratos

▲ **FIGURA 6-11 Ciclo de interacciones de enzimas y sustratos**

Las enzimas, como todos los catalizadores, disminuyen la energía de activación

¿Cómo incrementan las enzimas la velocidad de las reacciones químicas? En una célula, la degradación o síntesis de una molécula ocurre en breves etapas definidas, cada una catalizada por una enzima diferente (*véase* la figura 6-12). Todas estas enzimas disminuyen la energía de activación de la reacción particular de cada una, para que se produzca con facilidad a temperatura ambiente. Piensa en una escaladora que trepa un acantilado ubicando una sucesión de asideros para manos y pies, de modo que asciende gradualmente. De manera parecida, una serie de etapas de una reacción, cada una con una cantidad pequeña de energía de activación y catalizada por una enzima que reduce esta energía, da por resultado una reacción general (en el ejemplo, la oxidación de la glucosa) que remonta su energía general de activación (el "acantilado") y se produce a la temperatura del cuerpo.

Las enzimas controlan la velocidad de liberación de la energía y captan energía del ATP

Si se enciende azúcar, se prende en llamas al combinarse rápidamente con el oxígeno y se desprende dióxido de carbono y agua. La misma reacción general ocurre en nuestras células, pero no corren el riesgo de incendiarse. Gracias a una serie de transformaciones químicas —cada una catalizada por una enzima diferente—, la energía almacenada en el azúcar se libera paulatinamente. Parte se pierde como calor, que nos mantiene tibios, mientras que parte se aprovecha para impulsar las reacciones endergónicas que llevan a la síntesis del ATP.

¿Te has preguntado…

por qué brilla una luciérnaga?

El brillo casi mágico de las luciérnagas proviene de células especializadas del abdomen que son bioluminiscentes, es decir, que producen "luz biológica". Estas células tienen abundante ATP y el compuesto químico fluorescente luciferina (del latín, "portador de luz"). La luciferina y el ATP sirven como sustratos para la enzima luciferasa. En presencia de oxígeno, la luciferasa cataliza una reacción que modifica la luciferina y usa la energía del ATP para impulsar brevemente los electrones a una capa de mayor energía. A medida que vuelven a su capa original, los electrones emiten el exceso de energía en forma de luz. Se produce tan poco calor que se dice que estos insectos emiten "luz fría".

6.5 ¿CÓMO REGULAN LAS CÉLULAS SUS REACCIONES METABÓLICAS?

Las células son fábricas químicas increíblemente complejas. El **metabolismo** de una célula es la suma de todas las reacciones químicas que se realizan en ella. Muchas de estas reacciones están enlazadas en secuencias llamadas **rutas metabólicas** (FIGURA 6-12). En una ruta metabólica, una molécula reactante inicial es modificada por una enzima y forma una molécula intermedia ligeramente diferente, que es modificada por otra enzima para formar una segunda intermediaria, y así sucesivamente, hasta llegar al producto final. En las rutas metabólicas, las moléculas se sintetizan y se degradan, de modo que el producto final puede ser una molécula de desecho (como el dióxido de carbono formado cuando se degrada la glucosa) o bien el producto final puede ser una molécula, como un aminoácido (*véase* la figura 6-14). La fotosíntesis (capítulo 7) es una ruta metabólica que da por resultado la síntesis de moléculas energéticas, entre ellas la glucosa. Otra ruta metabólica, la glucólisis, comienza con la degradación de la glucosa (capítulo 8). Diferentes rutas metabólicas utilizan las mismas moléculas; por consiguiente, las miles de rutas metabólicas de una célula están interconectadas, ya sea de manera directa o indirecta (*véase* la figura 6-12).

Las velocidades de reacción aumentan con el incremento de las concentraciones de sustratos o enzimas

En un tubo de ensayo que contenga una enzima y su sustrato (en condiciones ideales constantes), la velocidad de la reacción depende de cuántas moléculas del sustrato encuentren los sitios activos de las moléculas de las enzimas en cierto tiempo. Como es fácil imaginar, si se agregan más enzimas o más moléculas del sustrato, la velocidad de la reacción se incrementa. Para una cantidad determinada de enzimas, a medida que se incrementan los niveles del sustrato se acelera la velocidad de la reacción hasta que los sitios activos de todas las moléculas de la enzima están ocupados de forma continua por nuevas moléculas del sustrato. Para aumentar de nuevo la velocidad, se necesitarían más moléculas.

Pero considera las necesidades de una célula. Cuando entran moléculas de glucosa después de comer, no sería deseable metabolizarlas todas y formar moléculas mucho más inestables de ATP de las que puede usar la célula. Por motivos de eficiencia, las reacciones metabólicas de las células deben regularse con exactitud; deben ocurrir en el momento adecuado y a la velocidad correcta. Esta precisión de las reacciones metabólicas se logra de varias maneras.

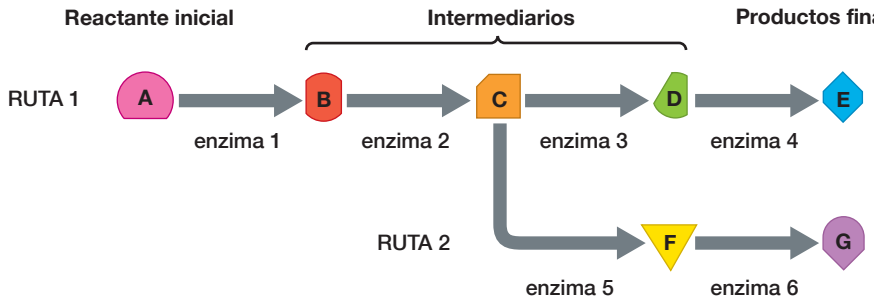
Estudio de caso continuación

Energía liberada

Si un corredor que se prepara para una maratón se come un plato enorme de espagueti unas horas antes, las enzimas intestinales que digieren el almidón encontrarán una gran cantidad de carbohidratos. En virtud de su abundancia, estas moléculas sustrato llegarán con mayor frecuencia a los sitios activos de la enzima amilasa que antes de haber ingerido la comida y la velocidad a la que la amilasa degrade los carbohidratos aumentará drásticamente.

Las células regulan la síntesis de enzimas

Las células ejercen un control estrecho sobre los tipos de proteínas que producen. Los genes que codifican determinadas proteínas se activan o desactivan, dependiendo de que se necesiten dichas proteínas, como se verá detalladamente en el capítulo 12. Las proteínas enzimáticas rigen todas las actividades metabólicas celulares, y debe ser posible cambiar estas actividades para cubrir las necesidades de las células. Por consiguiente, algunas enzimas se sintetizan en grandes cantidades cuando hay más sustrato. Así, grandes cantidades de una enzima aceleran la velocidad a la que



◀ **FIGURA 6-12 Rutas metabólicas simplificadas** La molécula reactante inicial (A) sufre una serie de reacciones, cada una catalizada por una enzima específica. El producto de cada reacción le sirve al reactante para la siguiente reacción de la ruta. Las rutas metabólicas están conectadas de manera tal que el producto de una etapa en una reacción puede servir como reactante para la siguiente reacción o para una reacción en otra ruta.

se metaboliza una sustancia, porque se unen más moléculas del sustrato a las moléculas de la enzima en cierto tiempo. Por ejemplo, el hígado de los bebedores produce más deshidrogenasa, una enzima que degrada el alcohol. Por desgracia, esta enzima y otras convierten el alcohol en sustancias tóxicas, y por eso es frecuente que los alcohólicos sufran daño hepático.

Las mutaciones (cambios accidentales) de los genes pueden alterar la producción de enzimas, como se verá en el apartado "Guardián de la salud: La falta de una enzima puede causar intolerancia a la lactosa o fenilcetonuria".

Las células regulan la actividad enzimática

Las enzimas son proteínas complejas y muchas tienen propiedades tales, que las controla su entorno químico, de modo que se activan donde y cuando se necesita.

Algunas enzimas son sintetizadas en formas inactivas

Algunas enzimas son sintetizadas en una forma inactiva que se activa cuando se encuentran las condiciones en que dichas enzimas son necesarias. Entre los ejemplos se encuentran las enzimas que digieren proteínas pepsina y tripsina, que ya mencionamos. Las células sintetizan y liberan estas enzimas en forma inactiva para evitar que la enzima digiera y mate a la célula que la sintetizó. En el estómago, el ácido modifica la forma de la pepsina y expone su sitio activo para que empiece a degradar las proteínas ingeridas con la comida. La tripsina, que completa la digestión de las proteínas, funciona mejor en las condiciones más básicas (mayor pH) del intestino delgado (*véase* la figura 6-15a). El intestino delgado produce una enzima que actúa en la tripsina y altera su configuración para que empiece a funcionar.

La actividad enzimática puede inhibirse de forma competitiva o no competitiva

No es lo mejor para las células que sus enzimas elaboren productos todo el tiempo. Muchas enzimas necesitan quedar inhibidas para que la célula no consuma todos sus sustratos ni se quede abrumada con demasiados productos. Como recordarás, para que una enzima catalice una reacción, su sustrato debe unirse al

Guardián de la salud

La falta de una enzima puede causar intolerancia a la lactosa o fenilcetonuria

¿Te parecería difícil imaginarte la vida sin leche, helados o, incluso, pizza (**FIGURA E6-1**)? Aunque algunas personas consideran que estos alimentos son básicos en la dieta de los estadounidenses, no los disfruta la mayoría de la población mundial. ¿Por qué? En promedio, 75% de los habitantes del planeta —incluyendo 25% de los estadounidenses— pierden en la primera infancia la capacidad de digerir la lactosa, el azúcar de la leche. Aproximadamente 75% de los estadounidenses con ascendencia negra, hispana e indígena, así como 90% de los de origen asiático, sufren **intolerancia a la lactosa**.

▲ **FIGURA E6-1 ¿Conducta arriesgada?** Para la mayoría de los adultos del mundo, beber un vaso de leche puede terminar en consecuencias desagradables.

Desde el punto de vista evolutivo, es totalmente lógico. La enzima de la lactosa (lactasa) se encuentra en el intestino delgado de todos los niños sanos. Después del destete en la primera infancia, nuestros más lejanos antepasados ya no tomaban leche, que es la principal fuente de la lactosa. Como se necesita energía para sintetizar las enzimas, perder la capacidad de sintetizar una enzima innecesaria es un resultado de la adaptación. Sin embargo, algunas poblaciones sufrieron mutaciones que les confirieron la capacidad de seguir digiriendo la lactosa en la edad adulta, como es el caso de las poblaciones del norte de Europa, que criaban ganado para obtener leche y que tomaban productos lácteos como parte de su dieta. Sus descendientes disfrutan todavía de esos alimentos.

En comparación con otras consecuencias de la falta de enzimas, la intolerancia a la leche es un inconveniente menor. Como las enzimas son cruciales para todos los aspectos de la vida de la célula, las mutaciones que arruinan sus funciones pueden causar trastornos que ponen en peligro la vida o que impiden que siquiera se desarrolle un embrión. Un resultado grave de una enzima defectuosa es la **fenilcetonuria**, un trastorno que afecta principalmente a blancos (aqueja aproximadamente a uno de cada 10 mil). Esta mutación inutiliza la enzima que oxida el aminoácido común fenilalanina y produce una acumulación de la fenilalanina en la sangre. Si no se trata, la fenilcetonuria produce retraso mental grave. En la actualidad, en Estados Unidos se examina de rutina a los neonatos para saber si son fenilcetonúricos y los individuos afectados se desarrollan normalmente con una dieta que limita estrictamente el consumo de fenilcetonuria durante los primeros 10 años de vida. Por esta necesidad en la dieta, NutraSweet™ (el endulzante artificial aspartame sintetizado a partir de ácido aspártico y fenilalanina) lleva una advertencia en la etiqueta. Si una mujer con fenilcetonuria se embaraza, debe repetir esa dieta estricta para no causar daño a su hijo.

sitio activo de la enzima (FIGURA 6-13a). Hay dos maneras generales de inhibir una célula como se verá a continuación.

En la **inhibición competitiva**, una sustancia que no es el sustrato normal de la enzima se une al sitio activo de ésta y compite con el sustrato por dicho sitio activo (FIGURA 6-13b). Por ejemplo, junto con la ruta metabólica que degrada la glucosa, una enzima de la secuencia de reacciones queda inhibida de manera competitiva por la molécula formada a dos pasos de distancia. Esta molécula entra y sale por difusión del sitio activo, de modo que el enlace es reversible. Esto significa que el sustrato normal y el inhibidor pueden desplazarse uno al otro si su concentración es suficiente, lo que sirve para controlar la velocidad a la que se degrada la glucosa.

En la **inhibición no competitiva**, una molécula se enlaza a un sitio inhibidor no competitivo en la enzima que es distinto del sitio activo. Como resultado, el sitio activo de la enzima se distorsiona y lo hace menos capaz de catalizar la reacción (FIGURA 6-13c). Muchas moléculas inhibidoras no competitivas son venenos, como se verá más adelante.

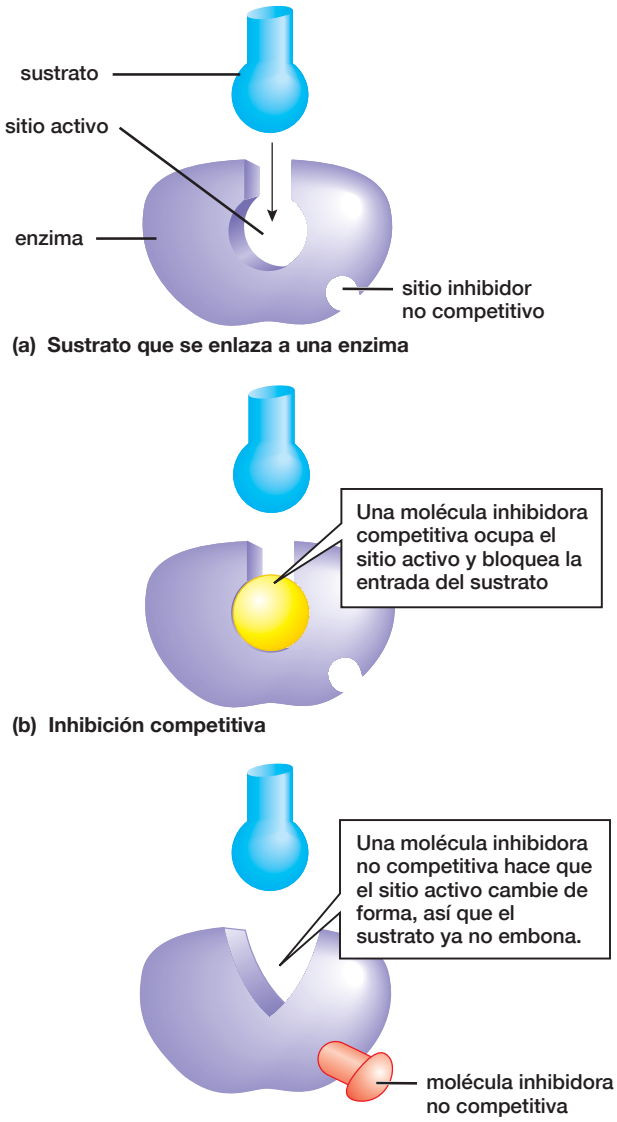
Algunas enzimas están controladas por regulación alostérica

Algunas enzimas, llamadas *alostéricas*, cambian de manera fácil y espontánea entre dos configuraciones ("alostérica" significa "otro sitio"), una configuración es activa, mientras que la otra es inactiva. Estas enzimas están controladas por **regulación alostérica**, que ocurre cuando las moléculas "activadoras alostéricas" o "inhibidoras alostéricas" se unen reversiblemente en los sitios de regulación de la enzima, diferentes del sitio activo de ésta. El enlace reversible de las moléculas activadora e inhibitoria significa que se unen de manera temporal, así que el número de enzimas activadas (o inhibidas) es proporcional al número de las moléculas del activador (o inhibidor) que están presentes en un momento dado.

Las moléculas *activadoras* alostéricas estabilizan la enzima en su forma activa; cuando hay muchas moléculas activadoras alostéricas, la actividad enzimática es elevada. Las moléculas *inhibidoras* alostéricas se enlazan a un sitio regulador diferente que estabiliza la enzima en su forma inactiva. Así, el nivel general de la actividad de la enzima alostérica está regulado por las cantidades relativas de activadoras e inhibidoras. Un ejemplo de una molécula activadora alostérica es el ADP a partir del cual se sintetiza el ATP. Una abundancia de ADP en una célula significa que se consumió mucho ATP y que se necesita más. El ADP activa las enzimas alostéricas de las rutas metabólicas que producen el ATP, con lo que quedan estabilizadas en el sitio activo.

Una forma importante de regulación alostérica es la inhibición por retroalimentación. Mediante la **inhibición por retroalimentación** (FIGURA 6-14), una ruta metabólica deja de elaborar un producto cuando la concentración de éste llega a su nivel óptimo, de forma parecida al termostato que apaga el calentador cuando el agua se calienta. En la inhibición por retroalimentación, la actividad de la enzima que está hacia el comienzo de la ruta metabólica queda inhibida por el producto final de la ruta. Este producto final actúa como molécula inhibidora alostérica.

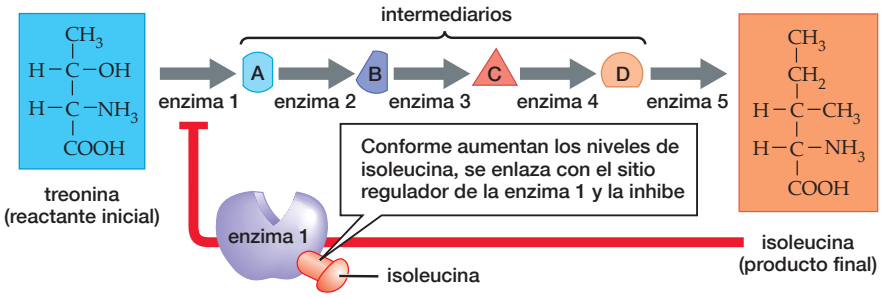
En la ruta metabólica ilustrada en la figura 6-14, una serie de reacciones, cada una catalizada por una enzima diferente, convierte un aminoácido en otro. A medida que se incrementan los niveles del aminoácido final, dicha ruta encuentra y se une más al sitio de regulación alostérica de una enzima que está hacia el principio de la ruta y la inhibe. Así, cuando hay suficiente producto final, la ruta se lentifica o se detiene. Otro inhibidor alostérico es el ATP, que inhibe las enzimas en las rutas metabólicas que llevan a la síntesis del ATP. Cuando una célula tiene todo el ATP que necesita, hay suficiente para bloquear su producción. Cuando se gasta el ATP, las rutas que lo producen vuelven a activarse.


sustrato
sitio activo
enzima
sitio inhibidor no competitivo
(a) Sustrato que se enlaza a una enzima
Una molécula inhibidora competitiva ocupa el sitio activo y bloquea la entrada del sustrato
(b) Inhibición competitiva
Una molécula inhibidora no competitiva hace que el sitio activo cambie de forma, así que el sustrato ya no embona.
molécula inhibidora no competitiva
(c) Inhibición no competitiva

▲ **FIGURA 6-13 Inhibición enzimática competitiva y no competitiva** **(a)** El sustrato normal embona fácilmente en el sitio activo de la enzima cuando no está inhibida. **(b)** En la inhibición competitiva, una molécula inhibidora competitiva que se asemeja al sustrato bloquea el sitio activo. **(c)** En la inhibición no competitiva, una molécula se enlaza a otro sitio de la enzima y distorsiona el sitio activo, de modo que ya no embona en el sustrato.

Venenos, fármacos y condiciones ambientales influyen en la actividad de las enzimas

Los venenos y fármacos que actúan en las enzimas normalmente las inhiben, sea de forma competitiva o no competitiva. Las condiciones ambientales pueden desnaturalizar a las enzimas y distorsionar la estructura tridimensional que es crucial para su funcionamiento.



▲ **FIGURA 6-14 Regulación alostérica de una enzima mediante inhibición por reatrolimentación** Aquí ilustramos una ruta metabólica que convierte un aminoácido en otro por medio de una serie de moléculas intermediarias (figuras de color) en las que actúa una enzima diferente (flechas). En este ejemplo, la primera enzima de la ruta que convierte la treonina en isoleucina es inhibida por concentraciones elevadas de isoleucina, que actúa como molécula inhibidora alostérica. Si a una célula le falta la isoleucina, se producen las reacciones. Cuando la isoleucina se acumula, inhibe la enzima 1 y bloquea la ruta. Cuando las concentraciones de isoleucina bajan y hay menos moléculas de isoleucina para inhibir la enzima, se vuelve activa de nueva cuenta y se reanuda la producción de isoleucina.

Algunos venenos y fármacos compiten con el sustrato del sitio activo de la enzima

Algunos venenos, entre éstos el metanol (un alcohol tóxico usado como disolvente y anticongelante), actúan como inhibidores competitivos de las enzimas. El metanol compite por el sitio activo de la alcohol deshidrogenasa, cuyo sustrato normal es el etanol (presente en las bebidas alcohólicas). La enzima alcohol deshidrogenasa puede degradar el metanol, pero entre tanto produce formaldehído, que llega a causar ceguera. Los médicos sacan provecho de la inhibición competitiva cuando administran etanol a las víctimas de envenenamiento por metanol. Al competir con el metanol por el sitio activo de la enzima alcohol deshidrogenasa, el etanol bloquea la producción de formaldehído.

Algunos fármacos funcionan porque actúan como inhibidores competitivos de las enzimas. Por ejemplo, el ibuprofeno (Advil™) actúa como inhibidor competitivo de una enzima que cataliza la síntesis de las moléculas que contribuyen a la inflamación, dolor y fiebre. Algunos anticancerígenos son inhibidores competitivos de las enzimas. Las células cancerosas, que se dividen rápidamente, sintetizan continuamente nuevas cadenas de ADN. Algunos anticancerígenos vuelven a armar las unidades que componen el ADN. Estos fármacos compiten con las unidades normales y engañan a las enzimas para que acumulen ADN defectuoso, de modo que se evita la proliferación de las células cancerosas. Por desgracia, estos fármacos interfieren también con el crecimiento de otras células de división rápida, como los folículos pilosos y el revestimiento del aparato digestivo. A esto se debe que la pérdida del cabello y las náuseas sean efectos secundarios de algunos anticancerígenos de quimioterapia.

Algunos venenos y fármacos se enlazan permanentemente a la enzima

Algunos venenos y fármacos se enlazan de manera irreversible a las enzimas. Estos inhibidores irreversibles pueden bloquear de forma permanente el sitio activo de la enzima, o pueden unirse a otra parte de la enzima de manera no competitiva y cambiar la forma de la enzima o modificarla de modo que ya no se una a sus sustratos.

Por ejemplo, algunos gases nerviosos e insecticidas causan bloqueo permanente en el sitio activo de la acetilcolinesterasa, una enzima que degrada la acetilcolina (una sustancia que liberan las células nerviosas para activar los músculos). Con esto, la acetilcolina se acumula y como estimula excesivamente el músculo, lo paraliza. Las víctimas mueren porque no pueden respirar. La penicilina elimina las bacterias porque es un inhibidor competitivo irreversible de la enzima con que las bacterias producen su pared celular, sin la cual estallan. La penicilina es inofensiva para las células animales, que no tienen paredes celulares.

Otros venenos, como arsénico, mercurio y plomo, son inhibidores no competitivos que se enlazan permanentemente a otras partes de varias enzimas y las inactivan.

La actividad de las enzimas está influida por el entorno

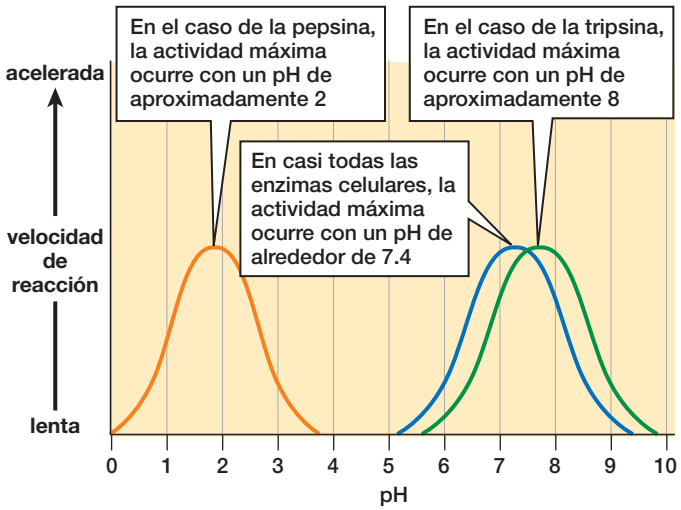
Las complejas estructuras tridimensionales de las enzimas son sensibles a las condiciones ambientales. Recordarás que en el capítulo 3 vimos que buena parte de la estructura tridimensional de las proteínas es producida por enlaces de hidrógeno entre aminoácidos con carga parcial. Estos enlaces ocurren únicamente dentro de los límites estrechos de ciertas condiciones fisicoquímicas, como el pH apropiado, temperatura y concentración de sales. Así, casi todas las enzimas tienen un conjunto muy reducido de condiciones en las que funcionan óptimamente. Cuando tales condiciones quedan fuera de sus límites, la enzima se **desnaturaliza**, lo que significa que pierde la estructura tridimensional precisa que requiere para funcionar adecuadamente.

En humanos, las enzimas celulares funcionan mejor con un pH de alrededor de 7.4, que el pH en el interior y los alrededores de nuestras células (**FIGURA 6-15a**). Para estas enzimas, un pH ácido altera las cargas de los aminoácidos agregándoles iones hidrógeno, los cuales cambian la forma de la enzima y ponen en riesgo su capacidad de funcionar. Los ácidos estomacales eliminan muchas bacterias desnaturalizando sus enzimas. Ahora bien, las enzimas que operan en el sistema digestivo humano pueden funcionar fuera de los límites del pH del interior de las células. Por ejemplo, la pepsina, una enzima que digiere proteínas, necesita las condiciones ácidas del estómago (pH de alrededor de 2). En contraste, la tripsina, que es también una enzima que digiere proteínas, se encuentra en el intestino delgado, donde prevalecen las condiciones alcalinas, y funciona mejor con un pH cercano a 8 (*véase* la figura 6-15a).

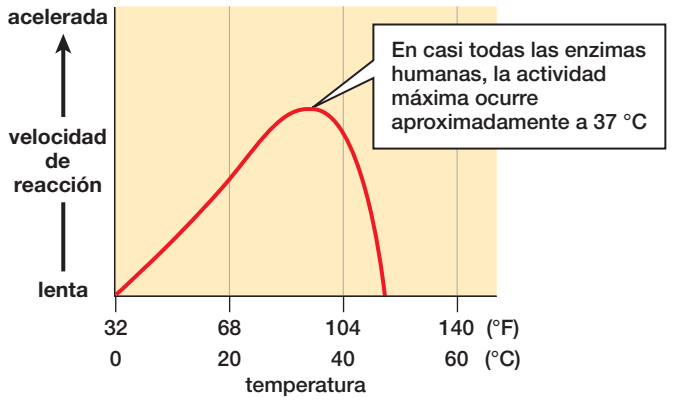
Además del pH, la temperatura afecta la velocidad de las reacciones catalizadas por enzimas, pues se lentifican a bajas temperaturas y se activan con las moderadamente altas. Esto se debe a que la velocidad del movimiento de las moléculas determina la probabilidad de que encuentren el sitio activo de una enzima (FIGURA 6-15b). Enfriar el cuerpo puede desacelerar drásticamente las reacciones metabólicas humanas. En un caso real, un chico que cayó en un lago congelado fue rescatado tras estar 20 minutos en el agua y sobrevivió sin daño alguno. Aunque a temperaturas normales el cerebro muere a los cuatro minutos de carecer de oxígeno, el agua helada redujo la temperatura y el ritmo metabólico del chico, lo que aminoró radicalmente su necesidad de oxígeno.

Al contrario, cuando las temperaturas se elevan demasiado, los enlaces de hidrógeno que regulan la forma de las proteínas pueden romperse si los movimientos de las moléculas son excesivos, lo que desnaturaliza las proteínas. Piensa en la proteína de la clara del huevo y cuánto cambian su apariencia y textura cuando se cocina. Temperaturas mucho menores que las requeridas para freír un huevo pueden ser de todas maneras muy altas para que las enzimas funcionen correctamente. El calor excesivo puede ser mortal. Todos los veranos, muchos niños estadounidenses mueren por insolación cuando los dejan sin vigilancia dentro de automóviles que se sobrecalientan.

Las bacterias y los hongos que se encuentran en casi todos nuestros alimentos son la causa de que se pudran. La comida se mantiene fresca en el refrigerador o la heladera porque el enfriamiento disminuye las reacciones enzimáticas de las que dependen estos microorganismos para crecer y reproducirse. Antes de la llegada de la refrigeración, la carne se conservaba en soluciones salinas concentradas (como el tocino o el cerdo salado), que eliminan a la mayor parte de las bacterias. Las sales se disocian en iones, que forman enlaces con los aminoácidos de las proteínas enzimáticas. Demasiada sal (o muy poca) interfiere con la estructura tridimensional de las enzimas y anulan su actividad. Los encurtidos se conservan muy bien en una solución de sal y vinagre, que combina a la vez las condiciones ácidas y muy salinas. Los organismos que viven en entornos salinos, como es de imaginar, tienen enzimas cuya configuración depende de una concentración elevada de iones de sal.


En el caso de la pepsina, la actividad máxima ocurre con un pH de aproximadamente 2
En el caso de la tripsina, la actividad máxima ocurre con un pH de aproximadamente 8
En casi todas las enzimas celulares, la actividad máxima ocurre con un pH de alrededor de 7.4
acelerada
velocidad de reacción
lenta
0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10
pH

(a) Efecto del pH en la actividad enzimática


En casi todas las enzimas humanas, la actividad máxima ocurre aproximadamente a 37 °C
acelerada
velocidad de reacción
lenta
32 68 104 140 (°F)
0 20 40 60 (°C)
temperatura

(b) Efecto de la temperatura en la actividad enzimática

▲ FIGURA 6-15 **Las enzimas humanas funcionan mejor entre límites estrechos de pH y temperatura (a)** La enzima digestiva pepsina, liberada en el estómago, funciona mejor con un pH ácido. La tripsina, liberada en el intestino delgado, funciona mejor con un pH básico. Sin embargo, casi todas las enzimas de las células funcionan mejor con el pH regulado con precisión que se encuentra en el líquido extracelular y el citoplasma (cercano a 7.4). **(b)** La máxima actividad de la mayor parte de las enzimas humanas ocurre a la temperatura del cuerpo.

Estudio de caso otro vistazo

Energía liberada

No hace falta decir que durante la carrera de 42 kilómetros, un maratonista quema una gran cantidad de glucosa a modo de tener suficiente ATP para que los músculos puedan dar las cerca de 34 mil zancadas. Las personas almacenan moléculas de glucosa unidas en cadenas largas y ramificadas de glucógeno, principalmente en los músculos y el hígado. Normalmente, los adultos guardan alrededor de 100 gramos de glucógeno en el hígado y 280 gramos en los músculos. Los atletas entrenados para carreras largas pueden aumentar la capacidad de almacenamiento de glucógeno en el hígado más de 50% y más que duplicar la capacidad de almacenamiento en los músculos.

Esto es importante porque durante una maratón un corredor agota prácticamente todo el glucógeno que tenía almacenado. En este punto, más o menos a 90 minutos de iniciada la carrera, el corredor puede experimentar fatiga muscular intensa, pérdida de motivación y, en ocasiones, hasta presentar alucinaciones por falta de energía en los músculos y el cerebro. Los corredores describen esta sensación como "hombre del mazo" o "pájara". Para guardar la mayor cantidad posible de glucógeno, los atletas de resistencia realizan una "carga de carbohidratos", es decir, consumen grandes cantidades de carbohidratos (como disacáridos y almidones) en los tres días anteriores a la carrera. Al abastecer al hígado y los músculos con glucógeno antes y al consumir bebidas energéticas durante la competencia, algunos corredores logran cruzar la línea de meta antes de que les pegue el "hombre del mazo".

Considera esto

Cuando la temperatura de un corredor comienza a elevarse, el cuerpo activa varios mecanismos, como sudar y aumentar el aporte de sangre a la piel. Compara esta respuesta de sobrecalentamiento con la inhibición por retroalimentación de las enzimas.

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

6.1 ¿Qué es la energía?

La energía es la capacidad para realizar un trabajo. La energía potencial es energía guardada (energía química, de posición). La energía cinética es la energía del movimiento (luz, calor, electricidad, movimiento de objetos). La primera ley de la termodinámica, la ley de la conservación de la energía, establece que en un sistema cerrado, aunque la energía cambie de forma, su cantidad total se mantiene constante. La segunda ley de la termodinámica establece que todo uso de energía causa una disminución de la cantidad de energía útil y un aumento de la entropía (desorden y energía menos aprovechable). Los sistemas muy organizados de poca entropía que son característicos de la vida no violan la segunda ley de la termodinámica, porque se producen por el aporte continuo de energía útil del Sol, acompañada por un enorme aumento de la entropía del propio Sol.

6.2 ¿Cómo fluye la energía en las reacciones químicas?

Las reacciones químicas se dividen en dos categorías. En las reacciones exergónicas, las moléculas del reactante tienen más energía que las moléculas del producto, así que la reacción libera energía. En las reacciones endergónicas, los reactantes tienen más energía que los productos, así que la reacción necesita un aporte neto de energía. Las reacciones exergónicas pueden ocurrir de manera espontánea, pero todas las reacciones, endergónicas y exergónicas, requieren un aporte inicial de energía (la energía de activación) para superar las repulsiones eléctricas entre las moléculas del reactante. Las reacciones exergónicas y endergónicas pueden acoplarse de modo que la energía que liberan las exergónicas impulse a las endergónicas. Los organismos acoplan reacciones exergónicas (como al captar la luz solar o degradar la glucosa) con las endergónicas (como al sintetizar moléculas orgánicas).

6.3 ¿Cómo se transporta la energía en las células?

La energía que se desprende en las reacciones químicas de la célula es captada y transportada dentro de ésta por inestables moléculas portadoras de energía, como el ATP y las portadoras de electrones NADH y $FADH_2$. Estas moléculas son el medio principal por el que las células acoplan reacciones exergónicas y endergónicas que ocurren en lugares distintos de la célula.

6.4 ¿Cómo favorecen las enzimas las reacciones bioquímicas?

Las células controlan sus reacciones metabólicas regulando la síntesis y el uso de proteínas enzimáticas, que funcionan como catalizadores biológicos que ayudan a superar la activación de energía. Una energía de activación muy elevada lentifica muchas reacciones, incluso las exergónicas, a una velocidad imperceptible en condiciones ambientales normales. Los catalizadores aminoran la energía de activación y, por consiguiente, aceleran las reacciones químicas sin cambiar permanentemente ellas mismas. Los organismos sintetizan catalizadores enzimáticos que promueven una o pocas reacciones. Los reactantes se enlazan temporalmente al sitio activo de la enzima, lo que facilita la formación de nuevos enlaces químicos de los productos y, así, se reduce la energía de activación. Las enzimas también lentifican la degradación de moléculas energéticas como la glucosa en una sucesión de etapas breves, de modo que la energía se libera paulatinamente y el ATP puede captarla para usarla en reacciones endergónicas.

6.5 ¿Cómo regulan las células sus reacciones metabólicas?

La acción de las enzimas está regulada de varias maneras, como alterar la velocidad de la síntesis de proteínas, activar enzimas que se encontraban inactivas; inhibición competitiva y no competitiva y regulación alostérica, que incluye la inhibición por retroalimentación. Muchos venenos actúan como inhibidores de enzimas, por ejemplo, el metanol y algunos gases nerviosos e insecticidas. El ibuprofeno y los anticancerosos de quimioterapia también actúan como inhibidores enzimáticos competitivos. Las condiciones ambientales (como el pH, concentración de sales y temperatura) activan o inhiben el funcionamiento de las enzimas porque alteran la estructura tridimensional de éstas.

Términos clave

adenosín difosfato (ADP), *102*
adenosín trifosfato (ATP), *101*
catalizador, *103*
coenzima, *104*
desnaturalizar, *108*
endergónica, *100*
energía, *98*
energía cinética, *98*
energía de activación, *101*
energía potencial, *98*
energía química, *98*
entropía, *99*
enzima, *103*
exergónica, *100*
fenilcetonuria, *106*
inhibición competitiva, *107*
inhibición no competitiva, *107*
inhibición por retroalimentación, *107*
intolerancia a la lactosa, *106*
ley de la conservación de la energía, *99*
leyes de la termodinámica, *99*
metabolismo, *105*
molécula portadora de energía, *101*
primera ley de la termodinámica, *99*
producto, *100*
reacción acoplada, *102*
reacción química, *100*
reactante, *100*
regulación alostérica, *107*
ruta metabólica, *105*
segunda ley de la termodinámica, *99*
sistema cerrado, *99*
sitio activo, *104*
sustrato, *104*
trabajo, *98*
transportador de electrones, *102*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Según la primera ley de la termodinámica, la energía no _____ ni _____. La energía se encuentra en dos formas principales: _____, la energía del movimiento, y _____, la energía acumulada.
2. Según la segunda ley de la termodinámica, cuando la energía cambia de forma, tiende a convertirse de _____ en _____. Esto lleva a la conclusión de que la materia tiende espontáneamente a ser menos _____. Esta tendencia se llama _____.
3. La energía necesaria para iniciar cualquier reacción química se llama _____. Se requiere esta energía para forzar la _____ de los reactantes. Esta energía la suministra normalmente _____.

4. Cuando ciertas reacciones empiezan, liberan energía y se llaman _____. Otras requieren un aporte neto de energía y se llaman _____. ¿Qué tipo continúa espontáneamente después de empezar? ¿Qué tipo permite la formación de moléculas biológicas complejas a partir de moléculas más simples (por ejemplo, proteínas de los aminoácidos)? _____. Cuando la energía que libera una reacción es la que necesita otra reacción, se dice que las dos reacciones están _____.
5. La abreviatura ATP significa _____. Esta molécula es la principal _____ de los seres vivos. La sintetizan células de _____ y de _____. La síntesis requiere _____, que luego se guarda en el ATP de la molécula.
6. Las enzimas son (un tipo de molécula biológica) _____. Las enzimas favorecen las reacciones de las células porque disminuyen _____. Cada enzima posee una región especializada llamada _____ donde embonan las moléculas del reactante. Cada una de estas regiones especializadas tiene _____ peculiar y una distribución peculiar de _____ que la hace específica para las moléculas de su sustrato.

Preguntas de repaso

1. Explica por qué los organismos no infringen la segunda ley de la termodinámica. ¿Cuál es la fuente máxima de energía de casi todas las formas de vida de la Tierra?
2. Define *metabolismo* y explica cómo se acoplan unas reacciones con otras.
3. ¿Qué es la energía de activación? ¿Qué efecto tienen los catalizadores en la energía de activación? ¿Cómo cambian los catalizadores la velocidad de una reacción?
4. Describe algunas reacciones exergónicas y endergónicas que ocurren normalmente en plantas y animales.
5. Describe la estructura y función de las enzimas. ¿Cómo se regula la actividad de las enzimas?

Aplicación de conceptos

1. Llega una de tus amigas más estudiosas cuando estás usando la aspiradora. Para tratar de impresionarla, mencionas como si nada que infundes energía en tu recámara para crear un estado de baja entropía con la energía de la electricidad. Ella comenta que, en última instancia, lo que haces es aprovechar el aumento de la energía del Sol para desempolvar tu recámara. ¿De qué habla? (Busca las pistas en el capítulo 7.)
2. Como vimos en el capítulo 3, las unidades de prácticamente todas las moléculas orgánicas están unidas por reacciones de condensación y se degradan por reacciones de hidrólisis. ¿Por qué entonces tu sistema digestivo produce enzimas aparte para digerir proteínas, lípidos y carbohidratos?
3. Supongamos que alguien trata de refutar el concepto de la evolución con el siguiente argumento: "Según la teoría de la evolución, la complejidad de los organismos ha aumentado al paso del tiempo; sin embargo, el incremento de la complejidad contradice la segunda ley de la termodinámica; por tanto, la evolución es imposible". ¿Es un enunciado verdadero?
4. Cuando un oso pardo se come un salmón, ¿adquiere toda la energía contenida en el pez?, ¿por qué? ¿Qué implicaciones crees que tiene la respuesta para la relativa abundancia (por peso) de depredadores y presas.

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Captación de la energía solar: la fotosíntesis

Capítulo 7

▲ Probablemente, un meteorito gigante acabó con el reinado del *Tyrannosaurus* y el resto de los dinosaurios.

Estudio de caso

¿Los dinosaurios murieron por falta de luz solar?

HACE UNOS 65 MILLONES DE AÑOS, el Cretáceo terminó violentamente y la vida en la Tierra sufrió un golpe catastrófico. En poco tiempo se extinguieron casi todas las especies del planeta. Esta devastadora extinción en masa eliminó más de 70% de las especies del periodo, incluyendo a los dinosaurios. Desaparecieron para siempre el *Triceratops*, el *Tyrannosaurus* y las otras especies de dinosaurios. Se quedaron sin vida la tierra y el mar, y tuvieron que pasar millones de años para que aparecieran nuevas especies que tomaran el lugar de las otras.

En general, los científicos piensan que esta devastación comenzó con un meteorito gigantesco, de unos 10 kilómetros de diámetro, que penetró la atmósfera y cayó en la Tierra. El meteorito se sumergió en el mar, en la punta de la península de Yucatán —en el sureste de México— y excavó un cráter de kilómetro y medio de profundidad y 190 kilómetros de diámetro. Desde luego, todos los organismos de la zona inmediata murieron por la onda expansiva del choque. Ahora bien, esta destrucción directa debió quedar limitada a un área reducida. ¿Cómo, pues, el impacto del meteorito eliminó miles de especies en todo el mundo? Con toda probabilidad, los daños más graves no fueron por la caída del meteorito en sí, sino por los efectos duraderos de su llegada repentina. En particular, el efecto de largo plazo más perjudicial fue la alteración de la reacción química más importante de la Tierra: la fotosíntesis.

¿Qué hace exactamente la fotosíntesis? ¿Qué la hace tan importante que interrumpirla acabó con los poderosos dinosaurios? Para averiguarlo, sigue leyendo.

De un vistazo

Estudio de caso ¿Los dinosaurios murieron por falta de luz solar?

7.1 ¿Qué es la fotosíntesis?

Hojas y cloroplastos son adaptaciones para la fotosíntesis

La fotosíntesis consiste en reacciones luminosas (fotodependientes) el ciclo de Calvin (reacciones fotoindependientes)

Estudio de caso continuación ¿Los dinosaurios murieron por falta de luz solar?

7.2 Reacciones luminosas: ¿cómo se convierte la energía luminosa en energía química?

Los pigmentos de los cloroplastos captan la luz

Las reacciones luminosas se realizan en las membranas tilacoidales

7.3 Ciclo de Calvin: ¿cómo se almacena la energía química en moléculas de glucosa?

En el ciclo de Calvin se capta el dióxido de carbono

Estudio de caso continuación ¿Los dinosaurios murieron por falta de luz solar?

El carbono fijado en el ciclo de Calvin sirve para sintetizar carbohidratos

BioFlix™ Photosynthesis (disponible en inglés)

7.4 ¿Por qué algunas plantas utilizan otras vías para fijar el carbono?

Cuando se cierran los estomas para conservar el agua, se realiza un proceso costoso para la planta llamado fotorrespiración

Las plantas C_4 captan carbono y sintetizan glucosa en células diferentes

Las plantas CAM captan carbono y sintetizan glucosa en tiempos diferentes

Guardián de la Tierra Biocombustibles: ¿son falsos sus beneficios?

Diferentes vías adaptan a las plantas a distintas condiciones ambientales

Estudio de caso otro vistazo ¿Los dinosaurios murieron por falta de luz solar?

7.1 ¿QUÉ ES LA FOTOSÍNTESIS?

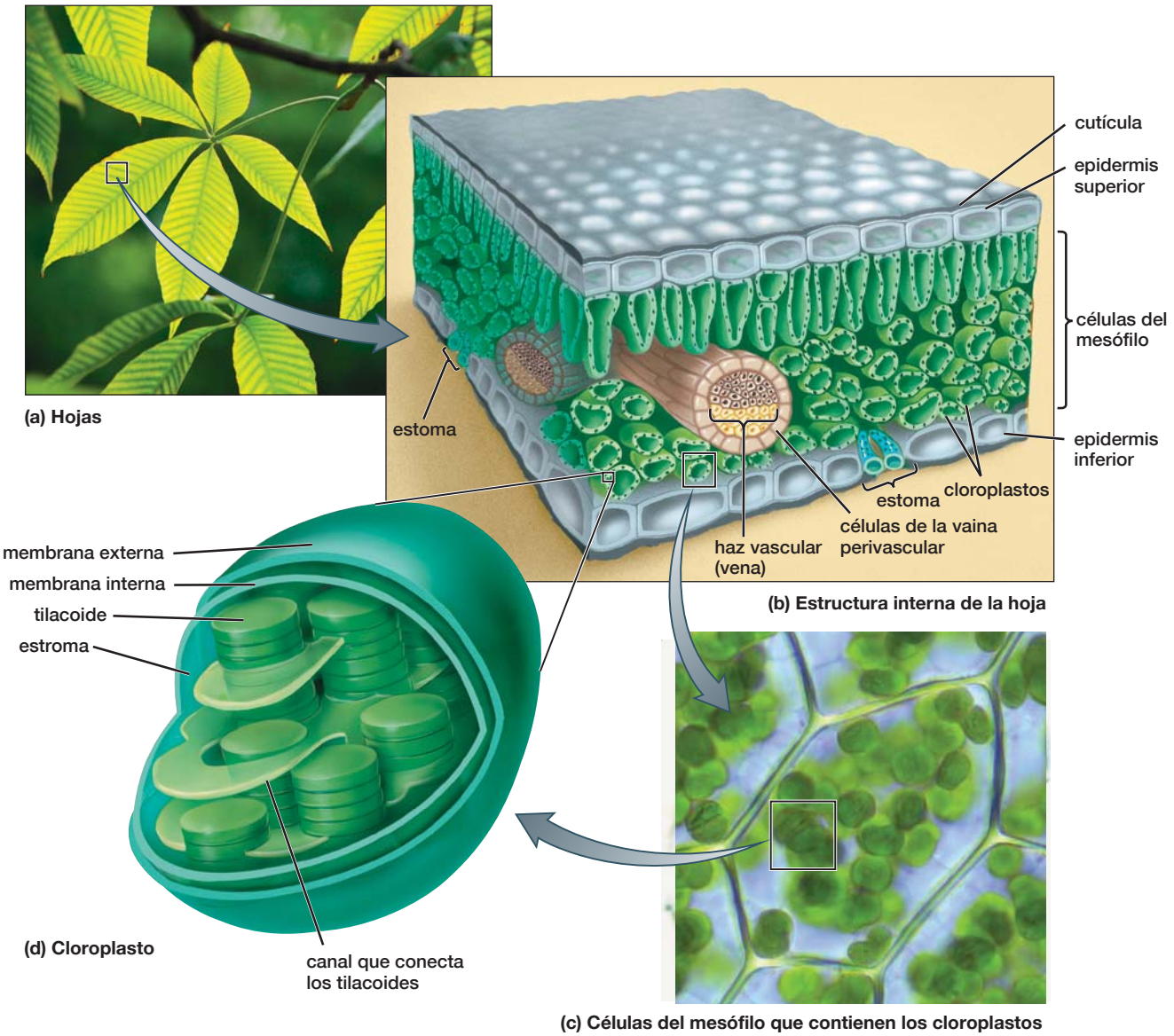
Todas las células requieren energía, pero como se vio en el capítulo 6, la primera ley de la termodinámica establece que la energía no se crea; por tanto, la vida depende de la energía de fuentes externas. Para casi todas las formas de vida en la Tierra, la energía viene de la luz solar, directa o indirectamente. Los únicos organismos capaces de captar esta abundante fuente de energía son los que llevan a cabo la **fotosíntesis**, por la cual se capta y almacena energía solar en los enlaces de moléculas orgánicas, como la glucosa. La evolución de la fotosíntesis hizo posible la vida que conocemos. Este proceso asombroso suministra no sólo el "combustible" para la vida, sino también el oxígeno necesario para "consumir" ese combustible, como se verá en el capítulo 8. La fotosíntesis se da en las plantas, protistas fotosintéticos y algunas bacterias. Aquí nos vamos a concentrar en los organismos más conocidos: las plantas terrestres.

Hojas y cloroplastos son adaptaciones para la fotosíntesis

En las plantas, la fotosíntesis tiene lugar en los **cloroplastos**, que están contenidos en las células de las hojas. Las hojas de la mayor parte de las plantas terrestres tienen apenas unas pocas células de grosor, una estructura elegantemente adaptada a las exigencias de la fotosíntesis (**FIGURA 7-1**). La forma aplanada de las hojas expone al Sol una superficie más ancha y su delgadez garantiza que la luz penetre a los cloroplastos del interior. La superficie superior e inferior de una hoja consta de una capa de células transparentes, la **epidermis**. La superficie externa de la epidermis está cubierta por la **cutícula**, un recubrimiento transparente, ceroso e impermeable que reduce la evaporación del agua de la hoja.

Una hoja obtiene del aire el CO_2 necesario para la fotosíntesis, a través de poros ajustables en la epidermis llamados **estomas** (de la palabra griega que significa "boca"; **FIGURA 7-2** en la página 115). Dentro de la hoja hay capas de células que, en conjunto, reciben el nombre de **mesófilo** (que significa "en medio de la hoja"). Las células del mesófilo contienen casi todos los cloroplastos de la hoja y, por consiguiente, la fotosíntesis se realiza principalmente en estas células. Haces vasculares, que forman la nervadura de la hoja (**FIGURA 7-1b**), suministran agua y minerales a las células del mesófilo y se llevan los carbohidratos producidos a otras partes de la planta. Las células que rodean estos haces forman la **vaina perivascular** y carecen de cloroplastos.

Una célula del mesófilo tiene de 40 a 50 cloroplastos (**FIGURA 7-1c**) que son tan pequeños (unas cinco micras de diámetro) que 2,500 alineados abarcarían aproximadamante la uña de un pulgar. Como se vio en el capítulo 4, los cloroplastos son organelos que constan de una doble membrana externa que encierra un medio semifluido, el **estroma**. Insertados en el estroma se encuentran sacos membranosos interconectados y en forma de disco que se llaman **tilacoides** (**FIGURA 7-1d**). Cada uno de estos sacos delimita una región con fluido llamada *espacio tilacoidal*. Las reacciones químicas fotodependientes de la fotosíntesis (reacciones luminosas) se realizan en las membranas de los tilacoides. Las reacciones fotoindependientes del ciclo de Calvin que captan carbono del CO_2 y producen glucosa se realizan en el estroma que los rodea.



▲ **FIGURA 7-1 Esquema de las estructuras de la fotosíntesis** **(a)** En las plantas terrestres, la fotosíntesis se realiza principalmente en las hojas. **(b)** Sección de una hoja, que muestra las células del mesófilo, donde se concentran los cloroplastos y la cutícula impermeable que recubre la hoja por sus dos caras. **(c)** Micrografía óptica de una célula del mesófilo, repleta de cloroplastos. **(d)** Cloroplasto que muestra el estroma y los tilacoides donde se realiza la fotosíntesis.

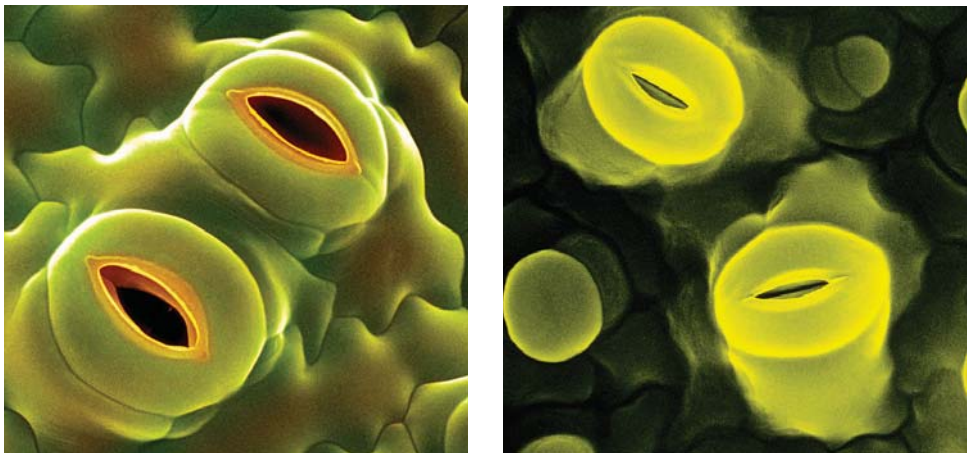
La fotosíntesis consiste en reacciones luminosas (fotodependientes) y el ciclo de Calvin (reacciones fotoindependientes)

A partir de moléculas simples de dióxido de carbono (CO_2) y agua (H_2O), la fotosíntesis convierte la energía de la luz solar en energía química almacenada en enlaces de glucosa ($C_6H_{12}O_6$) y libera oxígeno (O_2) como subproducto (FIGURA 7-3). La reacción química más simple de la fotosíntesis es:

$$6\ CO_2 + 6\ H_2O + \text{energía luminosa} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2$$

Esta simple ecuación oscurece el hecho de que la fotosíntesis comprende docenas de reacciones catalizadas por docenas de enzimas. Estas reacciones ocurren en dos fases diferenciadas: la fase luminosa, donde se realizan las reacciones luminosas o fotodependientes, y la fase oscura, donde se llevan a cabo las fotoindependientes o ciclo de Calvin. Cada fase se realiza en partes diferentes del cloroplasto, pero están conectadas por un vínculo importante: las moléculas portadoras de energía.

En las **reacciones luminosas**, la clorofila y otras moléculas insertadas en las membranas de los tilacoides de los cloroplastos captan energía de la luz solar y convierten parte en energía química almacenada en las moléculas portadoras de energía ATP (adenosín trifosfato) y NADPH (nicotinamida adenina dinucleótido fosfato). Los enlaces de la molécula de agua se rompen y se libera oxígeno como subproducto, proceso que se conoce como *fotólisis*. En las reacciones fotoindependientes del **ciclo de Calvin**, las enzimas que se localizan en el fluido del estroma situado

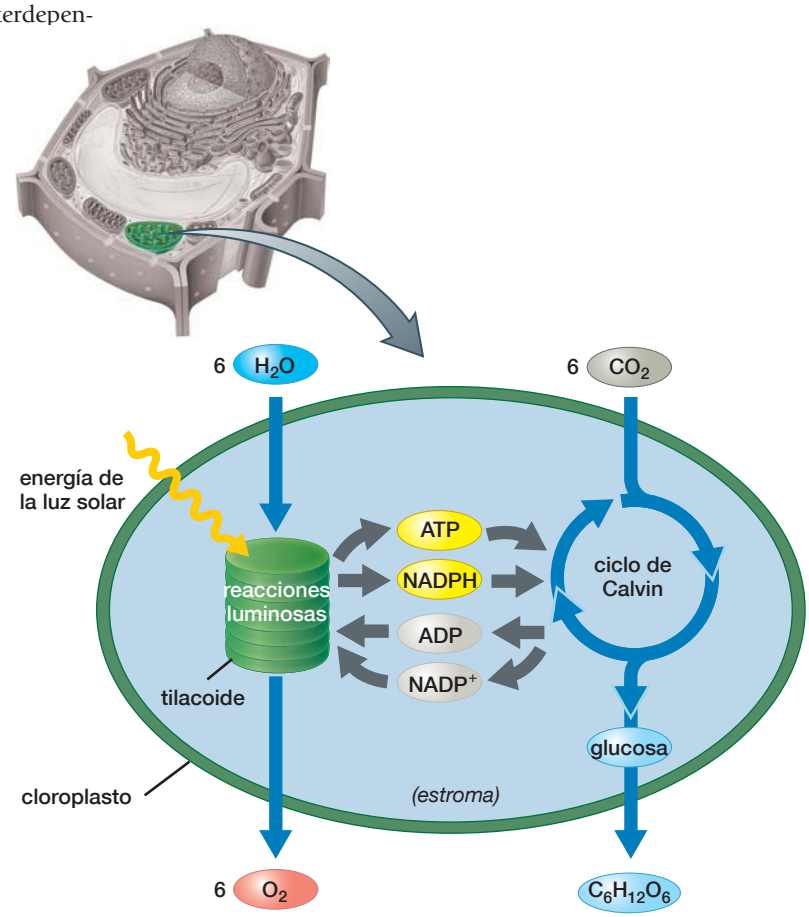


(a) Estomas abiertos (b) Estomas cerrados

◀ **FIGURA 7-2 Estomas (a)** Los estomas abiertos permiten la entrada de CO_2 y la salida de oxígeno, por difusión. **(b)** Los estomas cerrados aminoran la pérdida de agua por evaporación, aunque evitan que entre CO_2 y que salga oxígeno.

fuera de los tilacoides toman el CO_2 de la atmósfera y la energía química de las moléculas portadoras para impulsar la síntesis de un azúcar de tres carbonos que servirá para sintetizar glucosa. En la figura 7-3 se muestra la relación entre las reacciones luminosas y el ciclo de Calvin, de modo que se ejemplifica la interdependencia de los dos procesos y se coloca cada uno en el lugar donde se realiza dentro del cloroplasto. Dicho en pocas palabras, la parte *foto-* de la fotosíntesis se refiere a la captura de energía solar por medio de reacciones luminosas en las membranas de los tilacoides. Estas reacciones toman la energía solar para "recargar" las moléculas portadoras del ADP (adenosín difosfato) y $NADP^+$ (la forma sin energía del NADPH) para formar ATP y NADPH. La parte *–síntesis* de la fotosíntesis se refiere al ciclo de Calvin, en el que se capta carbono para sintetizar glucosa por medio de la energía suministrada por las moléculas de alta energía: el ATP y el NADPH. Los portadores desenergizados ADP y $NADP^+$ se recargan mediante reacciones luminosas para convertirse en ATP y NADPH, que impulsarán la síntesis de más moléculas de glucosa.

Ahora que tenemos las líneas generales de la fotosíntesis, veamos los detalles de cada fase.



▲ **FIGURA 7-3 Esquema de la relación entre las reacciones luminosas y el ciclo de Calvin** Las moléculas simples que proporcionan los ingredientes básicos para la fotosíntesis (CO_2 y H_2O) entran en momentos distintos y se usan en partes diferentes de los cloroplastos. Aquí también se ve que el O_2 liberado durante la fotosíntesis proviene del H_2O, mientras que el carbono utilizado en la síntesis de la glucosa se obtiene del CO_2. En figuras posteriores se muestran versiones más pequeñas de esta ilustración, para indicar dónde ocurren los procesos específicos.

Estudio de caso continuación

¿Los dinosaurios murieron por falta de luz solar?

Hace más de dos mil millones de años, algunas células bacterianas (procariontes), por mutaciones aleatorias de su material genético, adquirieron la capacidad de aprovechar la energía de la luz solar. Al medrar con esta abundante fuente energética, las primeras células fotosintéticas llenaron los mares. Conforme aumentaron, se acumuló oxígeno en la atmósfera. Luego evolucionaron las plantas, hicieron la transición a la tierra y crecieron en exuberante profusión. Cuando aparecieron los dinosaurios, las plantas abundaban y proporcionaban suficientes alimentos para sostener a los herbívoros gigantes, como el *apatosaurio* de 35 toneladas y 26 metros de largo, que depredaba el *tiranosaurio*.

7.2 REACCIONES LUMINOSAS: ¿CÓMO SE CONVIERTE LA ENERGÍA LUMINOSA EN ENERGÍA QUÍMICA?

Las reacciones luminosas captan la energía solar y la almacenan como energía química en dos moléculas portadoras: ATP y NADPH. Las moléculas que hacen posible estas reacciones, incluyendo los pigmentos que captan la luz y las enzimas, están insertadas en una disposición precisa dentro de las membranas de los tilacoides. A medida que leas la sección, fíjate en el modo como la membrana tilacoidal y los espacios que engloba sostienen estas reacciones cruciales.

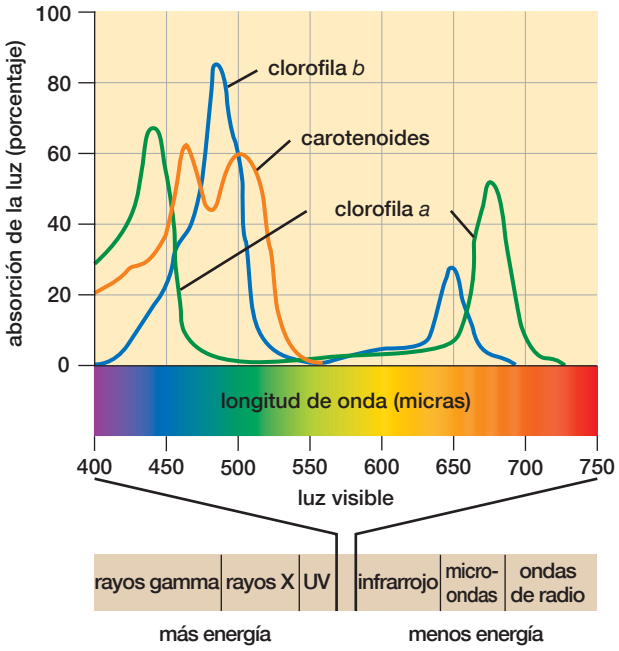
Los pigmentos de los cloroplastos captan la luz

El Sol emite energía en un amplio espectro de radiación electromagnética. El **espectro electromagnético** va de los rayos gamma de onda corta al ultravioleta, la luz visible y la infrarroja, hasta las ondas de radio muy largas (FIGURA 7-4). La luz y otras ondas electromagnéticas están compuestas de paquetes de energía llamados **fotones**. La energía de un fotón corresponde a su longitud de onda: los fotones de onda corta, como los rayos gamma y X, son muy energéticos, mientras que los de onda larga, como las ondas de radio, llevan menos energía. La luz visible es la de longitud de onda tal, que su energía es bastante fuerte para alterar las **moléculas de los pigmentos** biológicos (que son moléculas que absorben la luz), como la clorofila, pero no tan intensa para que dañe los enlaces de las moléculas fundamentales, como el ADN. No es por coincidencia que estas longitudes de onda, con la cantidad adecuada de energía, no sólo impulsan la fotosíntesis, sino que también estimulan los pigmentos del ojo y nos permiten ver.

Ocurre una de tres cosas cuando una onda luminosa de longitud específica incide en un objeto, como una hoja: se absorbe la luz (se capta), se refleja (rebota) o se transmite (atraviesa). La luz que se absorbe calienta el objeto o impulsa procesos biológicos, como la fotosíntesis. La luz que se refleja o se transmite no se absorbe y, por tanto, puede llegar a los ojos de un observador, que la percibe como el color de ese objeto.

Los cloroplastos contienen varios pigmentos que absorben diferentes longitudes de onda. La **clorofila *a***, el principal pigmento que capta la luz en los cloroplastos, absorbe intensamente la luz violeta, azul y roja, pero refleja el verde, que es lo que da a las hojas su color (*véase* la figura 7-4). Los cloroplastos también contienen otras moléculas que se llaman, en conjunto, **pigmentos accesorios** y que absorben otras longitudes de onda de energía luminosa y la transfieren a la clorofila *a*. La clorofila *b* es ligeramente distinta de la clorofila *a* (verde) que sirve como pigmento accesorio que absorbe las longitudes azul y rojo naranja que no captó la clorofila *a* y reflejan la luz verde amarilla. Los **carotenoides** son pigmentos accesorios que se encuentran en todos los cloroplastos. Absorben luz azul y verde y se ven principalmente de color amarillo o anaranjado, porque reflejan esas longitudes de onda ante nuestros ojos (*véase* la figura 7-4).

Aunque los carotenoides están presentes en las hojas, su color queda enmascarado por la clorofila verde, que es más abundante. En el otoño, cuando las hojas comienzan a morir, la clorofila se degrada antes que los carotenoides y se aprecian los brillantes pigmentos amarillo y anaranjado de los carotenoides que caracterizan los colores del otoño. La clorofila de las hojas de álamo en la FIGURA 7-5 se degradó y desapareció, de modo que se revelan los carotenoides (los colores rojo y morado de las hojas secas no tienen que ver con la fotosíntesis).



▲ FIGURA 7-4 La luz y los pigmentos de los cloroplastos La luz visible, que es una parte muy pequeña del espectro electromagnético, comprende las longitudes de onda que corresponden a los colores del arco iris. La clorofila *a* y *b* (curvas verde y azul, respectivamente) absorben con intensidad la luz violeta, azul y roja. Los carotenoides (curva anaranjada) absorben longitudes de onda azul y verde.

▲ FIGURA 7-5 La pérdida de clorofila revela los pigmentos carotenoides amarillos Cuando se acerca el invierno, la clorofila de estas hojas de álamo se degrada y revela los pigmentos carotenoides amarillos.

¿Te has preguntado…

de qué color serían las plantas en otros planetas?

La bióloga Nancy Kiang y sus colaboradores de la NASA formularon hipótesis sobre el color de las plantas extraterrestres. Las estrellas de tipo M, el tipo más abundante en nuestra galaxia, emiten luz más roja y tenue que nuestro Sol. Suponiendo que en un planeta que orbitara una estrella de ese tipo hubieran evolucionado organismos fotosintéticos, para captar suficiente energía muy posiblemente necesitarían pigmentos que absorbieran la luz en todo el espectro visible. Como no reflejarían a la vista nada de la luz, estas fotosintetizadoras alienígenas se verían negras.

Es probable que hayas oído hablar del carotenoide betacaroteno. Este pigmento capta luz en los cloroplastos y produce el color anaranjado de algunas verduras, como las zanahorias. Los animales convierten el betacaroteno en vitamina A, que forma la base del pigmento que capta la luz en el ojo de los animales, incluyendo a los seres humanos. En una hermosa simetría, los carotenoides que captan la energía luminosa en las plantas se convierten en sustancias que captan la luz también en los animales.

Las reacciones luminosas se realizan en las membranas tilacoidales

La energía luminosa se capta y se convierte en energía química mediante las reacciones luminosas que se realizan en las membranas tilacoidales. Estas membranas contienen muchos **fotosistemas**, cada uno consiste en un agrupamiento de clorofila y pigmentos accesorios rodeado por diversas proteínas. Dos fotosistemas operan juntos durante las reacciones luminosas: el fotosistema II (PS II) y el fotosistema I (PS I) (estos fotosistemas se designan por el orden en que se descubrieron; sin embargo, el orden en que se suceden durante las reacciones luminosas es del fotosistema II al fotosistema I).

Cada fotosistema tiene contigua una cadena de transporte de electrones diferente. Estas **cadenas de transporte de electrones** (**ETC**, por sus siglas en inglés) constan de series de moléculas portadoras de electrones insertadas en la membrana tilacoidal. En esta exposición nos referiremos a estas cadenas como ETC II y ETC I, según el fotosistema con el que estén relacionadas. Así, en la membrana tilacoidal, la ruta general de los electrones es la siguiente: PS II → ETC II → PS I → ECT I → $NADP^+$ (*véase* la figura 7-7).

Se puede pensar en las reacciones luminosas como una especie de juego de máquina tragamonedas. La energía (la luz) es transferida a una bola (electrón) por un pistón con resorte (las moléculas de clorofila). La bola es impulsada hacia arriba (entra en un nivel elevado de energía). Conforme la bola rebota y desciende, la energía que se libera puede usarse para hacer girar una rueda (generar ATP) o sonar un timbre (generar NADPH). Con este esquema general en mente, pasemos a un examen más minucioso de la secuencia de acontecimientos de las reacciones luminosas.

El fotosistema II usa energía luminosa para crear un gradiente de iones hidrógeno y romper los enlaces de la molécula de agua

Las reacciones luminosas comienzan cuando los fotones de luz son absorbidos por los pigmentos agrupados en el fotosistema II (**FIGURA 7-6** ❶). La energía salta de un pigmento al siguiente hasta que se canaliza al centro de reacción (**FIGURA 7-6** ❷). El **centro de reacción** de cada fotosistema consta de una par de moléculas especializadas de clorofila *a* y una molécula el **aceptor primario de electrones** incrustada en un complejo de proteínas. Cuando la energía llega al centro de reacción, lanza un electrón de una de las moléculas de clorofila de dicho centro al aceptor primario de energía, que capta el electrón energizado (**FIGURA 7-6** ❸).

El centro de reacción del fotosistema II debe recibir constantemente electrones para reemplazar los que salieron cuando los energizó la luz. Estos electrones de reemplazo vienen del agua (*véase* el fotosistema II de la figura 7-6). Una enzima asociada con PS II rompe los enlaces de las moléculas de agua, con lo que se liberan electrones que reemplazan a los perdidos por las moléculas de clorofila en el centro de reacción. Esta reacción libera también iones hidrógeno que contribuyen al gradiente de H^+ que impulsa la síntesis de ATP (*véase* la figura 7-7 ❷). Por cada dos moléculas de agua que se degradan, se produce una molécula de gas oxígeno (O_2).

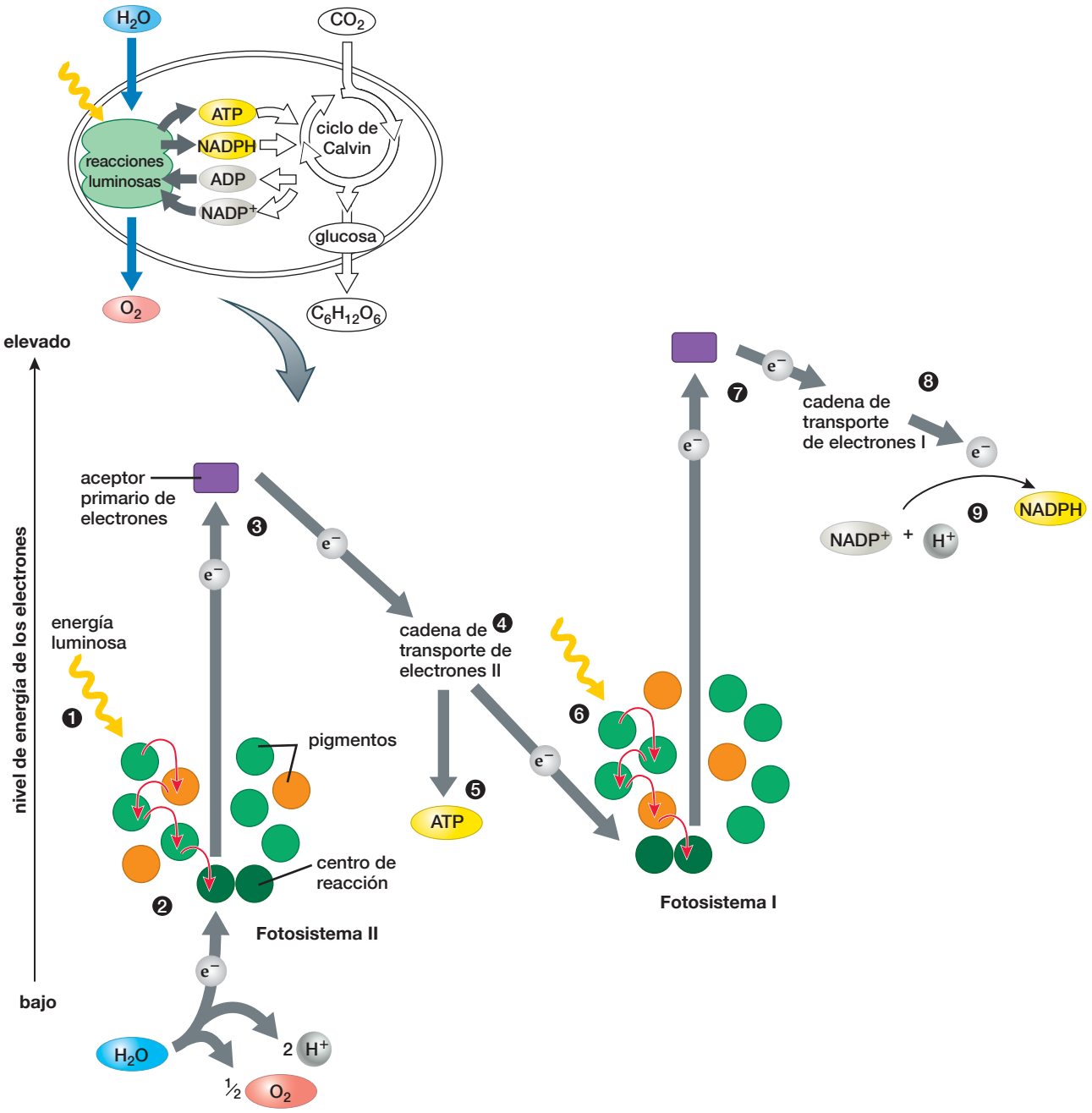
Cuando el aceptor primario de electrones capta el electrón, lo pasa a la primera molécula de ETC II. El electrón viaja de una molécula portadora de electrones a la siguiente y va perdiendo energía (**FIGURA 7-6** ❹). Parte de esta energía se aprovecha para bombear a través de la membrana tilacoidal iones hidrógeno (H^+) al espacio tilacoidal, donde se usará para generar ATP (como se explicará enseguida; (**FIGURA 7-6** ❺ y *véase* la figura 7-7). Por último, el electrón ya sin energía sale de la ETC II y entra en el centro de reacción del fotosistema I, donde reemplaza al electrón lanzado cuando la luz incide en este fotosistema I.

El fotosistema I genera NADPH

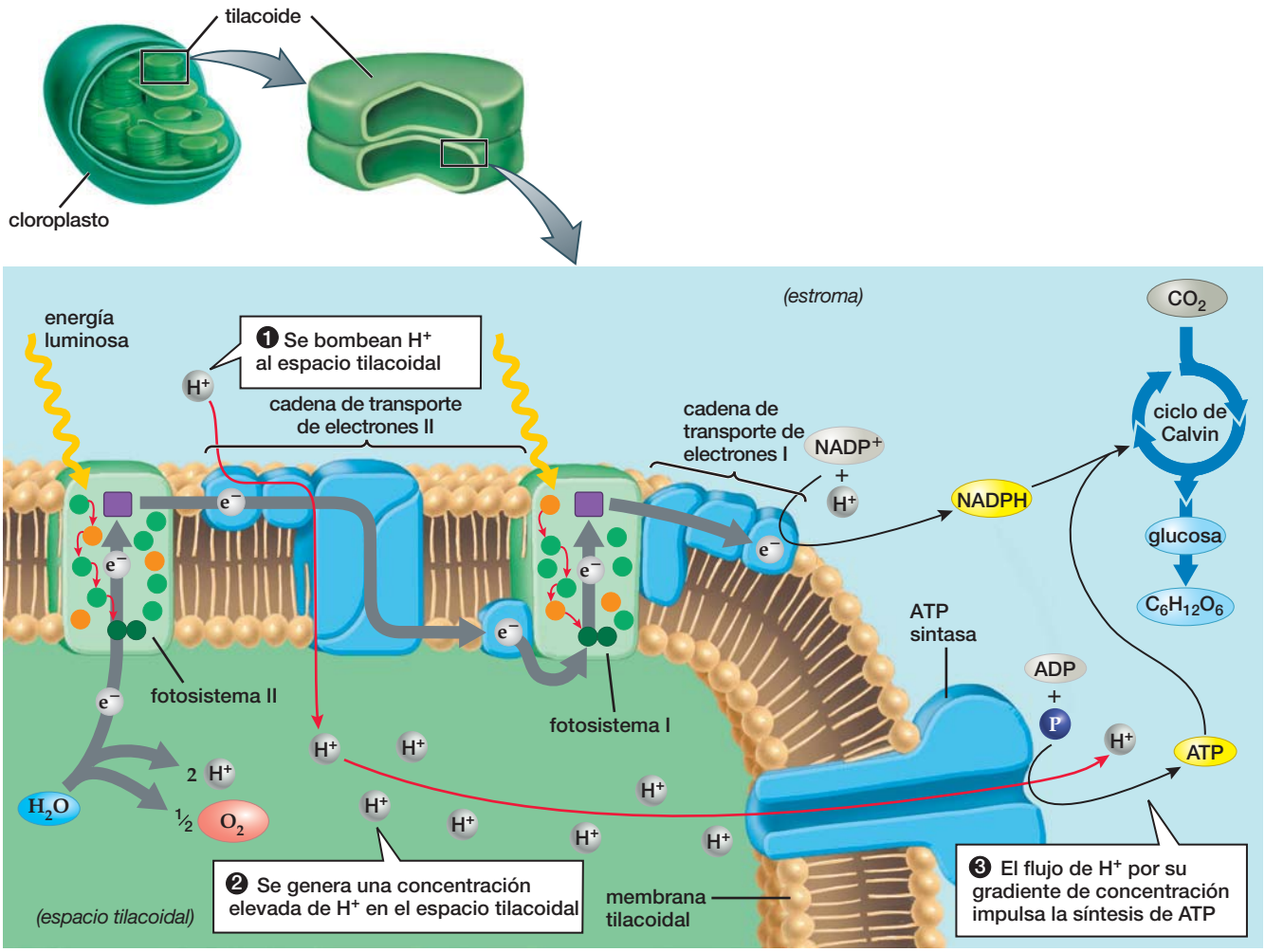
Entre tanto, la luz también ha incidido en los pigmentos de PS I (**FIGURA 7-6** ❻). Como en el PS II, la energía de la luz es captada por estos pigmentos y llevada a una molécula de clorofila *a* en el centro de reacción. Ahí lanza un electrón energizado que es tomado por el aceptor primario de electrones del PS I (**FIGURA 7-6** ❼; el electrón energizado es reemplazado de inmediato por un electrón sin energía de la ETC II). Del aceptor primario de electrones de la PS I, el electrón energizado pasa por la ETC I (**FIGURA 7-6** ❽) hasta que llega al $NADP^+$. Se forma la molécula transportadora de energía NADPH cuando cada molécula del $NADP^+$ (disuelta en el fluido del estroma) toma dos electrones energizados junto con un ión hidrógeno (**FIGURA 7-6** ❾).

El gradiente de iones hidrógeno genera ATP por quimiósmosis

En la **FIGURA 7-7** se muestra el movimiento de los electrones por la membrana tilacoidal. Se aprecia también cómo se utiliza la energía de estos electrones para formar el gradiente de iones H^+ que impulsa la síntesis de ATP en la **quimiósmosis**. Conforme el electrón energizado recorre la ETC II, parte de la energía que libera se usa para bombear iones hidrógeno al espacio tilacoidal



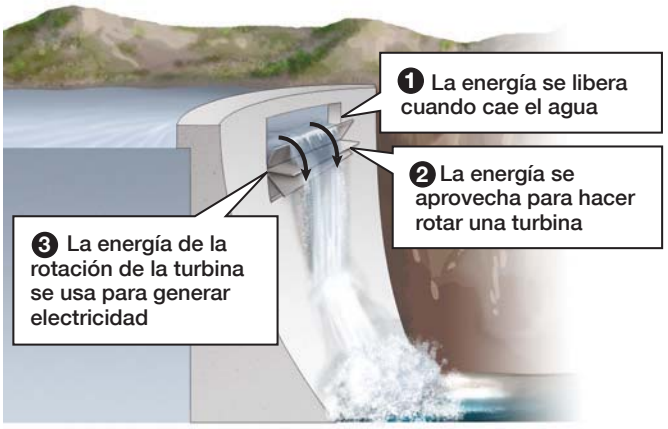
▲ **FIGURA 7-6 Transferencia de energía y reacciones luminosas de la fotosíntesis** Las reacciones luminosas abarcan una serie de moléculas y reacciones que ocurren dentro o junto a la membrana tilacoidal. ❶ El fotosistema II absorbe la luz y la energía se pasa a un electrón en una de las moléculas de clorofila *a* del centro de reacción. ❷ El electrón energizado es lanzado de la molécula de clorofila *a*. ❸ Un aceptor primario de electrones capta el electrón, también en el centro de reacción. ❹ El electrón pasa por la cadena de transporte de electrones (ETC II). ❺ Cuando la ETC II transfiere el electrón, parte de la energía liberada se usa para bombear H^+ al espacio tilacoidal. En otro proceso, el gradiente H^+ que se produce se usa para generar ATP. El electrón sin energía entra en el centro de reacción del fotosistema I y reemplaza a un electrón lanzado. ❻ La luz incide en el fotosistema I y la energía pasa al electrón de las moléculas de clorofila en el centro de reacción. ❼ El electrón energizado es lanzado del centro de reacción y lo captura el aceptor primario de electrones. ❽ El electrón recorre la ETC I. ❾ Se forma NADPH cuando el $NADP^+$ del estroma acepta dos electrones energizados junto con un H^+.



▲ **FIGURA 7-7 Acontecimientos de las reacciones luminosas que ocurren dentro y cerca de la membrana tilacoidal** Aquí puede seguirse la ruta de un electrón energizado por las moléculas de la membrana tilacoidal. ❶ La energía que se libera cuando el electrón pasa por la ETC II es aprovechada para bombear H^+ a través de la membrana hasta el espacio tilacoidal. ❷ Se genera un gradiente de concentración de H^+ a medida que los electrones pasan por la ETC II y se usa su energía para bombear H^+ al espacio tilacoidal a través de la membrana. ❸ Durante la quimiósmosis, los H^+ fluyen por su gradiente de concentración a través de un canal de ATP sintasa, que usa la energía del gradiente para generar ATP. Aproximadamente se genera una molécula de ATP por cada tres iones hidrógeno que pasan por el canal.

(FIGURA 7-7 ❶), crea una concentración elevada de H^+ dentro del espacio (FIGURA 7-7 ❷), y una baja concentración en el estroma del entorno. Durante la quimiósmosis, los H^+ pasan por su gradiente de concentración a través de un canal especial que recorre la membrana tilacoidal. Este canal, llamado **ATP sintasa,** produce ATP a partir del ADP y el fosfato disueltos en el estroma conforme los H^+ pasan por el canal (FIGURA 7-7 ❸).

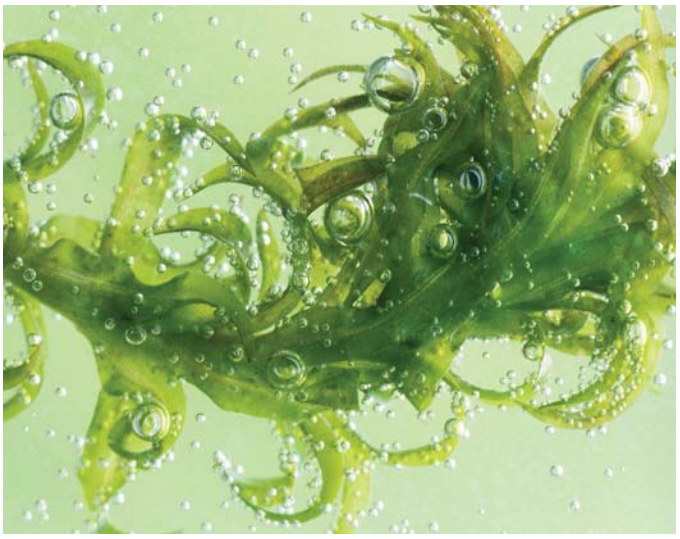
¿Cómo se usa el gradiente de H^+ para sintetizar ATP? Comparemos el gradiente de H^+ con el agua depositada en la presa de una planta hidroeléctrica (FIGURA 7-8). El agua fluye por las turbinas y las hace girar. Estas turbinas convierten la energía del movimiento del agua en energía eléctrica. Los iones de hidrógeno del espacio tilacoidal (como el agua detrás de la presa) sólo pueden bajar por su gradiente del estroma a través de canales de ATP sintasa. Al igual que las turbinas que generan electricidad, la ATP sintasa capta la energía liberada por el flujo de H^+ y la usa para impulsar la síntesis de ATP a partir de ADP y fosfato.


❶ La energía se libera cuando cae el agua
❷ La energía se aprovecha para hacer rotar una turbina
❸ La energía de la rotación de la turbina se usa para generar electricidad

▲ **FIGURA 7-8 La energía acumulada en un "gradiente" de agua puede usarse para generar electricidad**

En resumen **Reacciones luminosas**

- Los pigmentos de clorofila y carotenoides del PS I absorben luz que energiza y lanza un electrón de una molécula de clorofila del centro de reacción. El aceptor primario capta el electrón energizado.
- El electrón pasa del aceptor primario de electrones a la ETC II contigua, donde se mueve de molécula en molécula y va liberando energía. Parte de la energía se usa para crear un gradiente de iones de hidrógeno a través de la membrana tilacoidal. Este gradiente sirve para impulsar la síntesis de ATP por quimiósmosis.
- Enzimas del PS II rompen los enlaces de la molécula de agua (fotólisis), con lo que se liberan electrones (para reemplazar a los lanzados de las moléculas de clorofila del centro de reacción), se aportan H^+ que refuerzan el gradiente de H^+ para la producción de ATP y se produce oxígeno.
- Los pigmentos de clorofila y carotenoides del PS I absorben luz que energiza y lanza un electrón de una molécula de clorofila del centro de reacción. El electrón es reemplazado por un electrón sin energía de la ETC II.
- El electrón energizado pasa del aceptor primario de electrones a la ETC I.
- Por cada dos electrones energizados que salen de la ETC I, se forma una molécula del portador de energía NADPH, a partir de $NADP^+$ y H^+.
- Los productos de las reacciones luminosas son los portadores de energía ATP y NADPH. El O_2 se libera como subproducto (FIGURA 7-9).



▲ **FIGURA 7-9 El oxígeno es un subproducto de la fotosíntesis** El oxígeno que liberan las hojas de esta planta acuática (*Elodea*) forma burbujas en el agua.

PREGUNTA ¿Crees que se formarían burbujas de oxígeno en la oscuridad? Explica.

7.3 CICLO DE CALVIN: CÓMO SE ALMACENA LA ENERGÍA QUÍMICA EN MOLÉCULAS DE GLUCOSA

Aunque inhalamos algo de dióxido de carbono con cada bocanada de aire y lo tomamos en las bebidas con gas, nuestro cuerpo no puede transformarlo en moléculas orgánicas; sólo los organismos fotosintéticos pueden hacerlo. De hecho, todo átomo de carbono de nuestro cuerpo fue captado originalmente de la atmósfera por un organismo fotosintético por un proceso llamado *fijación del carbono*.

En el ciclo de Calvin se capta el dióxido de carbono

El ATP y NADPH sintetizados durante las reacciones luminosas se localizan en el fluido del estroma que rodea a los tilacoides. Ahí, estos portadores de energía impulsan la síntesis de un azúcar simple de tres carbonos (gliceraldehído 3 fosfato, G3P) a partir del CO_2. Esto se logra por medio de una serie de reacciones llamadas ciclo de Calvin (fotoindependientes), las cuales son catalizadas por enzimas localizadas también en el estroma. Por cada tres moléculas de CO_2 que se captan en el ciclo de Calvin, se produce una de G3P.

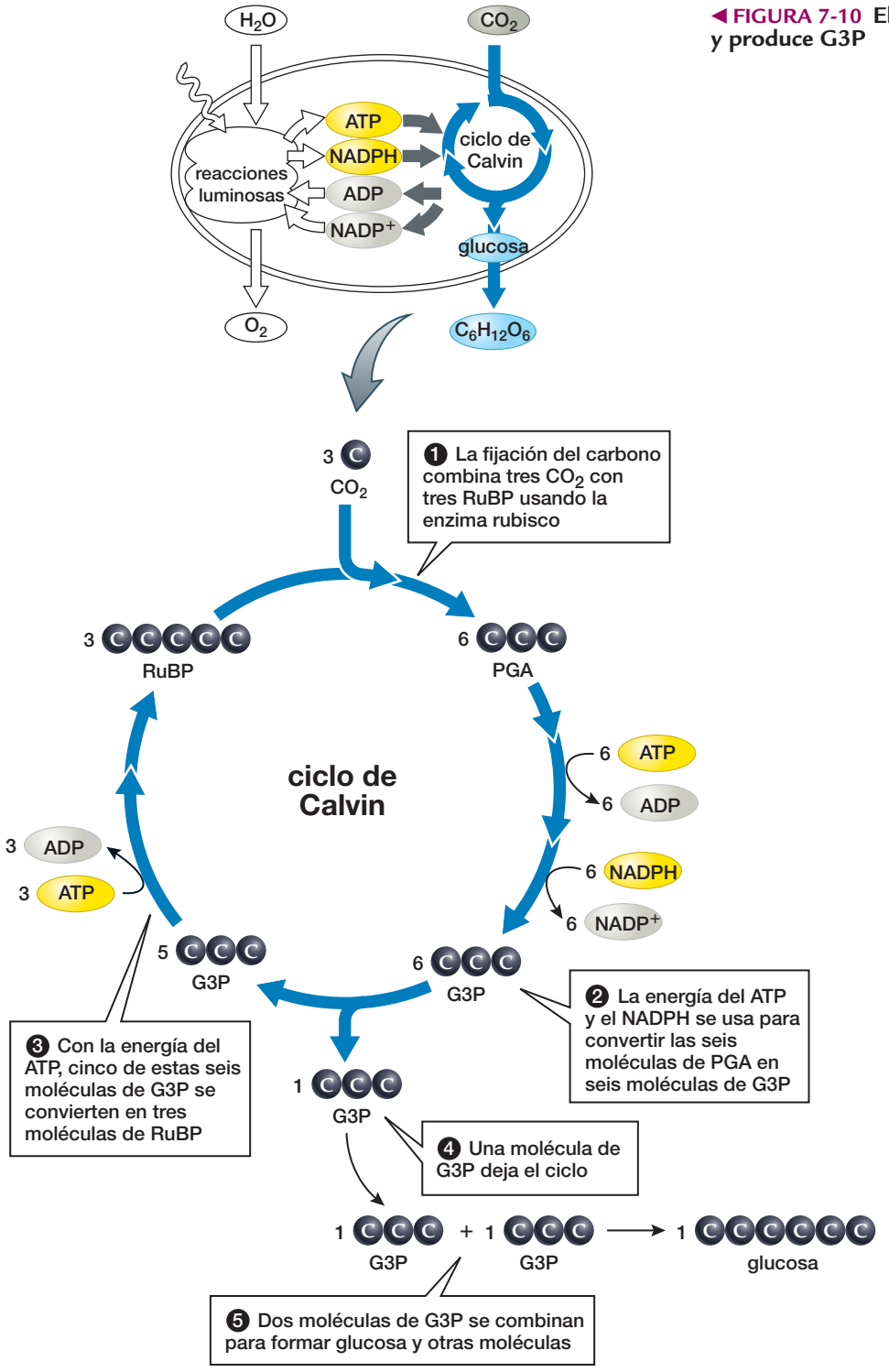
Esta ruta metabólica se considera "ciclo" porque comienza y termina con la misma molécula, un azúcar de cinco carbonos llamada *ribulosa bifosfato* (RuBP), que se recicla constantemente. El ciclo de Calvin se entiende más fácilmente si se divide en tres etapas: (1) fijación del carbono, (2) síntesis de G3P (usado para sintetizar glucosa y otras moléculas) y (3) la regeneración de la RuBP (FIGURA 7-10). Para simplificar, en nuestro ciclo mostramos la cantidad de moléculas necesarias para producir una molécula de G3P como producto final.

Fijación del carbono Durante la **fijación del carbono**, el carbono del CO_2 se incorpora o fija en una molécula orgánica más grande. En el ciclo de Calvin se usa la enzima **rubisco** para combinar una moléculas de CO_2 con una de RuBP. Esto produce una molécula inestable de seis carbonos que se divide inmediatamente a la mitad en dos moléculas de tres carbonos de PGA (ácido fosfoglicérico). Como la fijación del carbono genera esta molécula de PGA con tres carbonos, el ciclo de Calvin es conocido también como **ruta C_3** (FIGURA 7-10).

Estudio de caso continuación

¿Los dinosaurios murieron por falta de luz solar?

Cuando algo reduce la disponibilidad de luz (como polvo, humo o la ceniza que se producen con la caída de un meteorito en la Tierra), disminuye la capacidad de las plantas de sintetizar glucosa, almidón y otras moléculas energéticas que les sirven de alimento. Como la comida que sintetizaban las plantas alimentaba también a los dinosaurios, la pérdida de la capacidad de fotosintetizar representó un desastre para ambos.


H2O
CO2
ATP
NADPH
ADP
NADP+
reacciones luminosas
ciclo de Calvin
glucosa
O2
C6H12O6
3 C CO2
1 La fijación del carbono combina tres CO2 con tres RuBP usando la enzima rubisco
3 RuBP
6 PGA
ciclo de Calvin
6 ATP
6 ADP
6 NADPH
6 NADP+
6 G3P
2 La energía del ATP y el NADPH se usa para convertir las seis moléculas de PGA en seis moléculas de G3P
5 G3P
3 ADP
3 ATP
3 Con la energía del ATP, cinco de estas seis moléculas de G3P se convierten en tres moléculas de RuBP
1 G3P
4 Una molécula de G3P deja el ciclo
1 G3P + 1 G3P → 1 glucosa
5 Dos moléculas de G3P se combinan para formar glucosa y otras moléculas

◀ **FIGURA 7-10 El ciclo de Calvin fija el carbono del CO_2 y produce G3P**

Síntesis de G3P En una serie de reacciones catalizadas por enzimas, la energía donada por ATP y NADPH (generada en las reacciones luminosas) se usa para convertir seis moléculas de PGA en seis del azúcar de tres carbonos G3P (FIGURA 7-10 ❷).

Regeneración del RuBP En una serie de reacciones catalizadas por enzimas que requieren el ATP de las reacciones luminosas, se usan cinco de las seis moléculas de G3P para regenerar el RuBP que se necesita para repetir el ciclo (FIGURA 7-10 ❸). La molécula restante de G3P, que es el producto final de la fotosíntesis, sale del ciclo (FIGURA 7-10 ❹).

El carbono fijado en el ciclo de Calvin sirve para sintetizar carbohidratos

Si se lleva una "contabilidad del carbono", empezando y terminando una ronda del ciclo con tres moléculas de RuBP y se captan tres

moléculas de CO_2, sobra una de G3P. En las reacciones que ocurren fuera del ciclo de Calvin, dos moléculas de G3P se combinan para formar una molécula de glucosa de seis carbonos (FIGURA 7-10 5). Casi todas estas moléculas se usan para formar sacarosa (el azúcar de mesa, un disacárido de almacenamiento que consta de una glucosa unida a una fructosa) o bien se unen en largas cadenas para formar almidón (otra molécula de almacenamiento) o celulosa (un componente importante de la pared de las células vegetales). Casi toda la síntesis de la glucosa a partir del G3P y la síntesis subsecuente de moléculas más complejas a partir de la glucosa ocurre fuera de los cloroplastos. Más tarde, las moléculas de glucosa se degradan durante la respiración celular para proporcionar energía a las células de las plantas.

En los últimos años, varios países han intentado depender menos de los combustibles fósiles y obtener una proporción mayor de su energía de productos de la fotosíntesis, convirtiendo materia vegetal en aceite y etanol. Estos biocombustibles tienen la ventaja potencial de que no agregan dióxido de carbono al aire (un gas invernadero que contribuye al calentamiento de la atmósfera). Pero, ¿cumplen lo que prometen? Esto se analiza en el apartado "Guardián de la Tierra: Biocombustibles: ¿son falsos sus beneficios?", de la página 124.

En resumen **El ciclo de Calvin**

El ciclo de Calvin puede dividirse en tres etapas:

- **Fijación del carbono:** tres RuBP captan tres CO_2 y forman seis PGA.
- **Síntesis de G3P:** una serie de reacciones impulsadas con energía del ATP y NADPH (compuestos sintetizados durante las reacciones luminosas) produce seis G3P, uno de los cuales deja el ciclo y queda disponible para formar glucosa.
- **Regeneración del RuBP:** con energía del ATP se regeneran tres moléculas de RuBP a partir de las cinco restantes de G3P, para que continúe el ciclo.

Dos moléculas de G3P producidas por el ciclo de Calvin se combinan para formar glucosa.

BioFlix™ Photosynthesis (disponible en inglés)

7.4 ¿POR QUÉ ALGUNAS PLANTAS UTILIZAN OTRAS VÍAS PARA FIJAR EL CARBONO?

La estructura de las hojas vegetales es un equilibrio entre obtener suficiente luz y CO_2 y reducir al mínimo la pérdida de agua por evaporación. Casi todas las hojas tienen una superficie amplia para captar la luz, una cutícula impermeable para reducir la evaporación y estomas ajustables. Cuando hay agua suficiente, los estomas se abren para que entre el CO_2. Si la planta está en peligro de secarse, los estomas se cierran (*véase* la figura 7-2). Cerrar los estomas reduce la evaporación, pero evita la entrada de CO_2 y limita también la capacidad de la hoja de liberar O_2, un subproducto de la fotosíntesis.

Cuando se cierran los estomas para conservar el agua, se realiza un proceso costoso para la planta llamado fotorrespiración

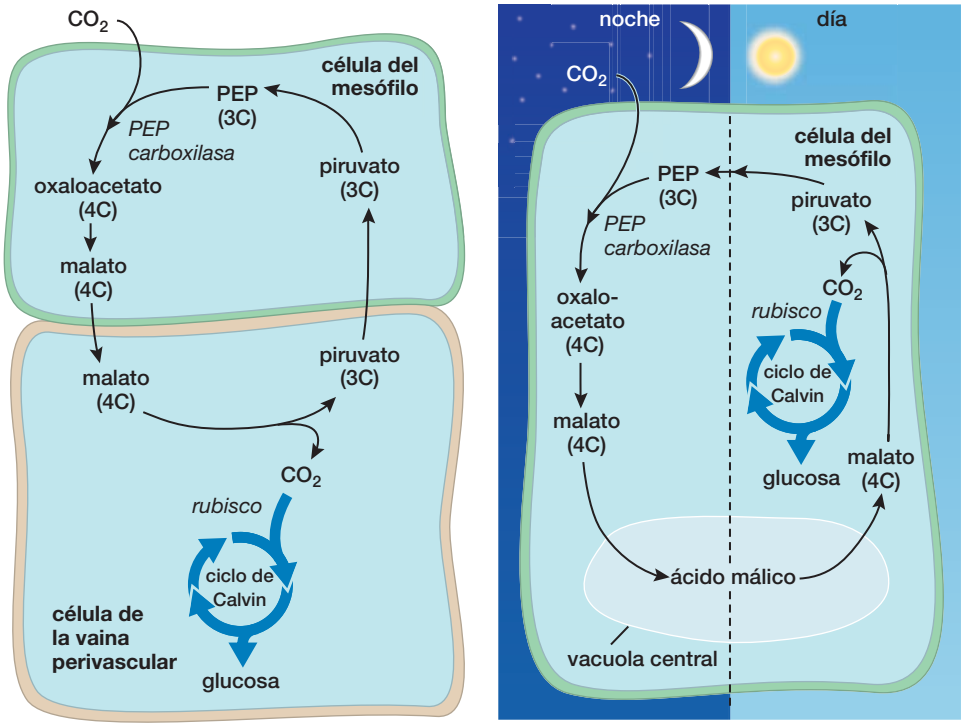
En condiciones secas y cálidas, los estomas están cerrados durante mucho más tiempo. Entonces, se reduce la cantidad de CO_2 dentro de la hoja y aumenta la cantidad de O_2. Por desgracia, la enzima rubisco que cataliza la fijación del carbono no es muy selectiva. Lo mismo el CO_2 que el O_2 pueden unirse al sitio activo de la rubisco y combinarse con el RuBP, lo cual es un ejemplo de inhibición competitiva (*véase* la figura 6-13b). Cuando el O_2 (más que el CO_2) se combina con el RuBP, ocurre un proceso costoso para la planta llamado **fotorrespiración**. Éste impide que el ciclo de Calvin sintetice carbohidratos, lo que tiene el efecto de descarrilar la fotosíntesis. Las plantas, y particularmente las frágiles plántulas, pueden morir en estas circunstancias porque no pueden captar suficiente energía para cubrir sus necesidades metabólicas.

La rubisco es la enzima más abundante de la Tierra y puede decirse que también una de las más importantes. Cataliza la reacción por la que el carbono entra a la biosfera, y toda la vida está basada en el carbono. ¿Por qué la enzima rubisco no es selectiva? Los científicos plantean que como la atmósfera primitiva de la Tierra contenía mucho menos oxígeno y más dióxido de carbono, había muy poca presión de la selección natural para que el sitio activo de la rubisco favoreciera al dióxido de carbono a expensas del oxígeno. En la atmósfera de hoy, tal cambio sería una gran adaptación, pero al parecer, nunca se produjeron las mutaciones necesarias. Más bien, al paso del tiempo, las plantas con flores adquirieron por evolución dos mecanismos para evitar la costosa fotorrespiración: la ruta C_4 y el metabolismo del ácido crasuláceo (CAM, por sus siglas en inglés) por la familia de plantas en la que fue descubierto. Estas dos rutas alternativas se encuentran en aproximadamente 5% de las familias de plantas con flores. Las dos rutas contienen más etapas y consumen más ATP que la ruta C_3, pero confieren una ventaja importante en condiciones cálidas y secas.

Las plantas C_4 captan carbono y sintetizan glucosa en células diferentes

En las plantas comunes, llamadas **plantas C_3**, el ciclo de Calvin ocurre en las células del mesófilo, donde se fija el carbono (por la ruta C_3) y se generan las moléculas de G3P usadas para sintetizar glucosa. En condiciones secas y cálidas, la fotorrespiración desacelera mucho la fotosíntesis en las plantas C_3. Otras plantas, llamadas **plantas C_4**, lo evitan con una serie distinta de reacciones en la ruta C_4, en la que se capta de manera selectiva el carbono en el mesófilo. Este carbono fijado se envía a la vaina perivascular (*véase* la figura 7-1) donde entra en el ciclo de Calvin con poca competencia del oxígeno (FIGURA 7-11a).

¿Cómo se capta y emite el carbono? Las hojas C_3 y C_4 tienen diferencias estructurales y bioquímicas. A diferencia de las plantas C_3 (cuya vaina perivascular carece de cloroplastos), las plantas C_4 tienen cloroplastos en la vaina y en el mesófilo. Otra diferencia es que los cloroplastos del mesófilo de las plantas C_4 carecen de las enzimas usadas en el ciclo de Calvin; sólo los cloroplastos de la vaina perivascular de las plantas C_4 poseen estas enzimas.



▲ **FIGURA 7-11 La ruta C_4 y la ruta CAM** Algunas de las reacciones ilustradas aquí ocurren en el citoplasma, mientras que otras, incluyendo las del ciclo de Calvin, se producen en los cloroplastos. Si se comparan la partes **(a)** y **(b)**, se ve que en las dos se sigue la ruta C_4, en la que tres moléculas PEP de tres carbonos (3C) se combinan (por medio de la enzima selectiva PEP carboxilasa) con una molécula de un carbono de CO_2 para convertirse en oxaloacetato de cuatro carbonos. La molécula de oxaloacetato se reorganiza para producir la de malato de cuatro carbonos que libera el CO_2 a usar en el ciclo de Calvin. Después de emitir el carbono como CO_2, el malato se transforma en un piruvato de tres carbonos, que posteriormente vuelve a transformarse en PEP de tres carbonos. Al crear una concentración elevada de CO_2 en **(a)** la vaina perivascular de las plantas C_4 y **(b)** el mesófilo de las plantas CAM (durante el día, cuando los estomas están cerrados), las dos rutas fotosintéticas especializadas reducen al mínimo la fotorrespiración.

PREGUNTA ¿Por qué las plantas C_3 tienen una ventaja sobre las plantas C_4 en tiempo que *no* es cálido y seco?

En la **ruta C_4**, las células del mesófilo de las plantas C_4 fijan el carbono con una enzima llamada PEP carboxilasa (fosfoenolpiruvato carboxilasa) que cataliza una reacción entre el CO_2 y una molécula de tres carbonos llamada fosfoenolpiruvato (PEP) la cual produce moléculas de oxaloacetato con cuatro carbonos, de lo que obtiene su nombre la ruta C_4. El oxaloacetato se convierte rápidamente en otra molécula de cuatro carbonos, el malato, que se difunde de las células del mesófilo a las de la vaina perivascular. El malato actúa como lanzador del CO_2.

En las células de la vaina perivascular se degrada el malato, se forma la molécula de tres carbonos piruvato y se libera CO_2. De este modo se incrementa la concentración de CO_2 en la vaina perivascular (hasta 10 veces más que el CO_2 atmosférico). Por esta elevada concentración de CO_2, la rubisco de la ruta C_3 del ciclo de Calvin fija el carbono y así produce glucosa con poca competencia del oxígeno. Luego, el piruvato es devuelto por transporte activo al mesófilo. Ahí, se usa más energía del ATP para convertir el piruvato en PEP, con lo que el ciclo continúa.

Las plantas CAM captan carbono y sintetizan glucosa en tiempos diferentes

Como las plantas C_4, las CAM aprovechan la ruta C_4 para captar selectivamente CO_2 y combinarlo con el PEP para formar oxaloacetato. También convierten el oxaloacetato en malato, que se degrada y desprende CO_2 para usarlo en el ciclo de Calvin en la síntesis de glucosa. Ahora bien, a diferencia de las plantas C_4, las CAM no usan células diferentes para captar el carbono y sintetizar la glucosa, sino que realizan las dos actividades en las células del mesófilo, sólo que en momentos diferentes: la fijación del carbono se produce de noche y la síntesis de la glucosa durante el día (**FIGURA 7-11b**).

De noche, cuando las temperaturas son más frías y hay más humedad, los estomas de las plantas CAM se abren para que entre el CO_2 por difusión y lo capten las células del mesófilo en la ruta C_4. El oxaloacetato producido se convierte en malato, y es enviado a la vacuola central, donde se guarda como ácido málico hasta que se haga de día. Durante el día, cuando los estomas se cierran

Guardián de la Tierra

Biocombustibles: ¿son falsos sus beneficios?

Cuando manejas un automóvil, accionas el termostato o enciendes la lámpara de tu escritorio, liberas energía de luz solar prehistórica captada por organismos fotosintéticos. Al paso de cientos de millones de años, el calor y la presión convirtieron a estos organismos (con su energía solar guardada y carbono capturado del CO_2 de la atmósfera primitiva) en carbón, petróleo y gas natural. Sin intervención humana, estos combustibles fósiles habrían seguido atrapados en el fondo de la tierra.

El calentamiento de la atmósfera es muy grave, y un factor importante es el aumento de las poblaciones que consumen grandes cantidades de combustibles fósiles que liberan CO_2 al aire. El dióxido de carbono, un gas invernadero, atrapa en la atmósfera un calor que en situaciones normales se difundiría en el espacio. Desde la Revolución Industrial de mediados del siglo XIX, los seres humanos han incrementado casi en 37% la concentración de CO_2 de la atmósfera, buena parte de lo cual procede de combustibles fósiles. Como resultado, la Tierra se calienta y muchos biólogos y climatólogos temen que, en el futuro, un clima más cálido imponga situaciones extraordinarias a los habitantes de la Tierra, incluidos los seres humanos (*véanse* las páginas 545-549).

Para reducir las emisiones de CO_2 y la dependencia en el petróleo importado, gobiernos de todo el mundo promueven el uso de biocombustibles. El bioetanol se produce por fermentación de plantas con abundante glucosa o almidón, como la caña o el maíz, con lo que se produce alcohol (describimos la fermentación en las páginas 136 a 139). El biodiesel está hecho principalmente de aceite de plantas como la soya, canola o palma. Como el carbono que contienen se retiró por fotosíntesis de la atmósfera moderna, quemar biocombustibles no hace más que restituir el CO_2 que estaba hasta hace poco en la atmósfera. ¿Es la solución al calentamiento de la atmósfera?

Se debate acaloradamente sobre los beneficios sociales y ambientales de quemar cultivos alimenticios en los tanques de gasolina. Una preocupación es que este aumento de la demanda hará subir los precios. Por ejemplo, en Nebraska las refinerías de etanol consumen ya aproximadamente un tercio de la producción de maíz del estado. Pero cosechar y convertir este cultivo en etanol gasta grandes cantidades de combustibles fósiles, de modo que, cuando mucho, es apenas un poco mejor que quemar gasolina. La demanda de maíz para combustible ha orillado a granjeros a convertir tierras dedicadas al trigo y la soya en maizales. En Indonesia, extensas plantaciones nuevas de palma para hacer biodiesel han puesto en peligro los bosques tropicales de Borneo, hogar de los orangutanes, que son una especie en peligro de extinción. En Brasil, plantaciones de soya reemplazan grandes extensiones de bosque tropical (**FIGURA E7-1**). Resulta irónico que talar los bosques para fines agrícolas incrementa el CO_2 de la atmósfera, porque los bosques tropicales captan más carbono que los cultivos que los reemplazan.

Los biocombustibles tendrían un efecto ambiental y social mucho menor si no se produjeran con cultivos alimenticios. Las algas son muy promisorias. Estos fotosintetizadores duplican su masa en días o menos. Algunas algas producen almidón que puede convertirse en etanol por fermentación; otras producen un aceite que puede convertirse en biodiesel. Otra solución sería degradar la celulosa en las moléculas de glucosa que la forman, con lo que se produciría etanol de mazorcas, viruta de madera o pasto. En Estados Unidos comienzan a funcionar pequeñas refinerías ecológicas de celulosa. Aunque los beneficios de los biocombustibles que se producen ahora no justifican sus costos ambientales, se tiene la esperanza de que esto cambie con el desarrollo de mejores tecnologías para aprovechar la energía captada por fotosíntesis.

▲ **FIGURA E7-1 Un bosque tropical brasileño talado para plantar campos con soya**

para conservar el agua, el ácido málico sale de la vacuola y regresa al citoplasma como malato. Este último se degrada en piruvato y libera CO_2, que entra en el ciclo de Calvin para producir glucosa. El piruvato se regenera como PEP usando energía del ATP.

Diferentes vías adaptan a las plantas a distintas condiciones ambientales

Como son mucho más eficientes para fijar el carbono, uno pensaría que las plantas C_4 y CAM ya debían haberse apoderado del mundo; pero consumen más energía que las plantas C_3. Sólo tienen la ventaja cuando hay abundante energía luminosa pero no agua. En entornos donde el agua abunda o hay poca luz, dominan las plantas que siguen la ruta C_3 para la fijación del carbono. Estas adaptaciones distintas explican por qué la exuberante alfombra de pasto de Kentucky (una planta C_3) es suplantada por zacate espinoso (una planta C_4) en un verano largo, seco y cálido. Entre las plantas que hacen fotosíntesis C_4 se cuentan el maíz, caña, sorgo, algunos pastos y algunos cardos. Las plantas CAM son, por ejemplo, los cactus, la mayoría de las plantas suculentas (como la planta de jade) y las piñas.

Estudio de caso otro vistazo

¿Los dinosaurios murieron por falta de luz solar?

Los paleontólogos (los científicos que estudian fósiles) han registrado la extinción de aproximadamente 70% de las especies que había en aquel tiempo por la desaparición de sus fósiles al final del Cretáceo. En yacimientos de todo el mundo, los investigadores han visto una capa delgada de arcilla depositada hace unos 65 millones de años, la cual tiene unas 30 veces más las concentraciones características de un elemento raro llamado *iridio*, abundante en algunos meteoritos. La arcilla contiene también hollín, como el que se habría asentado después de grandes incendios.

¿Un meteorito acabó con los dinosaurios? Muchos científicos piensan eso. Desde luego, en la península de Yucatán hay pruebas claras del choque de un enorme meteorito hace 65 millones de años. Pero otros científicos creen que cambios climáticos más graduales, provocados tal vez por erupciones volcánicas, crearon unas condiciones en las que ya no podían sobrevivir los reptiles gigantescos. Los volcanes también despidieron hollín y cenizas; además, se encuentra mucho más iridio en el manto fundido de la Tierra que en la superficie, así que una actividad volcánica intensa también explicaría la capa de iridio.

Cualquiera de los dos escenarios reduciría notablemente la cantidad de luz solar y tendría un efecto inmediato en la producción de la fotosíntesis. Herbívoros grandes, como el *Triceratops*, que necesitaban comer cientos de kilos diarios de vegetación, habrían sufrido si disminuyó de manera importante el crecimiento vegetal. Los depredadores, como el tiranosaurio, que se alimentaban de herbívoros, también se habrían quedado sin comida. En el Cretáceo, lo mismo que hoy, interrumpir este vital flujo de energía sería una catástrofe.

Considera esto

Diseña un experimento para poner a prueba los efectos en la fotosíntesis si grandes cantidades de hollín obstaculizaran el paso de la luz solar (como el hollín que habría llenado la atmósfera con el choque de un meteorito enorme). ¿Qué medirías para determinar las cantidades relativas de fotosíntesis en condiciones normales y con hollín?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

7.1 ¿Qué es la fotosíntesis?

La fotosíntesis capta energía de la luz solar y la usa para convertir moléculas inorgánicas de dióxido de carbono y agua en una molécula energética de glucosa y liberar oxígeno como subproducto. En las plantas, la fotosíntesis tiene lugar en los cloroplastos y sigue dos fases principales: la fase luminosa donde se realizan las reacciones luminosas y la fase oscura o ciclo de Calvin.

7.2 Reacciones luminosas: ¿cómo se convierte la energía luminosa en energía química?

Las reacciones luminosas ocurren en los tilacoides de los cloroplastos. La luz excita electrones de las moléculas de los cloroplastos situadas en los fotosistemas II y I. Los electrones energizados saltan a una molécula aceptora primaria que los traslada a una cadena de transporte contigua. La energía que se libera conforme los electrones avanzan por la ECT II se usa para bombear iones de hidrógeno al espacio tilacoidal y crear un gradiente de H^+ a través de la membrana tilacoidal. Los iones de hidrógeno bajan por el gradiente de concentración a lo largo de canales de ATP sintasa e impulsan la síntesis de ATP. Por cada dos electrones que cruzan la ETC I, se forma una molécula del portador de energía NADPH a partir de $NADP^+$ y H^+. Los electrones perdidos en el fotosistema II son reemplazados por los electrones liberados al romperse los enlaces de la molécula de agua, lo cual también produce H^+ y O_2.

7.3 Ciclo de Calvin: ¿cómo se almacena la energía química en moléculas de glucosa?

El ciclo de Calvin, que ocurre en el estroma de los cloroplastos, aprovecha la energía del ATP y el NADPH producida durante las reacciones luminosas para impulsar la síntesis de G3P; dos moléculas de G3P se combinan para formar glucosa. El ciclo de Calvin tiene tres etapas principales: (1) **Fijación del carbono:** el dióxido de carbono se combina con ribulosa bifosfato (RuBP) para formar ácido fosfoglicérico (PGA). (2) **Síntesis de G3P:** la molécula de PGA se convierte en gliceraldehído 3 fosfato (G3P) con energía del ATP y NADPH. (3) **Regeneración del RuBP**: con cinco moléculas de G3P se regeneran tres moléculas RuBP, usando energía del ATP. Una molécula de G3P sale del ciclo. El G3P puede usarse para sintetizar glucosa y otras moléculas de carbohidratos.

BioFlix™ Photosynthesis (disponible en inglés)

7.4 ¿Por qué algunas plantas utilizan otras vías para fijar el carbono?

La enzima rubisco, que cataliza la reacción entre RuBP y CO_2, también puede catalizar una reacción, llamada fotorrespiración, entre RuBP y O_2. En condiciones cálidas y secas, los estomas de las hojas se cierran, las concentraciones de CO_2 bajan y aumentan las de O_2, lo que produce una costosa fotorrespiración que impide la fijación del carbono. Las plantas C_4 y CAM reducen al mínimo la fotorrespiración. En las células del mesófilo de plantas C_4, el CO_2 se combina con ácido fosfoenolpirúvico (PEP) para formar una molécula de oxaloacetato de cuatro carbonos, la cual se convierte en malato y pasa a la vaina perivascular contigua. Ahí, el malato se degrada y libera CO_2. Esto crea una concentración elevada de CO_2 en la vaina perivascular. A continuación, el CO_2 se fija usando el ciclo de Calvin. Las células del mesófilo de las plantas CAM abren los estomas de noche y generan malato usando el CO_2 que entra por difusión en la hoja. El mesófilo almacena el malato como ácido málico en las vacuolas centrales de las células. Durante el día, cuando los estomas están cerrados, las células del mesófilo degradan el malato y liberan CO_2 para el ciclo de Calvin.

Términos clave

aceptor primario de electrones, *117*
ATP sintasa, *119*
cadena de transporte de electrones (ETC), *117*
carotenoides, *116*
centro de reacción, *117*
ciclo de Calvin, *114*
clorofila *a*, *116*
cloroplasto, *113*

cutícula, *113*
epidermis, *113*
espectro electromagnético, *116*
estoma, *113*
estroma, *113*
fijación del carbono, *120*
fotón, *116*
fotorrespiración, *122*
fotosíntesis, *113*
fotosistema, *117*
mesófilo, *113*
moléculas de los pigmentos, *116*
pigmento accesorio, *116*
planta C_3, *122*
planta C_4, *122*
quimiósmosis, *117*
reacciones luminosas, *114*
rubisco, *120*
ruta C_3, *120*
ruta C_4, *123*
tilacoide, *113*
vaina perivascular, *113*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Las hojas de las plantas tienen poros llamados _____ por los que la planta libera _____ y absorbe _____. En climas secos y cálidos, estos poros se cierran para evitar _____. La fotosíntesis se realiza en organelos llamados _____, que se concentran dentro de _____ en la mayoría de las hojas. En plantas que siguen la ruta C_4, estos organelos se encuentran también en _____.
2. La clorofila capta longitudes de onda correspondientes a tres colores: _____, _____ y _____. ¿Qué color refleja la clorofila? _____. Los pigmentos accesorios que reflejan el amarillo y anaranjado se llaman _____.
3. En la primera fase de la fotosíntesis, captan la luz pigmentos agrupados en _____ y se canaliza al centro de reacción, una región que contiene moléculas _____ especiales y _____. Un electrón energizado por la luz pasa por una serie de moléculas llamadas _____. La energía liberada en la transferencia se usa para crear un gradiente de _____. El proceso que se vale de este gradiente para generar ATP se llama _____.
4. El oxígeno producido como subproducto de la fotosíntesis se deriva de _____ y los carbonos usados para hacer glucosa vienen del _____. La captación de carbono se llama _____. En la mayor parte de las plantas, la enzima que cataliza la captación de carbono es _____, que no es selectiva y que se enlaza tanto al CO_2 como al _____.
5. Llena los espacios en blanco con "plantas C_4", "plantas CAM" o "ambas": Viven en medios cálidos y secos: _____; captan carbono en la ruta C_4: _____; captan carbono y el ciclo de Calvin ocurre en células diferentes: _____; captan carbono y el ciclo de Calvin ocurre en las mismas células del mesófilo.
6. Las reacciones luminosas producen las moléculas portadoras de energía _____ y _____, que a continuación se usan en el ciclo _____. En la fijación del carbono se combina el dióxido de carbono con el azúcar de cinco carbonos _____. Dos moléculas de _____ se combinan para producir el azúcar de seis carbonos _____.

Preguntas de repaso

1. Escribe la ecuación general de la fotosíntesis. ¿La ecuación general difiere entre plantas C_3 y C_4?
2. Traza un diagrama simple de un cloroplasto y anota los nombres de sus partes. Explica concretamente cuál es la relación entre la estructura y la función del cloroplasto.
3. Resume las reacciones luminosas y el ciclo de Calvin. ¿En qué parte del cloroplasto ocurre cada cual?
4. En la fijación del carbono, ¿cuáles son las diferencias entre plantas C_3, C_4 y CAM? ¿En qué condiciones funciona mejor cada mecanismo de fijación del carbono?
5. Haz un diagrama del flujo de energía en los cloroplastos, de la luz solar al ATP.

Aplicación de conceptos

1. Supongamos que se realiza un experimento en el que la planta I recibe dióxido de carbono normal pero con agua que contiene átomos de oxígeno radiactivos. La planta II recibe agua normal y dióxido de carbono que contiene átomos de oxígeno radiactivo. Se deja que las plantas realicen la fotosíntesis y se verifica la radiactividad del gas oxígeno y los carbohidratos producidos. ¿Qué planta esperarías que produjera carbohidratos radiactivos y cuál esperarías que liberara oxígeno radiactivo? ¿Por qué?
2. Verificas constantemente la producción de oxígeno fotosintético en la hoja de una planta iluminada por luz blanca. Explica cómo cambiaría la producción de oxígeno (y por qué) si pusieras filtros delante de la fuente de luz, de modo que se proyectara sobre la hoja luz (a) roja, (b) azul y (c) verde.
3. Por lo que aprendiste del pH en el capítulo 2, si tuvieras que medir el pH en el espacio que rodea a la membrana tilacoidal de una planta fotosintetizadora activa, ¿esperarías que fuera ácido, básico o neutro? Explica tu respuesta.
4. Te convocan a la Comisión de Medios y Recursos de la Cámara de Diputados para que expliques si el Departamento de Agricultura de Estados Unidos debe seguir financiando las investigaciones de la fotosíntesis. ¿Cómo justificarías el gasto de aplicar más ingeniería genética para modificar la enzima rubisco, hacerla selectiva al CO_2 y evitar que reaccione con el O_2? Describe los beneficios potenciales de esta investigación.

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Aprovechamiento de la energía: glucólisis y respiración celular

Capítulo 8

Estudio de caso

Cuando los deportistas alteran su conteo sanguíneo: ¿los tramposos se salen con la suya?

UNA HORA ANTES de que iniciara la duodécima etapa del Tour de France, el equipo Saunier-Duval tenía el mejor ánimo. Su ciclista estrella, Riccardo Riccò, había encabezado el grupo durante dos etapas, una de ellas la terrible novena etapa, en la que se asciende dos montañas en un trayecto de 224 kilómetros. Su optimismo se transformó en consternación cuando observaron que la policía se llevaba a su primer ciclista. Minutos después, el equipo se retiró de la competencia. ¿Cuál fue el delito de Riccò? Dopaje sanguíneo.

Este tipo de dopaje introduce al torrente sanguíneo más glóbulos rojos que transportan oxígeno con la finalidad de mejorar el rendimiento de un deportista. Lo que hizo Riccò fue inyectarse un fármaco, activador continuo del receptor de la eritropoyetina (CERA, por sus siglas en inglés), una versión sintética de la eritropoyetina. La hormona eritropoyetina natural (EPO) estimula la producción de glóbulos rojos en la médula. Un organismo sano produce suficiente eritropoyetina para reponer los glóbulos rojos que envejecen y mueren. Si una persona acude a una región más elevada, donde cada bocanada de aire proporciona menos oxígeno, el cuerpo lo compensa aumentando la EPO para producir más glóbulos rojos. Una inyección de la EPO sintética estimula la producción de una gran cantidad de glóbulos rojos adicionales, lo que aumenta la capacidad de carga de oxígeno de la sangre más de lo normal y favorece el rendimiento en los deportes de resistencia, como el ciclismo.

¿Por qué aumenta la resistencia cuando se tienen moléculas adicionales de oxígeno en el torrente sanguíneo? Piensa en la pregunta mientras se analiza la función del oxígeno en el aporte de energía a las células de los músculos.

▲ Riccardo Riccò celebra la victoria en la sexta etapa del Tour de France 2008. Después admitió haber tomado un fármaco nuevo que aumenta la capacidad de carga de oxígeno de la sangre.

De un vistazo

Estudio de caso Cuando los deportistas alteran su conteo sanguíneo: ¿los tramposos se salen con la suya?

8.1 ¿Cómo obtienen energía las células?

La fotosíntesis es la fuente definitiva de energía celular

La glucosa es una molécula clave de almacenamiento de energía

Generalidades de la degradación de la glucosa

8.2 ¿Qué pasa durante la glucólisis?

8.3 ¿Qué pasa durante la respiración celular?

La respiración de las células eucariontes se realiza en la mitocondria en tres etapas

De cerca Glucólisis

De cerca Reacciones de la matriz mitocondrial

Estudio de caso continuación Cuando los deportistas alteran su conteo sanguíneo: ¿los tramposos se salen con la suya?

Resumen de la degradación de la glucosa en células eucariontes

BioFlix™ Cellular Respiration (disponible en inglés)

8.4 ¿Qué pasa en la fermentación?

¿Por qué es necesaria la fermentación?

Guardián de la salud ¿Por qué se engorda al comer carbohidratos?

Algunas células fermentan el piruvato para formar lactato

Algunas células fermentan el piruvato para formar alcohol etílico y dióxido de carbono

Estudio de caso continuación Cuando los deportistas alteran su conteo sanguíneo: ¿los tramposos se salen con la suya?

Enlaces con la vida diaria Una jarra de vino, una hogaza de pan y un buen tazón de col agria

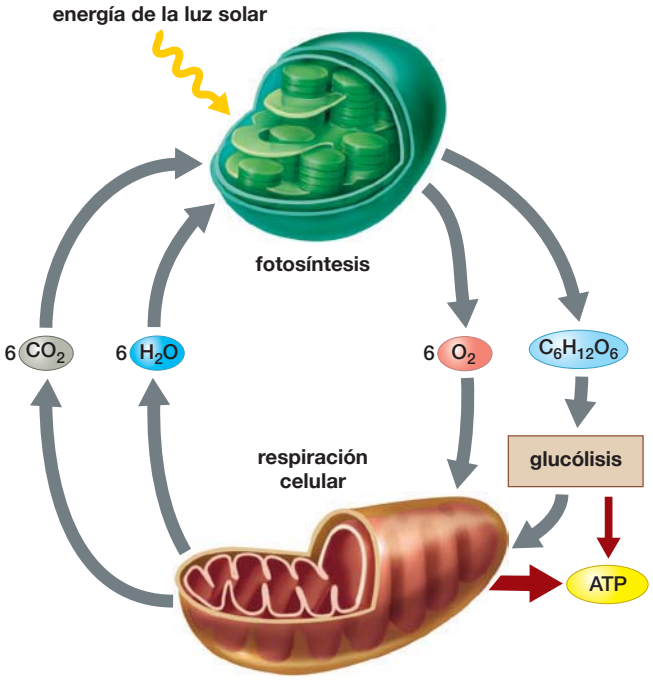
Estudio de caso otro vistazo Cuando los deportistas alteran su conteo sanguíneo: ¿los tramposos se salen con la suya?

8.1 ¿CÓMO OBTIENEN ENERGÍA LAS CÉLULAS?

Las células requieren un abasto continuo de energía para impulsar la gran cantidad de reacciones metabólicas que son esenciales tan sólo para mantenerse con vida. Ahora bien, para que la energía impulse una reacción, debe estar en una forma aprovechable. Casi toda la energía celular se almacena en los enlaces químicos de moléculas portadoras de energía, principalmente del **adenosín trifosfato (ATP)**. En este capítulo se describen las reacciones celulares que transfieren energía de las moléculas que la almacenan, particularmente la glucosa, a aquellas que la portan, como el ATP. Las células degradan la glucosa en dos etapas: glucólisis, que libera una pequeña cantidad de ATP, seguida por la respiración celular, que produce mucho más ATP.

Mientras lees el capítulo, piensa en los principios del uso de la energía en las células vistos en el capítulo 6. Como recordarás, en la exposición de la segunda ley de la termodinámica se dijo que cuando se produce una reacción espontánea, disminuye la cantidad de energía útil y se genera calor. Las células son relativamente eficientes para captar energía química durante la degradación de la glucosa, pues acumulan cerca de 40% de la energía liberada por esta glucosa en moléculas de ATP y liberan el resto como calor. Si las células fueran tan poco eficientes como los motores de gasolina (25% o menos), los animales tendrían que comer con mucha más voracidad para estar activos.

Recordarás también del capítulo 6 que se necesitan enzimas para favorecer las reacciones bioquímicas. Aunque para simplificar no mostramos las enzimas en las rutas ilustradas aquí, cada etapa de la conversión de una molécula en otra requiere una enzima específica para rebasar la energía de activación, de modo que el cuerpo regule la velocidad de una reacción.



▲ **FIGURA 8-1 En la fotosíntesis se capta energía liberada por glucólisis y respiración celular** La energía de la luz solar se almacena en la glucosa por fotosíntesis, la cual se realiza en los cloroplastos de las plantas verdes. Luego, la glucólisis (que se produce en el citosol) y la respiración celular (en la mitocondria) liberan la energía química almacenada en la glucosa. Como lo indica el grosor de las flechas rojas, la respiración celular produce mucho más energía que la glucólisis. Los productos de la fotosíntesis se aprovechan en la respiración celular, la cual produce las moléculas que se aprovechan en la fotosíntesis.

La fotosíntesis es la fuente definitiva de energía celular

En la **FIGURA 8-1** se ilustran las relaciones entre la fotosíntesis y la degradación de la glucosa por glucólisis y respiración celular. Casi todos los organismos, efectúen o no la fotosíntesis, dependen de ella para tener moléculas energéticas y el oxígeno necesario para degradarlas.

Como se vio en el capítulo 7, la fotosíntesis que se realiza en los cloroplastos capta la energía de la luz solar y la usa para sintetizar glucosa ($C_6H_{12}O_6$) a partir de las moléculas simples de CO_2 y H_2O. Se libera oxígeno como subproducto. En la mitocondria, las células degradan la glucosa para proporcionar energía, que es captada por la molécula portadora de energía ATP. Al formar ATP durante la respiración celular, las células consumen oxígeno y liberan agua y dióxido de carbono, las materias primas de la fotosíntesis.

Las ecuaciones químicas de la formación de la glucosa en la fotosíntesis y su degradación son prácticamente simétricas:

Fotosíntesis:

$$6\ CO_2 + 6\ H_2O + \text{energía luminosa} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2$$

Degradación completa de la glucosa:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 \rightarrow 6\ CO_2 + 6\ H_2O + \text{energía química (ATP)} + \text{calor}$$

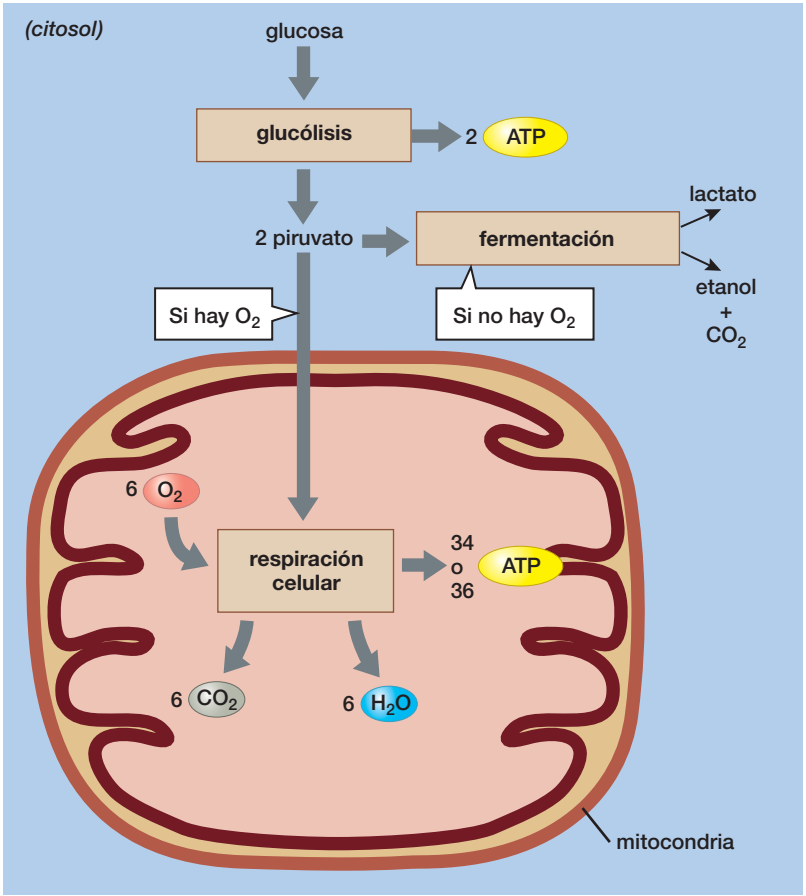
La glucosa es una molécula clave de almacenamiento de energía

La mayoría de las células puede metabolizar diversas moléculas orgánicas para producir ATP. En este capítulo nos enfocamos en la degradación de la glucosa, que todas las células pueden utilizar como fuente de energía. Los seres humanos y muchos otros animales guardan la energía en moléculas como el glucógeno (un polisacárido compuesto por largas cadenas de moléculas de glucosa) y grasa (*véanse* las páginas 43 y 44). Cuando las células producen ATP con moléculas de glucógeno, almidón o grasa, primero las convierten en glucosa o en otros compuestos que entran en la ruta metabólica que se sigue para degradar la glucosa (*véase* el apartado "Guardián de la salud: ¿Por qué se engorda al comer carbohidratos?" en la página 137).

Generalidades de la degradación de la glucosa

La glucosa se degrada en etapas, como se resume a continuación y se ilustra en la FIGURA 8-2:

- La primera etapa es la glucólisis (del griego *gluco-*, que significa "dulce", y *–lisis*, "romper"). La **glucólisis** comienza con la degradación de la glucosa (un azúcar de seis carbonos), lo que da por resultado dos moléculas de piruvato (molécula de tres carbonos). Parte de la energía de la glucosa sirve para generar dos moléculas de ATP. La glucólisis no necesita oxígeno y ocurre de la misma manera en condiciones **aeróbicas** (con oxígeno) que **anaeróbicas** (sin oxígeno). Las reacciones de la glucólisis se verifican en el citosol, como se verá en la sección 8.2.
- Si hay oxígeno, la segunda etapa de la degradación de la glucosa es la **respiración celular**. Durante ésta, las dos moléculas de piruvato producidas por glucólisis se degradan en seis moléculas de dióxido de carbono y seis de agua. Se usa oxígeno en la última etapa de la respiración celular, que produce 34 o 36 moléculas adicionales de ATP por cada dos



◀ FIGURA 8-2 **Resumen de la degradación de la glucosa**

moléculas de piruvato que entran. En las células eucariontes, las reacciones de la respiración celular se producen en la **mitocondria,** organelos especializados en la degradación aeróbica del piruvato. La respiración celular se describe en la sección 8.3.

- Si no hay oxígeno, la segunda etapa de la degradación de la glucosa es la fermentación, que no genera energía química adicional. Durante la **fermentación**, el piruvato no entra en la mitocondria, sino que permanece en el citosol y se convierte en lactato o bien en etanol y CO_2. En la sección 8.4 se describe la fermentación.

8.2 ¿QUÉ PASA DURANTE LA GLUCÓLISIS?

La glucólisis comprende dos etapas: activación de la glucosa y toma de la energía; cada etapa abarca varias reacciones (FIGURA 8-3).

Para que la glucosa se pueda degradar, tiene que estar activada. Al activarse, se consume la energía de dos moléculas de ATP. Al consumirse la energía del ATP, se forma **adenosín difosfato (ADP;** que es la forma sin energía del ATP, que tiene un fosfato de menos). La activación de la glucosa convierte una molécula estable de glucosa en una molécula "activada" de fructosa bifosfato (FIGURA 8-3 ❶). La fructosa es una molécula de azúcar parecida a la glucosa; "bifosfato" (*bi-* significa "dos") se refiere a los dos grupos fosfato tomados de las moléculas de ATP. Aunque la formación de fructosa bifosfato le cuesta a la célula dos moléculas de ATP, esta inversión inicial de energía es necesaria para producir después mayores rendimientos energéticos. Como la energía del ATP quedó almacenada en los enlaces de los grupos fosfato del azúcar, la fructosa bifosfato es una molécula muy inestable.

A continuación, en el paso de toma de la energía, la fructosa bifosfato se degrada en dos moléculas de tres carbonos de gliceraldehído 3 fosfato G3P (FIGURA 8-3 ❷; seguramente reconoces el ciclo de Calvin de la fotosíntesis visto en el capítulo 7). Cada molécula de G3P, que conserva un fosfato con su enlace energético, sufre una serie de reacciones que la convierten en piruvato. En estas reacciones se producen dos ATP por cada G3P, lo que da un total de cuatro ATP por molécula de glucosa. Como dos ATP se usaron para activar la molécula de glucosa, hay una ganancia neta de únicamente dos ATP. Junto con la ruta del G3P al piruvato, dos electrones energizados y un ión hidrógeno (H^+) se suman a la **nicotín adenin dinucleótido (NAD^+)**, que es un portador de electrones "vacío", para producir el portador de electrones energizados **NADH**. En el apartado "De cerca: Glucólisis" hallarás más información sobre la glucólisis.

En resumen **Glucólisis**

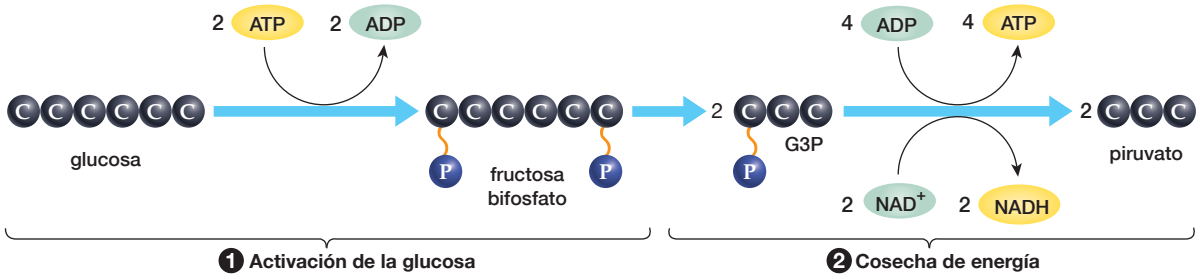
- Cada molécula de glucosa se degrada en dos moléculas de piruvato.
- Estas reacciones producen una ganancia neta de dos moléculas de ATP y dos moléculas de NADH.

8.3 ¿QUÉ PASA DURANTE LA RESPIRACIÓN CELULAR?

En la mayoría de los organismos, si hay oxígeno presente, la glucólisis es seguida por una segunda etapa de degradación de la glucosa: la respiración celular. En esta serie de reacciones, el piruvato producido por la glucólisis se degrada, se extrae mucha más energía y se liberan dióxido de carbono y agua. Mientras lees acerca de las reacciones, recuerda que cada molécula de glucosa produce dos de piruvato.

La respiración de las células eucariontes se realiza en la mitocondria en tres etapas

En las células eucariontes, la respiración celular ocurre en la mitocondria, un organelo considerado "fuente de energía" de la célula. Una mitocondria tiene dos membranas que producen dos compartimentos. La membrana interna engloba un compartimento central que contiene la **matriz** fluida y la otra rodea al organelo,



▲ **FIGURA 8-3 Elementos básicos de la glucólisis** ❶ Activación de la glucosa: se aprovecha la energía de dos moléculas de ATP para convertir glucosa en la muy reactiva fructosa bifosfato, que se degrada en dos moléculas reactivas de G3P. ❷ Cosecha de energía: las dos moléculas de G3P sufren una serie de reacciones que generan cuatro moléculas de ATP y dos de NADH. La glucólisis da por resultado una producción neta de dos moléculas de ATP y dos de NADH por cada una de glucosa.

De cerca *Glucólisis*

La glucólisis consiste en una serie de reacciones enzimáticas que degradan una molécula de glucosa en dos de piruvato. Para que sea más fácil seguir las reacciones, en la FIGURA E8-1 se muestran sólo los "esqueletos de carbono" de la glucosa y las moléculas que se producen en la glucólisis. Cada flecha azul representa una reacción catalizada por al menos una enzima.

❶ Se energiza una molécula de glucosa por la adición de un fosfato energizado del ATP.

❷ La molécula se reorganiza levemente y forma fructosa 6 fosfato.

❸ Se agrega un segundo fosfato de otro ATP.

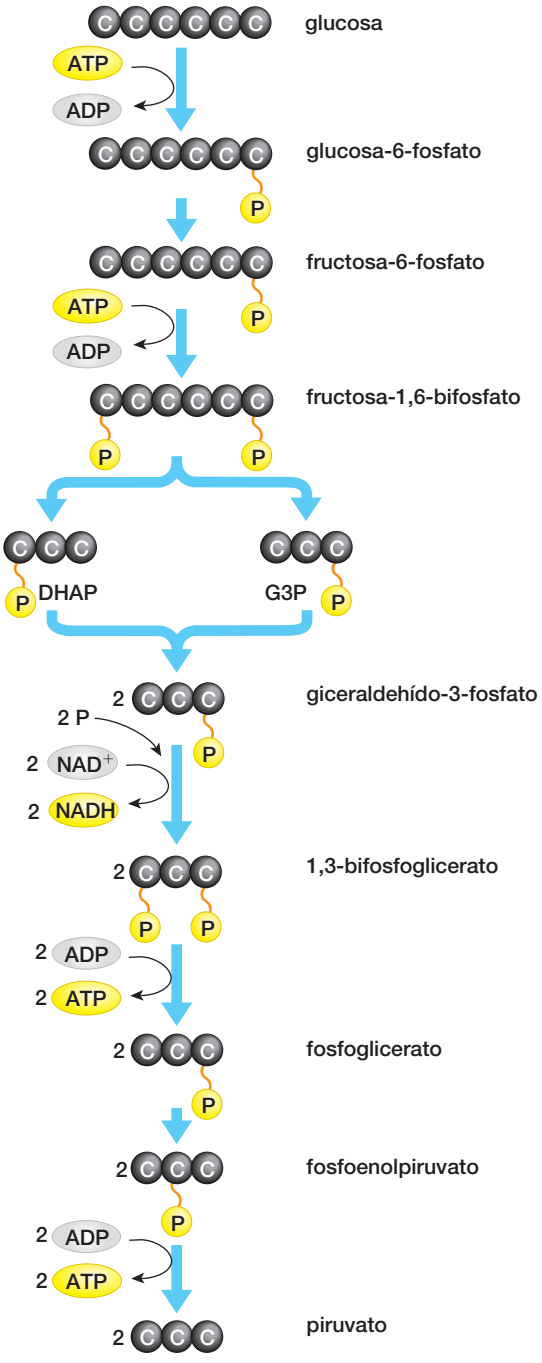
❹ La molécula resultante, fructosa-1,6 bifosfato, se degrada en dos moléculas de tres carbonos, una de DHAP (dihidroxiacetona fosfato) y una de G3P. Cada molécula lleva unido un fosfato.

❺ La molécula de DHAP se reorganiza como G3P. A partir de aquí, dos moléculas de G3P pasan por las mismas reacciones.

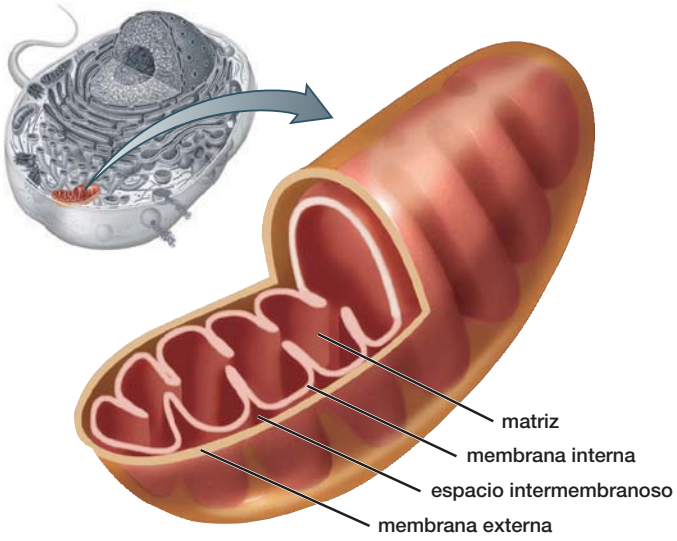
❻ Cada G3P sufre dos reacciones casi simultáneas. Dos electrones y un ión hidrógeno se donan al NAD^+ para hacer el NADH portador de energía y un fosfato inorgánico se une al esqueleto de carbono con un enlace energético. Las moléculas resultantes de 1,3-bifosfoglicerato tienen dos fosfatos energizados.

❼ Un fosfato de cada bifosfoglicerato se transfiere al ADP para formar ATP, con lo que se obtiene una ganancia neta de dos ATP. Esta transferencia compensa los dos ATP que se usaron al principio para la activación.

❽ Después de otro reordenamiento, el segundo fosfato de cada fosfoenolpiruvato se transfiere al ADP para formar ATP y queda el piruvato como producto final de la glucólisis. Hay una ganancia neta de dos ATP por cada molécula de glucosa.



▲ FIGURA E8-1 Glucólisis



▲ **FIGURA 8-4 Mitocondria** La doble membrana de este organelo crea dos espacios. El espacio intermembranoso se encuentra entre las membranas externa e interna. La matriz está dentro de la membrana interna.

de modo que se produce un **espacio intermembranoso** entre las membranas interna y externa (FIGURA 8.4).

El piruvato se degrada en la matriz de la mitocondria y se liberan energía y CO_2

El piruvato, producto final de la glucólisis, se sintetiza en el citosol. Para que ocurra la respiración celular, el piruvato deber ser transportado del citosol a la matriz de la mitocondria, donde se encuentran las enzimas necesarias.

Las reacciones de la matriz de la mitocondria, ilustradas en la FIGURA 8-5, ocurren en dos etapas: formación de acetil CoA y ciclo de Krebs. El acetil CoA consta de un grupo acetil de dos carbonos unido a una molécula llamada coenzima A (CoA). Para producir acetil CoA, el piruvato sufre una descarboxilación (pierde CO_2), forma un grupo acetil y libera CO_2. El grupo acetilo reacciona con la CoA y se forma el acetil CoA (FIGURA 8-5 ❶). Durante esta reacción, dos electrones energizados y un ión hidrógeno se transfieren al NAD^+ para formar NADH.

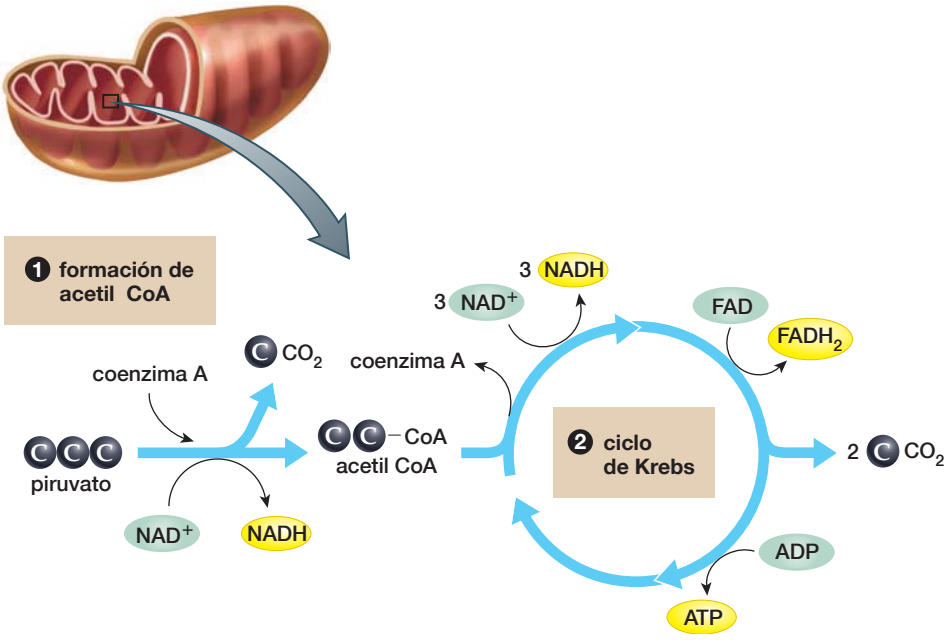
El siguiente conjunto de reacciones en la matriz de la mitocondria forman una ruta cíclica llamada **ciclo de Krebs** (FIGURA 8-5 ❷; el ciclo recibe su nombre en honor a quien lo descubrió, el bioquímico Hans Krebs, ganador del premio Nobel en 1953). El ciclo de Krebs se llama también **ciclo del ácido cítrico** porque el citrato (la forma ionizada del ácido cítrico) es la primera molécula que se produce en el ciclo.

El ciclo de Krebs comienza combinando acetil CoA de dos carbonos con una molécula de cuatro carbonos para formar un citrato de seis carbonos; se libera la coenzima A. Como coenzima, la CoA no se altera permanentemente durante estas reacciones y se reutiliza muchas veces. Al avanzar el ciclo de Krebs, las enzimas de la matriz de la mitocondria degradan el grupo acetilo y liberan dos moléculas de CO_2 (cuyos carbonos proceden del grupo acetilo) y regeneran la molécula de cuatro carbonos para usar en ciclos futuros.

Durante el ciclo de Krebs, la energía química que se libera de la degradación de cada grupo acetilo (formado a partir del piruvato generado en la glucólisis) es captada en moléculas portadoras de energía. Cada grupo acetilo produce un ATP, tres NADH y un **$FADH_2$**. El **FAD** es **flavin adenin dinucleótido**, un portador de electrones energizados parecido al NAD^+. En el ciclo de Krebs, el FAD toma dos electrones energizados junto con dos H^+ y forma $FADH_2$. Recuerda que por cada molécula de glucosa se forman dos de piruvato, de modo que la energía generada por la molécula de glucosa es el doble de la energía generada por cada piruvato. Estas reacciones se muestran con más detalle en "De cerca: Reacciones de la matriz mitocondrial".

Durante las reacciones de la matriz de la mitocondria se produce CO_2 como producto de desecho. En el organismo, el

▶ **FIGURA 8-5 Reacciones en la matriz de la mitocondria** ❶ El piruvato reacciona con la coenzima A (CoA) para formar acetil CoA y liberar CO_2. Durante esta reacción, dos electrones energizados y un ión hidrógeno se suman al NAD^+ para formar NADH. ❷ Cuando el acetil CoA entra en el ciclo de Krebs, se libera CoA para volver a utilizarse. El ciclo de Krebs produce un ATP, tres NADH, un $FADH_2$ y dos CO_2 a partir de cada acetil CoA.



De cerca *Reacciones de la matriz mitocondrial*

Las reacciones de la matriz mitocondrial se producen en dos etapas: la formación de acetil coenzima A y el ciclo de Krebs (FIGURA E8-2). Aquí se muestran sólo los esqueletos de carbono de las moléculas. Las flechas azules representan reacciones enzimáticas. Recuerda que la glucólisis produce dos piruvatos por cada molécula de glucosa, así que cada grupo de reacciones que se realizan en la matriz ocurre dos veces durante la degradación de una sola molécula de glucosa.

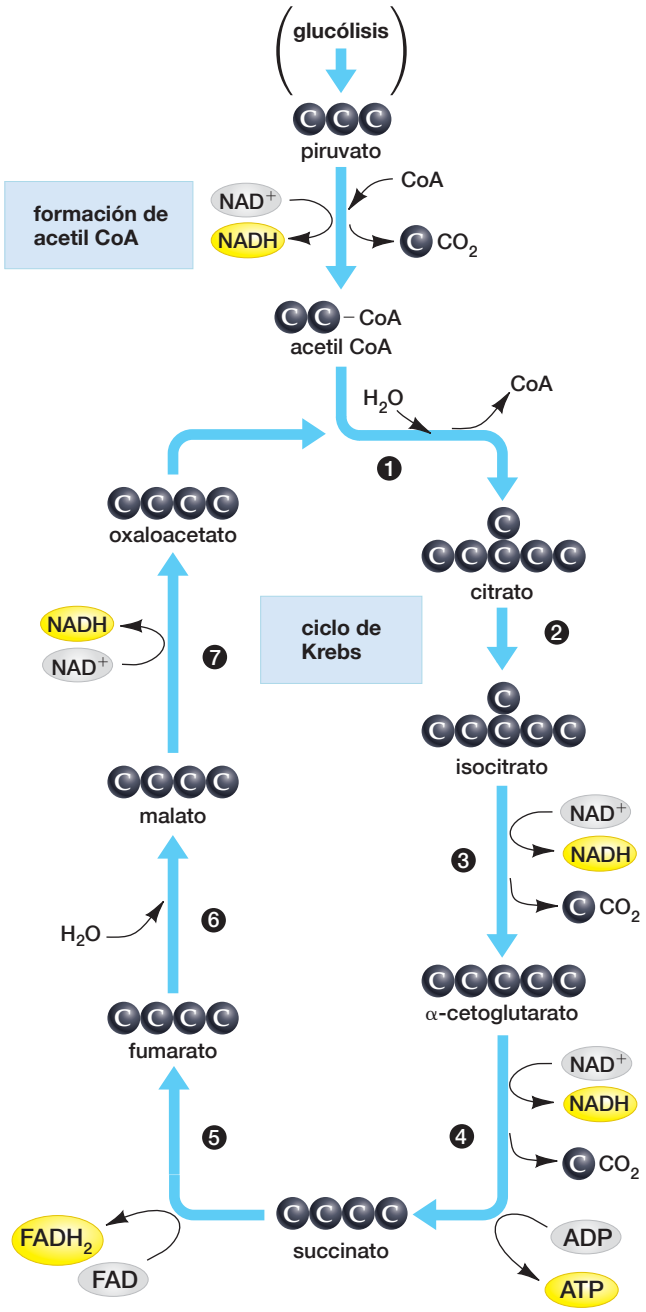
Primera etapa: formación de acetil coenzima A

El piruvato se degrada para formar CO_2 y un grupo acetilo. El grupo acetilo se une al CoA para formar acetil CoA. Simultáneamente, NAD^+ recibe dos electrones energizados y un ión hidrógeno para formar NADH. El acetil CoA entra en el ciclo de Krebs.

Segunda etapa: el ciclo de Krebs

1. El acetil CoA dona su grupo acetilo a una molécula de oxaloacetato, que tiene cuatro carbonos. Se libera CoA. El agua dona hidrógeno a la molécula de CoA y oxígeno a la del citrato.
2. El citrato se reorganiza para formar isocitrato.
3. El isocitrato libera CO_2 y forma α-cetoglutarato. El NAD^+ capta dos electrones energéticos y un H^+ para formar NADH.
4. El α-cetoglutarato desprende CO_2 y forma succinato. El NAD^+ capta dos electrones energizados y un H^+ para formar NADH y una molécula de ATP capta energía adicional. En este punto, los tres carbonos del piruvato original se liberaron como CO_2.
5. El succinato se convierte en fumarato. El FAD capta dos electrones energizados y dos H^+ para formar $FADH_2$.
6. El fumarato se convierte en malato, que contiene otros dos hidrógenos y un oxígeno adicional, tomado del agua.
7. El malato se convierte en oxaloacetato. El NAD^+ capta dos electrones energizados y un H^+ para formar NADH.

Por cada acetil CoA, el ciclo de Krebs produce dos CO_2, un ATP, tres NADH y un $FADH_2$. La formación de cada acetil CoA antes del ciclo de Krebs produce también un CO_2 y un NADH. Así, por cada molécula de piruvato producida por glucólisis, las reacciones en la matriz de la mitocondria producen tres CO_2, un ATP, cuatro NADH y un $FADH_2$. Como cada molécula de glucosa produce dos piruvatos, la cantidad de productos energéticos y CO_2 por molécula de glucosa será el doble que el de un solo piruvato. Las moléculas portadoras de electrones energizados NADH y $FADH_2$ entregan sus electrones a la cadena de transporte de electrones, donde su energía servirá para sintetizar ATP por quimiósmosis.



▲ FIGURA E8-2 **Reacciones de la matriz mitocondrial**

CO_2 pasa por difusión de las células a la sangre, que lo lleva a los pulmones para que lo exhalen.

En la segunda etapa de la respiración celular, electrones energizados recorren la cadena de transporte de electrones

Al final de las reacciones de la matriz mitocondrial la célula ganó cuatro ATP de la molécula de glucosa original (una ganancia neta de dos durante la glucólisis y dos durante el ciclo de Krebs). Sin embargo, durante la glucólisis y las reacciones de la matriz de la mitocondria, la célula captó muchos electrones energizados en moléculas portadoras: en total 10 NADH y dos $FADH_2$ por cada molécula de glucosa que se degrada. Estos portadores liberan dos electrones energizados en una **cadena de transporte de electrones (CTE)**, de la cual se insertan muchas copias en la membrana interna de la mitocondria (FIGURA 8-6 ❶). Los portadores agotados quedan listos para recargarse por glucólisis y en el ciclo de Krebs.

El funcionamiento de las CTE de la membrana de la mitocondria es muy semejante al de aquellas insertadas en la membrana tilacoidal de los cloroplastos que se vio en el capítulo 7. Electrones energizados saltan de una molécula a otra por la CTE y en cada paso pierden una pequeña cantidad de energía. Aunque parte de la energía se pierde como calor, otra parte se aprovecha para bombear H^+ de la matriz a través de la membrana interna hasta el espacio intermembranoso (FIGURA 8-6 ❷). Esto produce un gradiente de concentración de H^+ que se usa para generar ATP durante la quimiósmosis, como se verá en la siguiente sección.

Por último, al final de la cadena de transporte de electrones, los que no tienen energía se transfieren al oxígeno, que actúa como el aceptor final de electrones. Este paso despeja la cadena de transporte de electrones y la deja lista para aceptar más. Los electrones sin energía, oxígeno y iones hidrógeno se combinan para formar agua. Se produce una molécula de agua por cada dos electrones que cruzan la CTE (FIGURA 8-6 ❸).

Sin el oxígeno que obtenemos del aire que respiramos, los electrones no se moverían por la CTE y no sería posible bombear el H^+ a través de la membrana interna. El gradiente de H^+ se disiparía y se detendría la síntesis de ATP por quimiósmosis. Como nuestras células tienen un metabolismo tan activo, no pueden sobrevivir sin suministro continuo de oxígeno para que la producción de ATP continúe.

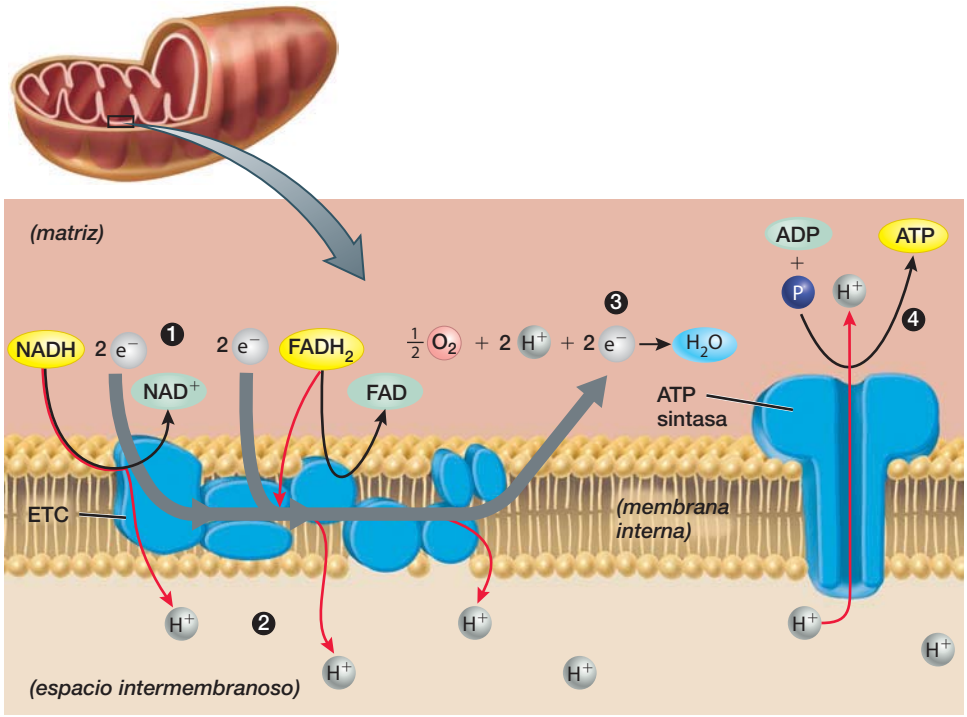
Estudio de caso continuación

Cuando los deportistas alteran su conteo sanguíneo: ¿los tramposos se salen con la suya?

Cuando las personas y otros animales se ejercitan vigorosamente no pueden llevar suficiente aire a los pulmones, oxígeno a la sangre ni ésta a los músculos para que la respiración celular cubra todas sus necesidades de energía. Cuando la demanda de oxígeno supera el suministro, los músculos deben recurrir a la glucólisis (que produce mucho menos ATP) para periodos breves de ejercicio intenso. Por eso los deportistas, desesperados por tener una ventaja, podrían recurrir al ilegal dopaje sanguíneo con el fin de aumentar la capacidad de su sangre de transportar oxígeno.

En la tercera etapa de la respiración celular se produce ATP por quimiósmosis

¿Para qué se bombean iones hidrógeno por una membrana? Como recordarás del capítulo 7, la **quimiósmosis** es el consumo inicial



▶ FIGURA 8-6 Cadena de transporte de electrones La cadena de transporte de electrones está insertada en la membrana interna de la mitocondria. ❶ NADH y $FADH_2$ donan sus electrones energizados y iones hidrógeno a la CTE. A medida que los electrones pasan por la cadena (flechas grises gruesas), parte de su energía sirve para bombear iones hidrógeno de la matriz al espacio intermembranoso (flechas rojas delgadas). ❷ Esto genera un gradiente de iones que impulsa la síntesis de ATP. ❸ Al final de la cadena de transporte de electrones, los que no tienen energía se combinan con los iones hidrógeno y el oxígeno de la matriz y forman agua. ❹ Los iones hidrógeno pasan por su gradiente de concentración del espacio intermembranoso a la matriz a través de los canales de ATP sintasa y producen ATP a partir del ADP y el fosfato.

PREGUNTA ¿Qué efecto tendría la falta de oxígeno en la velocidad de producción de ATP?

de energía para generar un gradiente de H^+; a continuación el ATP capta energía en sus enlaces, a medida que los H^+ fluyen por su gradiente. Cuando la CTE bombea H^+ a través de la membrana interna, produce una concentración elevada de H^+ en el espacio intermembranoso y una concentración baja en la matriz (*véase* la figura 8-6 ❷). Por la segunda ley de la termodinámica, debe gastarse energía para producir esta distribución desigual de H^+; es algo así como recargar una pila. Esta energía se libera cuando los iones hidrógeno bajan por su gradiente de concentración, lo que sería comparable a emplear la energía acumulada en la pila para encender un foco.

Como en las membranas tilacoidales de los cloroplastos, las membranas internas de la mitocondria son permeables a H^+ sólo en los canales de ATP sintasa. A medida que los iones hidrógeno pasan del espacio intermembranoso a la matriz a través de estas enzimas que producen ATP, el flujo de iones genera ATP a partir de ADP y fosfato disuelto en la matriz, lo que proporciona energía para sintetizar 32 o 34 moléculas de ATP por cada una de glucosa (**FIGURA 8-6** ❹).

El ATP sintetizado en la matriz de la mitocondria durante la quimiósmosis entra en el citosol del entorno. Estas moléculas de ATP proporcionan casi toda la energía que necesita la célula. Al mismo tiempo, el ADP pasa del citosol a la matriz de la mitocondria, reabastece el suministro de ADP y facilita la síntesis de más ATP.

En resumen **Respiración celular**

- En la matriz de la mitocondria, cada molécula de piruvato se convierte en acetil CoA; produce un NADH por molécula de piruvato y libera una de CO_2.
- Cuando pasa una molécula de acetil CoA por el ciclo de Krebs, su energía queda almacenada en un ATP, tres NADH y un $FADH_2$. Sus carbonos se liberan como dos moléculas de CO_2.
- Al final de las reacciones en la matriz, las dos moléculas de piruvato producidas por cada molécula de glucosa durante la glucólisis quedan totalmente degradadas y arrojan dos ATP y 10 portadoras de electrones energéticos: ocho NADH y dos $FADH_2$. Se liberan átomos de carbono como seis moléculas de CO_2.
- El NADH y $FADH_2$ dejan sus electrones energizados en la CTE insertada en la membrana interna de la mitocondria.
- Cuando los electrones energizados pasan por la CTE, su energía se aprovecha para bombear H^+ al espacio intermembranoso.
- Cuando los electrones sin energía salen de la CTE, se combinan con iones hidrógeno y oxígeno para formar agua.
- Durante la quimiósmosis, los iones hidrógeno del espacio intermembranoso bajan por su gradiente de concentración a través de los canales de ATP sintasa, la cual sintetiza ATP.

¿Te has preguntado...

por qué ingerir cianuro es letal?

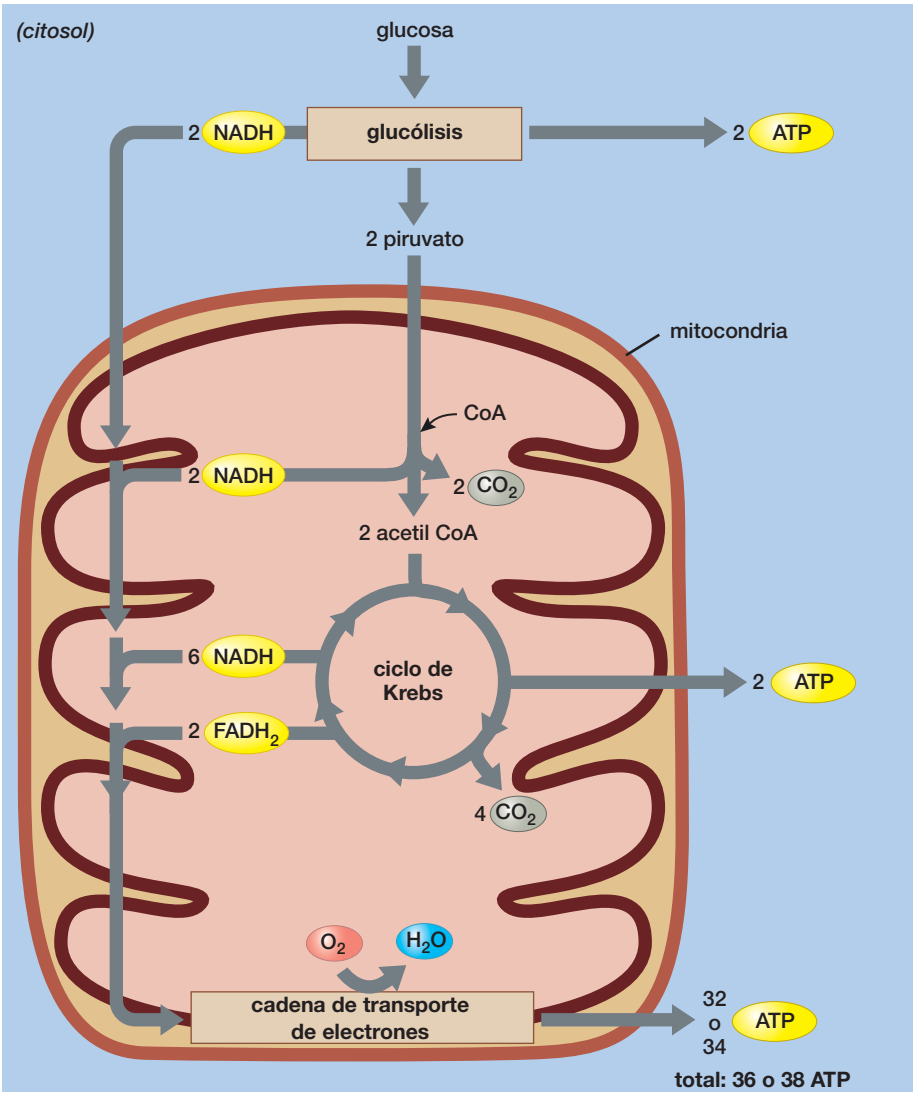
El cianuro es un recurso habitual en las novelas policiacas, en las que una desventurada víctima cae muerta casi al instante después de ingerirlo. El cianuro tiene efectos letales porque reacciona con la proteína final de la CTE e impide que el oxígeno acepte electrones de esta proteína. Si el oxígeno no se lleva los electrones sin energía que salen de la CTE, no pueden entrar en la cadena nuevos electrones energizados ni el hidrógeno se bombea a través de la membrana, y la producción de ATP se frena. Dependemos tanto de la enorme cantidad de moléculas de ATP producidas por la respiración celular que obstaculizarla con cianuro puede matar a una persona en cuestión de minutos.

Resumen de la degradación de la glucosa en células eucariontes

En la **FIGURA 8-7** se resume la degradación de la molécula de glucosa en una célula eucarionte en presencia de oxígeno y se muestra la energía producida en cada fase. La glucólisis ocurre en el citosol, en el que se producen dos moléculas de piruvato de tres carbonos y se libera una pequeña fracción de la energía química almacenada en la glucosa. Parte de esta energía sirve para generar dos moléculas de ATP y parte es captada en dos NADH, los cuales (si hay oxígeno) donan sus electrones a la CTE durante la respiración celular y se genera más ATP.

En la respiración celular, las dos moléculas de piruvato entran en la mitocondria. Primero, ambas reaccionan con la coenzima A (CoA). Con esto se captan electrones energizados en dos NADH, se producen dos moléculas de acetil CoA y se liberan dos de CO_2. Las moléculas de acetil CoA entran en el ciclo de Krebs. En este ciclo se liberan cuatro moléculas de CO_2, se producen dos ATP y se captan electrones energizados en seis NADH y dos $FADH_2$. Estos electrones pasan por la CTE, donde se usa su energía en la quimiósmosis para generar un gradiente de H^+, lo que produce una ganancia neta de 32 o 34 moléculas de ATP. Cuando los electrones sin energía salen de la CTE, son recogidos por los iones hidrógeno desprendidos de las moléculas portadoras de electrones energizados NADH y $FADH_2$, y se combinan con oxígeno para formar agua. La energía total captada por la degradación de una molécula única de glucosa, empezando con la glucólisis y continuando en la respiración celular, es de 36 o 38 ATP. El ATP sale de la mitocondria hacia el citosol y se aprovecha en las actividades metabólicas de las célula.

¿Por qué indicamos dos cifras diferentes de ATP? La glucólisis, que ocurre en el citosol, produce dos moléculas de NADH, que deben ser transportadas activamente dentro de la mitocondria a la CTE. En casi todas las células del cuerpo (incluso las del cerebro y los músculos esqueléticos), este transporte consume una molécula de ATP por NADH (dos ATP por molécula de glucosa), así que estas células producen un total de 36 moléculas de ATP durante la degradación de una molécula de glucosa. Ahora bien, las células del corazón e hígado de los mamíferos tienen un mecanismo de transporte más eficiente con el que producen 38 moléculas de ATP por molécula de glucosa.



▶ FIGURA 8-7 Fuentes de energía y la producción de ATP en la glucólisis y la respiración celular Aquí se sigue el flujo de la energía almacenada por una molécula de glucosa que genera dos de piruvato (durante la glucólisis). Éstas entran en la respiración celular, la cual comprende todas las reacciones que se muestran dentro de la mitocondria. Observa que la mayor parte del ATP derivado de la degradación de la glucosa se produce como resultado de electrones energizados donados por el NADH y el $FADH_2$ a la cadena de transporte de electrones, que permite que ocurra la quimiósmosis.

La degradación de la glucosa sigue varias etapas con muchas moléculas intermediarias. Mediante enzimas reguladoras (*véanse* las páginas 105-107), las células fomentan reacciones que encauzan estas moléculas intermediarias por otras rutas. Por ejemplo, si la célula tiene un suministro adecuado de ATP, puede usar los sobrantes de glucosa y otros azúcares para producir grasa, como se explica en el apartado "Guardián de la salud: ¿Por qué se engorda al comer carbohidratos?"

BioFlix™ Cellular Respiration (disponible en inglés)

8.4 ¿QUÉ PASA EN LA FERMENTACIÓN?

Prácticamente todos los organismos de la Tierra recurren a la glucólisis, lo que prueba que es una de las rutas bioquímicas más antiguas. Los científicos plantean que las primeras formas de vida aparecieron en condiciones anaeróbicas (antes de la evolución de la fotosíntesis, que libera oxígeno). Estas formas primitivas de vida dependían de la glucólisis para generar energía; degradaban moléculas orgánicas formadas en las condiciones que privaban en el planeta antes de que apareciera la vida (*véanse* las páginas 318-320). Todavía prosperan muchos organismos en lugares donde el oxígeno es raro o inexistente, como el estómago y los intestinos de los animales (incluídos los seres humanos), las profundidades del suelo o en pantanos y marismas. Algunos microorganismos no tienen enzimas para realizar la respiración celular; son incapaces de aprovechar el oxígeno incluso en condiciones aeróbicas. De hecho, el oxígeno es tóxico para algunas especies de bacterias, como la que causa el tétanos.

¿Por qué es necesaria la fermentación?

En condiciones anaeróbicas, después de la glucólisis ocurre la fermentación. Ésta no produce más ATP; entonces, ¿por qué se necesita? La fermentación es necesaria para convertir el NADH producido durante la glucólisis en NAD^+, que debe reciclarse constantemente para que la glucólisis continúe.

En condiciones aeróbicas, casi todos los organismos realizan la respiración celular y regeneran el NAD^+ donando los electrones energizados del NADH a la CTE. Pero en condiciones anaeróbicas, sin oxígeno que permita el funcionamiento de la CTE, la célula tiene que regenerar el NAD^+ por medio de la fermentación.

Guardián de la salud

¿Por qué se engorda al comer carbohidratos?

Quienes tienen la fortuna de contar con alimentos en abundancia se preguntan por qué parece que todo lo que comen se convierte en grasa. ¿Por qué no excretamos los excedentes de moléculas energéticas que no necesitamos? ¿Por qué de todos modos sentimos hambre, si ya tenemos exceso de peso?

Desde la perspectiva de la evolución, comer en exceso cuando hay comida disponible es un comportamiento de adaptación. En épocas de hambruna, que eran comunes en los primeros tiempos de la humanidad, la gente con exceso de grasa tenía más probabilidades de sobrevivir, mientras que los delgados morían de inanición. Desde el punto de vista evolutivo, hace relativamente poco que mucha gente tiene acceso continuo a comida con muchas calorías. En estas condiciones, el impulso por comer y la adaptación de guardar los excedentes de comida en forma de grasa produce obesidad, un problema de salud en Estados Unidos, México y muchos otros países.

¿Por qué no guardamos la energía en glucosa o en ATP? Como recordarás del capítulo 3, la grasa almacena el doble de energía por unidad de peso que las proteínas o lo scarbohidratos, como la glucosa. Puesto que usar la grasa como molécula de almacenamiento reduce el peso que debemos cargar, esta adaptación fue importante para nuestros antepasados primitivos que necesitaban moverse deprisa para atrapar las presas o para no convertirse en una. No usamos el ATP para almacenar energía a largo plazo porque la cantidad de energía guardada en los enlaces del ATP la vuelve demasiado inestable.

Es común que los animales ganen grasa por comer azúcar y otros carbohidratos. Por ejemplo, un colibrí de cuello rojo pesa de dos a tres gramos (lo mismo que una monedita). A finales del verano, se alimenta vorazmente del néctar azucarado de las flores (**FIGURA E8-3**) y acumula tanta grasa que casi duplica su peso. La energía de esta grasa le permite efectuar su larga migración del este de Estados Unidos a través del Golfo de México hasta México o Centroamérica, donde pasa el invierno. Si el colibrí almacenara su energía en forma de carbohidratos en lugar de grasa, sería muy pesado para volar.

Como el almacenamiento de grasa es tan importante para la supervivencia, las células tienen rutas metabólicas que permiten transformar químicamente en grasa los alimentos consumidos en cantidades excesivas. Además de degradar la glucosa, las rutas bioquímicas descritas en este capítulo participan también en la producción de grasa. En el capítulo 3 se describe la estructura de la grasa: tres ácidos grasos unidos a una columna de glicerol (*véase* la figura 3-12). Por ejemplo, si te comes un dulce lleno de sacarosa (azúcar de mesa), este disacárido se rompe primero en sus azúcares simples: glucosa y fructosa, que entran en la glucólisis (la fructosa entra en una etapa algo posterior que la glucosa) y se convierten en G3P. Si las células tienen suficiente ATP, parte de este G3P se desvía para hacer la columna de glicerol de la grasa. Al continuar la degradación de los azúcares, se forma acetil CoA (*véase* la figura 8-5). Las moléculas excedentes de acetil CoA se toman como materias primas para sintetizar los ácidos grasos que se unirán al glicerol para formar una molécula de grasa. Los almidones, como los que se encuentran en las papas o el pan, son cadenas largas de moléculas de glucosa, con lo que puede verse por qué comer grandes cantidades de almidón, así como de azúcar, hacen que uno engorde.

▲ **FIGURA E8-3 Un colibrí se alimenta de néctar**

Durante la fermentación se donan electrones del NADH (junto con algunos iones hidrógeno) al piruvato, con lo que cambia químicamente. Si el suministro de NAD^+ se agotara (lo que ocurriría rápidamente sin la fermentación), la glucólisis se detendría, cesaría la producción energética y el organismo moriría muy rápido.

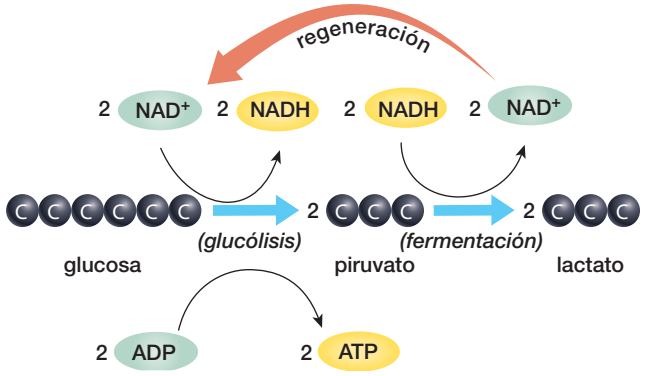
Dependiendo de la ruta metabólica con la que hayan evolucionado, los organismos realizan una de dos formas de fermentación para regenerar el NAD^+: fermentación láctica, que produce ácido láctico a partir del piruvato, o la fermentación alcohólica, que produce alcohol y CO_2 a partir del piruvato. Como la fermentación no degrada completamente la glucosa ni toma energía del NADH para producir más ATP, los organismos que dependen de la fermentación deben consumir más glucosa para generar la misma cantidad de ATP que los organismos que realizan la respiración celular.

Algunas células fermentan el piruvato para formar lactato

La fermentación del piruvato en lactato se llama **fermentación láctica** (en el citosol, el ácido láctico se ioniza, con lo que forma lactato). La fermentación láctica ocurre en músculos tan activos que consumen todo el oxígeno que tienen.

Cuando les falta oxígeno, los músculos no dejan de trabajar de inmediato. En última instancia, los animales se mueven más vigorosamente cuando luchan, huyen o persiguen a su presa. Durante estas actividades, su capacidad de persistir un poco más puede marcar la diferencia entre la vida y la muerte. Cuando los músculos tienen muy poco oxígeno, la glucólisis suministra sus escasas dos moléculas de ATP por molécula de glucosa, lo cual le permite aportar la energía necesaria para una aceleración breve y final.

Para regenerar el NAD^+, las células musculares fermentan moléculas de piruvato en lactato usando electrones del NADH y iones hidrógeno (FIGURA 8-8).



▲ **FIGURA 8-8 La glucólisis seguida por fermentación láctica**

Por ejemplo, si respiras agitadamente tras haber corrido para llegar a tiempo a clases, tus músculos dependieron de la glucólisis para obtener parte de su energía y tus pulmones se esforzaron por restituir el oxígeno necesario para la respiración celular. Cuando el oxígeno queda reabastecido, el lactato se convierte de nuevo en piruvato tanto en las células de los músculos, donde se usará para la respiración celular, como en el hígado, donde el piruvato se convierte de nuevo en glucosa. Ésta pasa luego al torrente sanguíneo como fuente de energía para células del resto del cuerpo.

Diversos organismos se valen de la fermentación láctica, como las bacterias que convierten la leche en yogur, crema ácida y queso. Como los ácidos tienen un sabor amargo, el ácido láctico contribuye al sabor distintivo de estos alimentos. El ácido también desnaturaliza la proteína de la leche, pues altera su estructura tridimensional. Por esto la leche se espesa y la textura de la crema ácida y la leche es semisólida.

Algunas células fermentan el piruvato para formar alcohol etílico y dióxido de carbono

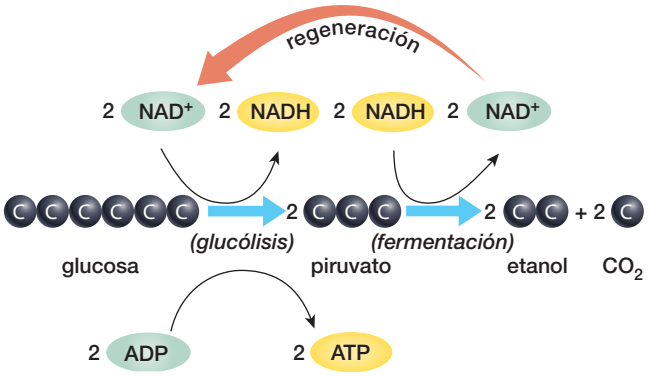
Muchos microorganismos, como la levadura (hongo unicelular), realizan la **fermentación alcohólica** en condiciones anaeróbicas.

Estudio de caso continuación

Cuando los deportistas alteran su conteo sanguíneo: ¿los tramposos se salen con la suya?

¿Por qué la velocidad promedio en la carrera olímpica de cinco mil metros es menor que en la de 100 metros? En los 100 metros planos, los músculos de las piernas de los corredores usan más ATP del que suministra la respiración celular, pero la fermentación anaeróbica sólo aporta ATP para una carrera corta. Las carreras largas tienen que ser aeróbicas y, por consiguiente, más lentas, para evitar que se acumule ácido láctico, que causa fatiga extrema, dolor muscular y calambres.

Como en la fermentación láctica, el NAD^+ debe regenerarse para que continúe la glucólisis. Durante la fermentación alcohólica, con el H^+ y los electrones del NADH se usan para convertir el piruvato en etanol y CO_2 (y no en lactato). Esto libera NAD^+, que luego queda listo para aceptar más electrones energizados en la glucólisis (FIGURA 8-9).



▲ **FIGURA 8-9 La glucólisis seguida por fermentación alcohólica**

En los vinos espumosos la fermentación continúa en la botella, donde captan CO_2 y producen las pequeñas burbujas por las que es famosa la champaña (FIGURA 8-10). Encontrarás más detalles acerca de las aplicaciones prácticas de la fermentación en el apartado "Enlaces con la vida diaria: Una jarra de vino, una hogaza de pan y un buen tazón de col agria".

▲ **FIGURA 8-10 La fermentación en acción** Los vinos espumosos obtienen su alcohol de la fermentación alcohólica; el CO_2 que liberan puede causar esta explosiva descompresión.

PREGUNTA Algunas especies de bacterias realizan la respiración aeróbica y otras, la anaeróbica (fermentación). En un ambiente con abundante oxígeno, ¿alguna de las dos tendría una ventaja competitiva? ¿Y en un ambiente con poco oxígeno?

Enlaces con la *vida diaria*

Una jarra de vino, una hogaza de pan y un buen tazón de col agria

La vida sería menos interesante sin la fermentación. El poeta persa Omar Khayyam (1048-1122) describió su idea del paraíso en la Tierra como "Una jarra de vino, una hogaza de pan y un buen tazón de col agria... y tú a mi lado". Desde hace mucho tiempo, la gente ha aprovechado la capacidad de la levadura de fermentar el azúcar de las frutas para hacer alcohol. Los registros históricos indican que hace por lo menos cinco mil años ya se producían comercialmente vino y cerveza. Las levaduras (hongos unicelulares) son oportunistas: hacen una respiración celular eficiente si hay oxígeno, pero si se acaba, cambian a la fermentación alcohólica. Así, el vino debe fermentarse en barricas especiales que eviten el paso del aire (para que no se produzca la respiración celular) pero que dejan escapar el dióxido de carbono (para que los toneles no estallen). A los vinos espumosos (con gas) y a la champaña se les agrega más levadura y azúcar un momento antes de embotellarlos, para que la fermentación tenga lugar dentro de la botella sellada, con lo que el dióxido de carbono queda atrapado (*véase* la figura 8-10).

La fermentación también le da al pan su textura esponjosa. El pan contiene levadura, harina y agua. El agua reanima de su estado latente a las células secas de levadura, las cuales se reproducen rápidamente al tiempo que metabolizan los carbohidratos presentes en la harina. La levadura libera CO_2 en la respiración celular, si hay oxígeno, y también CO_2 en la fermentación alcohólica, después de terminarse el oxígeno. El CO_2 forma pequeñas cavidades de gas en la masa del pan. Al amasar, se distribuyen de manera uniforme las células en multiplicación de la levadura y la masa se vuelve flexible y resistente; así atrapa el gas y adquiere una textura porosa uniforme que se solidifica al hornearla. Mientras que el vino y el pan son productos de la fermentación alcohólica, las bacterias que hacen fermentación láctica ofrecen otras delicias culinarias. Durante milenios, la gente ha aprovechado estos organismos para producir ácido láctico que convierte la leche en crema agria, yogur y una variedad de quesos (**FIGURA E8-4**). Además, la fermentación láctica de bacterias que consumen sal, convierte los carbohidratos de pepinos y coles en ácido láctico. El resultado: pepinillos al vinagre y col agria, excelentes acompañantes de otros alimentos fermentados.

▲ **FIGURA E8-4 Sin fermentación no habría queso, pan ni vino**

Estudio de caso otro vistazo

Cuando los deportistas alteran su conteo sanguíneo: ¿los tramposos se salen con la suya?

Los corredores pueden terminar los 100 metros planos sin suficiente oxígeno, pero los corredores de largas distancias y otros deportistas de pruebas de resistencia, como los esquiadores y ciclistas de campo traviesa, deben administrarse. Tienen que depender de la respiración celular para casi toda la carrera y guardar el *esprint* anaeróbico para el final. El entrenamiento para competencias de distancia se centra en aumentar la capacidad del aparato respiratorio y circulatorio de los deportistas para aportar oxígeno suficiente a los músculos. Por este motivo, los corredores de grandes distancias son los que más recurren al dopaje sanguíneo, para aumentar la capacidad de carga de oxígeno. Así se lleva más oxígeno a los músculos, para que la respiración celular genere la cantidad máxima de ATP de la glucosa.

El fármaco CERA, que emula a la EPO, y que Riccò confiesa haber ingerido, lo ayudó a mantener sus músculos abastecidos de ATP porque estimula la sobreproducción de glóbulos rojos, que transportan el oxígeno. En las muy pesadas etapas de montaña del Tour de France, en las que Riccò ganó, los competidores "limpios" tenían una desventaja, puesto que los músculos de sus piernas comenzaron a llenarse dolorosamente del lactato de la fermentación antes que los de Riccò.

Como el cuerpo humano produce naturalmente EPO, es difícil detectar su abuso. CERA está destinado a gente con anemia (que tiene muy pocos glóbulos rojos) y tenía poco de haber salido a la venta en 2008, por lo que Riccò quizá pensó que sería indetectable. Sin embargo, el fabricante —la compañía farmacéutica Hoffman-La Roche— había entregado muestras del fármaco a la Agencia Mundial Antidopaje antes de comercializarla, de modo que los investigadores pudieron preparar exámenes de orina para identificar a quienes la habían ingerido.

Considera esto

BioÉtica Algunos deportistas se mudan a lugares más altos cuando entrenan para carreras en lugares de poca altitud, porque el oxígeno escaso de las alturas estimula la producción de glóbulos rojos. ¿Es trampa? Explica tu razonamiento. Un día, los avances de la terapia genética harán posible que se modifiquen las células de los deportistas para que tengan copias adicionales del gen que produce la EPO. ¿Sería esto incurrir en una trampa?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

8.1 ¿Cómo obtienen energía las células?

Para producir energía química, las células degradan la glucosa en compuestos de menor energía y captan parte de la energía liberada como ATP. Durante la glucólisis, la glucosa se rompe en el citosol, con lo que se forma piruvato y se genera una pequeña cantidad de ATP y del portador de electrones energizados NADH. Si hay oxígeno, el piruvato se degrada por respiración celular en la mitocondria y genera mucho más ATP que la glucólisis.

8.2 ¿Qué pasa durante la glucólisis?

Durante la glucólisis se activa una molécula de glucosa agregando fosfatos energizados de dos moléculas de ATP para formar fructosa bifosfato. Luego, en una serie de reacciones, la fructosa bifosfato se degrada en dos moléculas de piruvato. Esto produce una ganancia neta de dos moléculas de ATP y dos de NADH.

8.3 ¿Qué pasa durante la respiración celular?

Si hay oxígeno, puede producirse la respiración celular. El piruvato se transporta a la matriz de la mitocondria. Aquí, reacciona con la coenzima A para formar actil CoA más CO_2. El acetil CoA entra en el ciclo de Krebs y libera los dos carbonos restantes como CO_2. Se forman también un ATP, tres NADH y un $FADH_2$ por cada grupo acetilo que pasa por el ciclo. Durante las reacciones en la matriz de la mitocondria, cada molécula de glucosa que pasa a glucólisis produce un total de dos ATP, ocho NADH y dos $FADAH_2$ (*véase* la figura 8-7).

El NADH y $FADH_2$ entregan sus electrones energizados a la cadena de transporte de electrones (CTE) que está insertada en la membrana de la mitocondria. La energía de los electrones bombea iones hidrógeno de la matriz, a través de la membrana interna, al espacio intermembranoso. Al final de la CTE, los electrones sin energía se combinan con oxígeno y iones hidrógeno para formar agua. Es la etapa que requiere oxígeno de la respiración celular. En la quimiósmosis, el gradiente de iones hidrógeno se difunden por la membrana interna, a través de los canales que contienen ATP sintasa. El transporte de electrones y la quimiósmosis producen 32 o 34 moléculas adicionales de ATP, para una ganancia neta de 36 o 38 por molécula de glucosa en la glucólisis y la respiración celular juntos.

BioFlix™ Cellular Respiration (disponible en inglés)

8.4 ¿Qué pasa en la fermentación?

La glucólisis consume el NAD^+ para producir NADH cuando la glucosa se rompe en piruvato. Para que estas reacciones continúen, el NAD^+ debe reciclarse de manera constante. En condiciones anaeróbicas, el NADH no puede dejar sus electrones energizados en la CTE, porque no hay oxígeno que los acepte al final de la cadena. Entonces, el NAD^+ se regenera a partir del NADH por fermentación del piruvato en etanol y CO_2, o en lactato, dependiendo del organismo. Las levaduras y otros microorganismos generan etanol y CO_2. Los seres humanos y otros animales producen lactato.

Términos clave

adenosín difosfato (ADP), *130*
adenosín trifosfato (ATP), *128*
aeróbico, *129*
anaeróbico, *129*
cadena de transporte de electrones (CTE), *134*
ciclo de Krebs, *132*
ciclo del ácido cítrico, *132*
espacio intermembranoso, *132*
fermentación, *130*
fermentación alcohólica, *138*
fermentación láctica, *137*
flavin adenin dinucleótido (FAD o $FADH_2$), *132*
glucólisis, *129*
matriz, *130*
mitocondria, *130*
nicotín adenin dinucleótido (NAD^+ o NADH), *130*
quimiósmosis, *134*
respiración celular, *129*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. La degradación completa de la glucosa en presencia de oxígeno ocurre en dos etapas: _____ y _____. La primera de estas etapas ocurre en _____ de la célula y la segunda en el organelo llamado _____. ¿Qué etapa produce más ATP? _____.
2. Las condiciones en que falta oxígeno son _____. Sin oxígeno, algunos microorganismos degradan la glucosa mediante _____, que genera sólo _____ moléculas de ATP, pero la molécula portadora de electrones _____ se regenera, así que puede usarse para degradar más glucosa.
3. La levadura de la masa para pan y las bebidas alcohólicas realizan un tipo de fermentación que genera _____ y _____. Los músculos llevados a su límite recurren a la fermentación _____. ¿Con qué fermentación los microorganismos producen yogur, crema agria y col agria? _____.
4. La hormona _____ estimula la producción de _____ adicionales, que incrementan la capacidad de la sangre de transportar _____. Esto da a los deportistas una ventaja competitiva, porque sus células musculares pueden realizar _____ para producir energía durante más tiempo en pruebas de resistencia.
5. Durante la respiración celular, la cadena de transporte de electrones bombea H^+ de la _____ de la mitocondria a _____, con lo que se produce una gran cantidad de H^+. El ATP producido por respiración celular es generado por un proceso llamado _____. Durante este proceso, los H^+ recorren los canales de la membrana ligados a _____.
6. La parte cíclica de la respiración celular se llama ciclo de _____. La molécula que entra en este ciclo es _____. ¿Cuántas moléculas de ATP se generan en el ciclo por molécula de glucosa? _____. ¿Qué dos tipos de moléculas portadoras de electrones energizados se producen durante el ciclo? _____ y _____.

Preguntas de repaso

1. Empezando con la glucosa ($C_6H_{12}O_6$), escribe las reacciones generales de la respiración aeróbica.
2. Haz un dibujo con nombres de la mitocondria y explica la relación que guarda su estructura con su función.
3. ¿Qué función cumple lo siguiente en la degradación de la glucosa: glucólisis, matriz de la mitocondria, membrana interna de la mitocondria, fermentación y NAD^+?
4. Resume las dos etapas principales de la glucólisis. ¿Cuántas moléculas de ATP (en total) se generan por molécula de glucosa en la glucólisis? ¿En qué parte de la célula ocurre la glucólisis?
5. ¿En qué condiciones ocurre la fermentación? ¿Cuáles son sus posibles productos? ¿Cuál es su función?
6. ¿Qué molécula es el producto final de la glucólisis? ¿Qué pasa con los carbonos de esta molécula en el ciclo de Krebs? ¿Cuál es la principal forma de captar la energía que se produce en el ciclo de Krebs?
7. Describe la cadena de transporte de electrones de la mitocondria y la quimiósmosis.
8. ¿Por qué se necesita oxígeno para que ocurra la respiración celular?
9. Compara la estructura de los cloroplastos (que estudiamos en el capítulo 7) con la mitocondria y explica cómo el parecido estructural se relaciona con semejanza de las funciones. Describe también las diferencias que encuentres en la estructura y función de cloroplastos y mitocondrias.

Aplicación de conceptos

1. Hace años, un tren de carga se descarriló y regó su carga de granos. Como los granos eran irrecuperables, los enterraron en el terraplén de las vías. Aunque no escasean otros alimentos, la población local de osos se ha convertido en un problema porque constantemente desentierran los granos. La levadura abunda en el suelo. ¿Qué crees que le haya ocurrido al grano para que los osos lo desentierren y cuál es la relación de esta conducta con la evolución cultural humana?
2. ¿Por qué una persona envenenada con cianuro no puede sobrevivir recurriendo a la respiración anaeróbica?
3. Algunas especies de bacterias que viven sobre los sedimentos del fondo de los lagos pueden usar la glucólisis y la fermentación, o respiración celular para generar ATP. Durante el verano circula poco el agua de los lagos. Haz un pronóstico y explica qué pasará en el agua más profunda de los lagos conforme avanza el verano. Describe también el efecto de esta situación en la producción de energía de las bacterias.
4. Verter grandes cantidades de aguas negras en ríos o lagos produce la muerte en masa de los peces, aunque las aguas como tales no son tóxicas para los peces. Se producen resultados semejantes en lagos poco profundos que quedan cubiertos por hielo en el invierno. ¿Qué mata a los peces? ¿Cómo se reduciría la mortalidad si se derraman accidentalmente aguas residuales en un estanque pequeño?
5. Las células respiran con ritmos diferentes. Explica la utilidad de esto. ¿Cómo pronosticarías la frecuencia respiratoria relativa de distintos tejidos examinando las células al microscopio?
6. Imagina una situación hipotética en la que una célula privada de nutrimentos llega a la etapa en que convirtió hasta la última molécula de ATP en ADP y fosfato. Si en este punto colocas a la célula en una solución con glucosa, ¿se recuperará y sobrevivirá? Explica tu respuesta a partir de lo que sabes sobre la degradación de la glucosa.

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

UNIDAD 2

Herencia

La herencia es causa de semejanzas y diferencias. Los perros tienen muchas semejanzas porque sus genes son casi idénticos. La enorme variedad de tamaños, longitud y color del pelaje y proporciones corporales es resultado de las pequeñas diferencias en sus genes.

La continuidad de la vida: reproducción celular

Capítulo 9

▲ Snuppy (al centro), el primer perro clonado, posa para un retrato de familia con su donante genético, un perro de raza afgano (izquierda), y su madre sustituta, un labrador retriever (derecha).

Estudio de caso

Que pasen los clones

EN FEBRERO DE 2008, la compañía de biotecnología coreana RNL Bio lanzó una oferta pública para clonar mascotas por la módica suma de 150 mil dólares. Pero algunos prefirieron probar suerte en la subasta en línea de junio celebrada por BioArts de Mill Valley, California, en la que las ofertas por "Mi mejor amigo de vuelta" comenzaron en nada más que 100 mil dólares (las ofertas ganadoras fueron de 170 mil, 155 mil y 140 mil dólares).

La **clonación** es la producción de uno o más organismos (**clones**) genéticamente idénticos a otro anterior. Las ranas fueron los primeros animales clonados en la década de 1950. La clonación de mascotas comenzó en 1997, cuando Joan Hawthorne y John Sperling, fundador de la University of Phoenix (Universidad de Phoenix), decidieron que Missy, el viejo perro de Hawthorne, era especial; tanto, que Sperling gastó un millón de dólares en clonarlo. En el "Proyecto Missyplicity", en la empresa de ingenioso nombre "Ahorros Genéticos y Clonación" (*Genetic Savings and Clone;* GSC) se clonaron algunos gatos, pero no pudieron clonar a Missy. En 2006, GSC quebró.

Antes, en 2005, investigadores de la South Korean National University (Universidad Nacional de Corea del Sur) produjeron a Snuppy, un sabueso afgano clonado (*véase* la foto de la izquierda). Unos dos años después, el equipo coreano produjo tres clones de Missy. En 2008, BioArts, la compañía que sucedió a GSC, anunció la subasta "Mi mejor amigo de vuelta".

No todos los perros clonados serán mascotas. Por ejemplo, los equipos coreanos han producido siete clones del mejor rastreador de drogas de Corea del Sur. No se sabe si la capacidad o el temperamento para ser perros antidrogas está determinado genéticamente, pero funcionarios del gobierno creen que el costo de los clones quedaría más que compensado si son tan buenos como su "padre genético".

El ganado valioso es otro objeto favorito de la clonación. Por ejemplo, en 2006 la empresa ViaGen, en Texas, clonó al caballo Scamper, 10 veces campeón mundial de carreras con barriles. ¿Acaso la propietaria de Scamper, Charmayne James, no podía reproducir a Scamper de la manera tradicional? Cuando termines el capítulo, verás por qué muchos caballos famosos no engendran hijos tan atléticos como son ellos. De cualquier manera, Scamper es un caballo castrado y no puede procrear.

¿Por qué un clon es casi idéntico a su progenitor mientras que los descendientes producidos por reproducción sexual son diferentes de sus padres y unos de otros? Recuerda esta pregunta conforme exploramos las dos formas de reproducción celular: división mitótica y división meiótica, que son la fuente de la constancia y la variedad de los organismos eucariontes.

De un vistazo

Estudio de caso Que pasen los clones

9.1 ¿Por qué se dividen las células?

La división celular transmite información hereditaria a las células hijas

La división celular es necesaria para crecer y desarrollarse

La división celular es necesaria para la reproducción sexual y asexual

9.2 ¿Qué ocurre en el ciclo celular de procariontes?

9.3 ¿Cómo se organiza el ADN de los cromosomas eucariontes?

El cromosoma eucarionte consta de una doble hélice lineal de ADN unida a proteínas

Los genes son segmentos del ADN de un cromosoma

Los cromosomas duplicados se separan durante la división celular

Los cromosomas eucariontes se presentan en pares con información genética similar

9.4 ¿Qué ocurre durante el ciclo celular de eucariontes?

El ciclo celular eucarionte consta de la interfase y la división celular

9.5 ¿Cómo es que la división celular mitótica produce células hijas genéticamente idénticas?

Durante la profase, los cromosomas se condensan, se forman los microtúbulos del huso y se unen a los cromosomas

Durante la metafase, los cromosomas se alinean en el ecuador de la célula

Durante la anafase, las cromátidas hermanas se separan y son atraídas hacia los polos opuestos de la célula

Durante la telofase se forman envolturas nucleares alrededor de los dos grupos de cromosomas

Durante la citocinesis, el citoplasma se divide entre dos células hijas

Estudio de caso continuación Que pasen los clones

BioFlix™ Mitosis (disponible en inglés)

Investigación científica Copias al carbón: la clonación en la naturaleza y en el laboratorio

9.6 ¿Cómo se controla el ciclo celular?

Las actividades de enzimas específicas impulsan el ciclo celular

Puntos de control o verificación regulan el progreso del ciclo celular

9.7 ¿Por qué tantos organismos se reproducen sexualmente?

Estudio de caso continuación Que pasen los clones

Las mutaciones del ADN son el origen último de la variación genética

De cerca El control del ciclo celular y su participación en el cáncer

La reproducción sexual puede combinar alelos diferentes de los padres en un solo descendiente

9.8 ¿Cómo es que la división meiótica produce células haploides?

La meiosis separa los cromosomas homólogos y produce núcleos diploides

La división meiótica seguida por la fusión de los gametos mantiene constante el número de cromosomas de generación en generación

La meiosis I separa los cromosomas homólogos en dos núcleos haploides

La meiosis II separa las cromátidas hermanas en cuatro núcleos hijos

BioFlix™ Meiosis (disponible en inglés)

9.9 ¿Cuándo ocurre la división mitótica y meiótica en el ciclo de vida de los eucariontes?

En los ciclos de vida haploides, la mayor parte del ciclo consta de células haploides

En los ciclos de vida diploides, la mayor parte del ciclo consta de células diploides

En la alternación de ciclos por generaciones hay etapas multicelulares haploides y diploides

9.10 ¿Cómo es que la meiosis y la reproducción sexual producen la variabilidad genética?

La distribución de homólogos crea nuevas combinaciones de cromosomas

Los entrecruzamientos forman cromosomas con nuevas combinaciones de genes

La fusión de gametos aumenta la variabilidad genética de la descendencia

Estudio de caso otro vistazo Que pasen los clones

9.1 ¿POR QUÉ SE DIVIDEN LAS CÉLULAS?

"Todas las células provienen de células." Esta noción, establecida por el médico alemán Rudolf Virchow a mediados del siglo XIX, expresa la importancia crucial de la reproducción celular para todos los organismos vivos. Las células se reproducen por **división celular**, en la que una célula madre da lugar a dos **células hijas**. En la división celular común, cada célula hija recibe un juego completo de la información hereditaria, idéntica a la información hereditaria de la célula madre, y aproximadamente la mitad del citoplasma.

La división celular transmite información hereditaria a las células hijas

La información hereditaria de todas las células vivas se encuentra en el **ácido desoxirribonucleico (ADN)**, contenida en uno o más **cromosomas**. Una molécula de ADN consta de una cadena larga compuesta por pequeñas unidades llamadas **nucleótidos** (FIGURA 9-1a; *véanse* también las páginas 51 y 203). Cada nucleótido consta de un fosfato, un azúcar (desoxirribosa) y una de cuatro bases: adenina (A), timina (T), guanina (G) o citosina (C). El ADN de un cromosoma consta de dos largas hebras de nucleótidos, enroscada una alrededor de la otra, como se vería una escalera torcida con la forma de un sacacorchos. Esta estructura se llama de *doble hélice* (FIGURA 9-1b). Las unidades de la herencia, los **genes**, son segmentos de ADN que tienen de un centenar a muchos miles de nucleótidos. Como las letras del alfabeto, en un lenguaje con frases muy largas, las secuencias concretas de nucleótidos de los genes detallan las instrucciones para formar las proteínas de una célula. En los capítulos 11 y 12 veremos cómo codifica el ADN la información genética y cómo regula la célula los genes que usa en un momento dado.

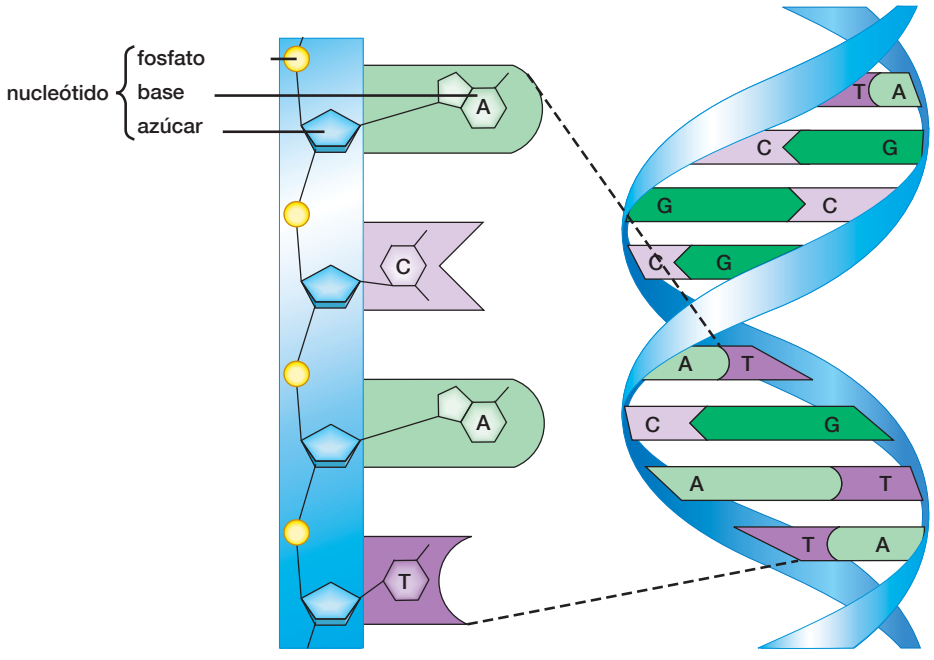
Para que la célula sobreviva, debe tener un juego completo de la información genética. Por tanto, cuando una célula se divide, no puede simplemente partir sus genes en dos y dar la mitad a cada célula hija. Más bien, la célula primero tiene que replicar su ADN a modo de tener dos copias idénticas, como sacar un juego de fotocopias de algún instructivo. Cada célula hija recibe un "instructivo de ADN" completo, con todos sus genes.

La división celular es necesaria para crecer y desarrollarse

La forma conocida de la división de las células eucariontes, en la que cada célula hija es genéticamente idéntica a la célula madre, se llama *división mitótica* (*véanse* las secciones 9.4 y 9.5). Desde que fuiste concebido como un óvulo fecundado, la división mitótica ha producido todas las células de tu cuerpo y sigue haciéndolo todos los días en muchos órganos. Después de la división celular, las células hijas vuelven a crecer y dividirse, o bien se **diferencian** y se especializan en determinadas funciones, como la contracción (células musculares), el combate de las infecciones (leucocitos) o la producción de enzimas digestivas (células del páncreas, estómago e intestino). Este esquema repetido de división, crecimiento y (posiblemente) diferenciación y luego nueva división se llama **ciclo celular** (*véanse* las secciones 9.2 y 9.4).

Casi todos los organismos multicelulares tienen tres categorías de células, basadas en su capacidad de dividirse y diferenciarse:

- **Células madre** Casi todas las células hijas formadas por las primeras divisiones de un óvulo fecundado y algunas células de adultos (como las de corazón, piel, intestinos, cerebro y médula) son **células madre**. Éstas tienen dos características importantes: se renuevan ellas mismas y poseen la capacidad de diferenciarse en varios tipos de células. Las células madre se renuevan porque conservan la facultad de dividirse, quizá durante toda la vida del organismo. Normalmente, cuando una célula madre se divide, una de sus hijas es a su vez célula madre, con lo que se mantiene la población. La otra célula hija pasa por varias rondas de división y al final se diferencia en tipos celulares especializados. Algunas células madre en las primeras fases de un embrión pueden producir cualquier célula especializada del cuerpo.
- **Otras células capaces de dividirse** Muchas células del cuerpo de embriones, jóvenes y adultos también se dividen, pero se diferencian en uno o dos tipos celulares. Por ejemplo, las células del hígado pueden dividirse, pero sólo dan lugar a células del propio hígado.



▶ **FIGURA 9-1 Estructura del ADN**
(a) Un nucleótido consta de un fosfato, un azúcar y una de cuatro bases: adenina (A), timina (T), guanina (G) y citocina (C). Una hebra simple de ADN consta de una larga cadena de nucleótidos unidos por enlaces entre el fosfato de un nucleótido y el azúcar del siguiente. **(b)** Dos hebras de ADN se tuercen una sobre la otra para formar una doble hélice.

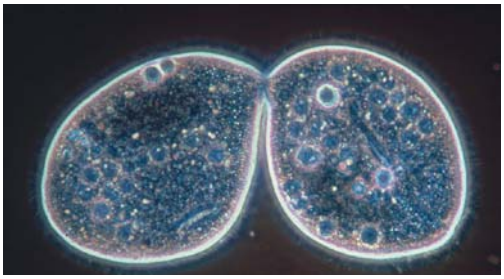
- **Células diferenciadas permanentemente** Algunas células se diferencian y nunca vuelven a dividirse. Por ejemplo, la mayor parte de las células del corazón y del cerebro.

La división celular es necesaria para la reproducción sexual y asexual

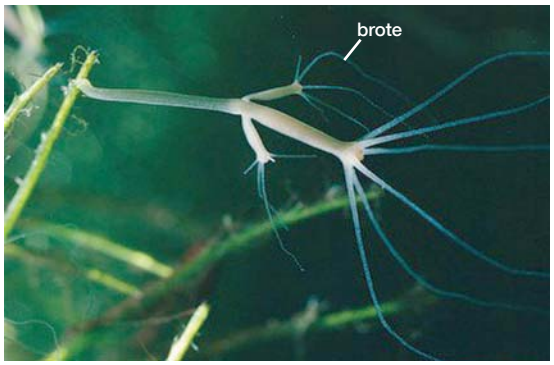
La **reproducción sexual** de los organismos eucariontes ocurre cuando los descendientes se producen por fusión de los **gametos** (espermatozoides y óvulos) de dos adultos. Las células del sistema reproductivo del adulto pasan por una división especial llamada *meiosis* (que veremos en la sección 9.8) y producen células hijas con exactamente la mitad de la información genética de la célula madre (y de las células "comunes" del resto del organismo adulto). En los animales, estas células se convierten en espermatozoides u óvulos. Cuando un espermatozoide fecunda un óvulo, el producto contiene de nuevo la información hereditaria completa que es característica de su especie.

La reproducción en la que los descendientes se forman a partir de un único progenitor, sin que un espermatozoide fecunde un óvulo, se llama **reproducción asexual.** Ésta produce descendientes genéticamente idénticos al progenitor. Las bacterias (FIGURA 9-2a) y los eucariontes unicelulares, como el *Paramecio* que se encuentra normalmente en estanques (FIGURA 9-2b), se reproducen asexualmente por división celular, en la cual se generan dos células nuevas de cada célula. Algunos organismos multicelulares también se reproducen asexualmente. Una *Hydra* se reproduce expulsando de su cuerpo una réplica en pequeño de ella misma, llamada *brote* (FIGURA 9-2c). Eventualmente el brote se vuelve capaz de vivir de forma independiente y se separa de su madre. Muchas plantas y hongos se reproducen en forma sexual y asexual. Las preciosas alamedas de Colorado, Utah y Nuevo

(a) Bacterias en división



(b) División celular de un *Paramecium*



(c) La *Hydra* se reproduce asexualmente con un brote

Los árboles de esta alameda ya perdieron las hojas
Los árboles de esta alameda comenzaron a cambiar de color
Los árboles de esta alameda aún son verdes

(d) Una alameda consta de árboles genéticamente idénticos nacidos por reproducción asexual

▲ **FIGURA 9-2 La división celular permite la reproducción asexual** **(a)** Las bacterias se reproducen asexualmente dividiéndose en dos. **(b)** En los microorganismos eucariontes unicelulares, como el protista *Paramecium*, la división celular produce dos organismos nuevos independientes. **(c)** La *Hydra*, un pariente de agua dulce de la anémona, expulsa por un lado una copia en miniatura de ella misma (un brote). Cuando se desarrolla por completo, el brote se separa y asume una vida independiente. **(d)** Los árboles de una alameda son genéticamente idénticos. Cada árbol crece de las raíces de un único árbol ancestral. En esta foto se muestran tres arboledas cerca de Aspen, Colorado. En el otoño, el momento en que cambian de color las hojas muestra la identidad y las diferencias genéticas de las arboledas.

México se desarrollan a partir de brotes que crecen del sistema de raíces de un único árbol progenitor (FIGURA 9-2d). Aunque la arboleda parezca una población de individuos separados, en realidad es un único individuo cuyos numerosos troncos están conectados por un sistema común de raíces. Los álamos también se reproducen por semillas, es decir, por reproducción sexual.

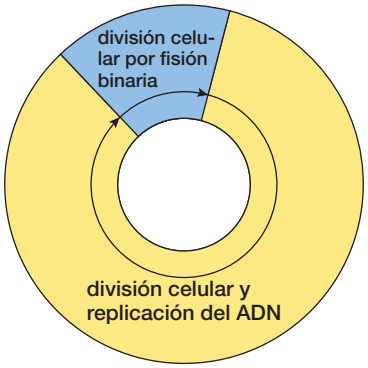
Tanto las células procariontes como las eucariontes tienen ciclos de crecimiento, actividad metabólica, replicación del ADN y división. Sin embargo, tienen importantes diferencias estructurales y funcionales, como la organización de su ADN: la estructura, tamaño, número y ubicación de sus cromosomas. Por consiguiente, primero vamos a describir la organización de los cromosomas de las procariontes y su ciclo celular. Luego examinaremos los cromosomas de las células eucariontes y los elementos fundamentales de su ciclo celular. Por último, vamos a describir los dos tipos de división de las células eucariontes: la mitosis y la meiosis.

9.2 ¿QUÉ OCURRE EN EL CICLO CELULAR DE PROCARIONTES?

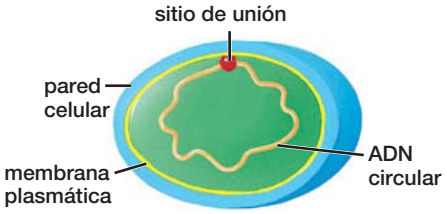
El ADN de una célula procarionte se encuentra en un único cromosoma circular de aproximadamente uno o dos milímetros de circunferencia. A diferencia de los cromosomas de las eucariontes, los cromosomas de las procariontes no están envueltos en un núcleo membranoso (*véanse* las páginas 65 a 67).

El ciclo celular de procariontes consiste en un periodo relativamente largo de crecimiento (durante el cual la célula también replica su ADN) seguida por una forma de división celular llamada **fisión binaria**, que significa "dividirse en dos" (FIGURA 9-3a). El cromosoma procarionte se encuentra unido en un punto a la membrana plasmática de la célula (FIGURA 9-3b ❶). En la fase de crecimiento del ciclo celular procarionte, el ADN se replica y produce dos cromosomas idénticos que se unen a la membrana plasmática en lugares próximos, pero separados (FIGURA 9-3b ❷). Cuando la célula crece, se agrega nueva membrana plasmática entre los sitios de unión de los cromosomas, con lo que se apartan (FIGURA 9-3b ❸). Cuando la célula alcanza aproximadamente el doble de su tamaño, la membrana que se encuentra en la parte central crece hacia dentro entre los dos sitios de unión (FIGURA 9-3b ❹). La fusión de la membrana a lo largo del ecuador de la célula completa la fisión binaria y produce dos células hijas que contienen, cada una, uno de los cromosomas (FIGURA 9-3b ❺). Como la replicación del ADN produce dos moléculas idénticas de ADN, las dos células hijas son genéticamente idénticas una a la otra y a la célula madre.

En condiciones ideales, la fisión binaria de las células procariontes ocurre rápidamente. Por ejemplo, la bacteria intestinal común *Escherichia coli* (comúnmente llamada *E. coli*) puede crecer, replicar su ADN y dividirse en unos 20 minutos. Por suerte, el ambiente de nuestros intestinos no es ideal para que crezcan las bacterias; si lo fuera, en poco tiempo pesarían más que el resto de nuestro cuerpo.

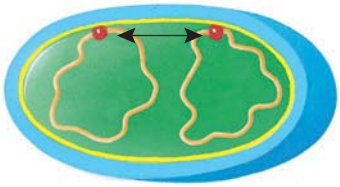


(a) Ciclo celular procarionte

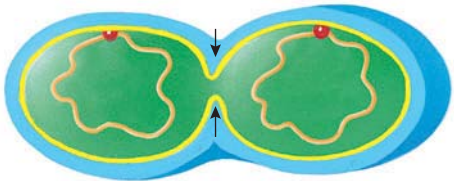


❶ La doble hélice del ADN circular se une a la membrana plasmática en un punto.

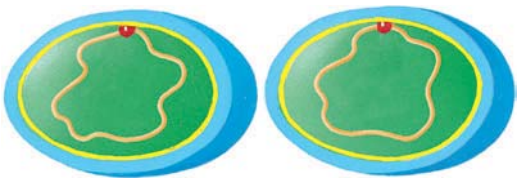
❷ El ADN se replica y las dos dobles hélices se unen a la membrana plasmática en lugares cercanos.



❸ Se agrega membrana plasmática entre los puntos de unión, con lo que se alejan.



❹ La membrana plasmática crece hacia dentro en la mitad de la célula.



❺ La célula madre se divide en dos células hijas.

(b) Fisión binaria

▶ **FIGURA 9-3 Ciclo celular procarionte** **(a)** El ciclo celular procarionte consta de crecimiento, replicación del ADN y fisión binaria. **(b)** Fisión binaria en células procariontes.

9.3 ¿CÓMO SE ORGANIZA EL ADN DE LOS CROMOSOMAS EUCARIONTES?

Los cromosomas eucariontes se separan del citoplasma en un núcleo membranoso. Además, las células eucariontes siempre tienen numerosos cromosomas; el número menor, dos, se encuentra en las hembras de una especie de hormiga, pero la mayoría de los animales tienen docenas y algunos helechos más de 1,200. Por último, los cromosomas eucariontes tienen más ADN que los procariontes. Por ejemplo, los cromosomas humanos son de 10 a 80 veces más grandes que el cromosoma procarionte común y contienen 10 a 50 veces más ADN. Los complejos sucesos de la división de las células eucariontes son en buena medida una solución evolutiva al problema de organizar un número elevado de cromosomas. Por tanto, comenzaremos por ver más de cerca la estructura del cromosoma de las células eucariontes.

El cromosoma eucarionte consta de una doble hélice lineal de ADN unida a proteínas

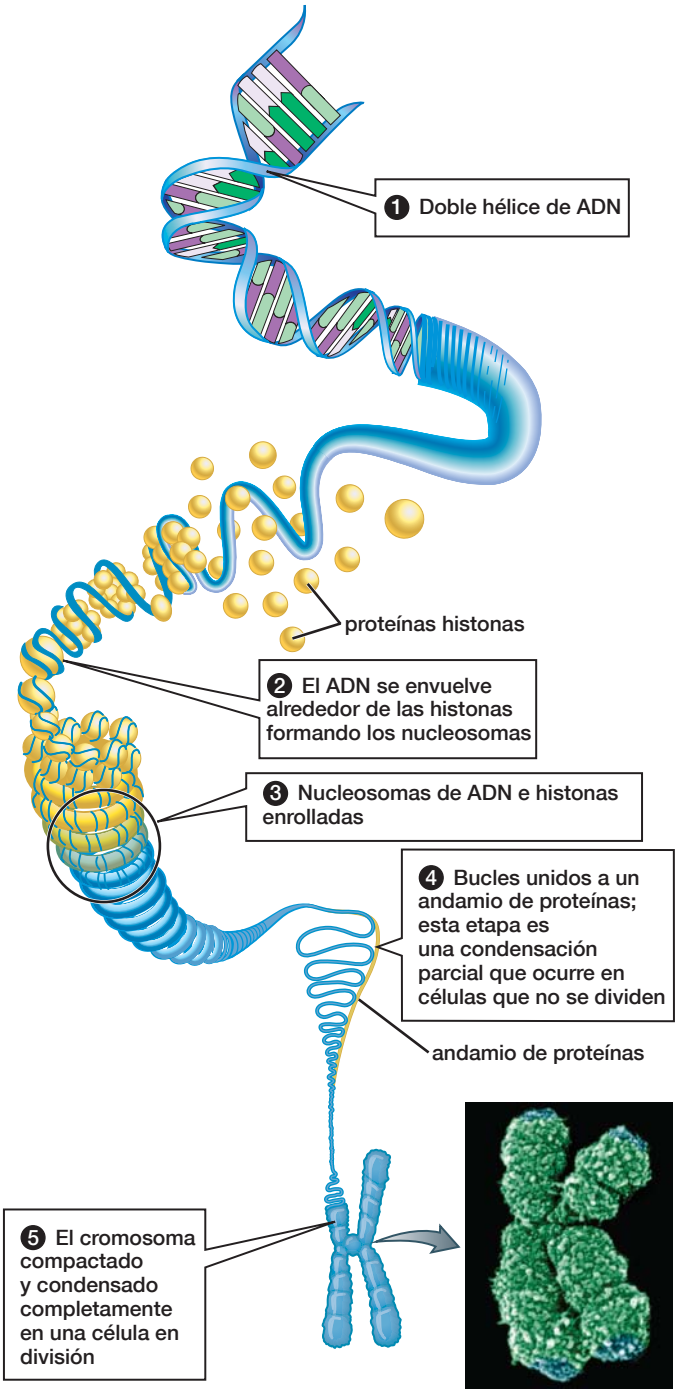
Cada cromosoma humano contiene una única doble hélice de ADN de 50 a 250 millones de nucleótidos. Si el ADN se desdoblara y extendiera completamente, los cromosomas humanos medirían de 15 a 75 milímetros. Ordenado en una fila, el ADN de una única célula humana mediría alrededor de 1.8 metros.

Empacar esta enorme cantidad de ADN en un núcleo de unas micras de diámetro no es cualquier cosa. En la mayor parte de la vida de la célula, el ADN de cada cromosoma está dispuesto alrededor de proteínas llamadas *histonas*. Estas esferas de ADN e histona se enroscan y se unen a otras proteínas, lo que reduce el tamaño del ADN unas mil veces (**FIGURA 9-4**). Cuando una célula tiene que leer parte de la información genética, retira estas proteínas de regiones particulares del ADN, pero enseguida lo envuelve de nuevo. Ahora bien, este grado de compactación todavía deja cromosomas demasiado largos para ordenarlos y pasarlos a los núcleos de las células hijas en la división celular. Así como es más fácil organizar hilos si están enrollados en carretes, es más sencillo organizar y transportar los cromosomas si están condensados y acortados. Durante la división celular, otras proteínas empaquetan el ADN de cada cromosoma en estructuras compactas que son unas 10 veces más cortas que durante el resto del ciclo celular, o sea, a unas cuatro micras de largo (*véase* la figura 9-4).

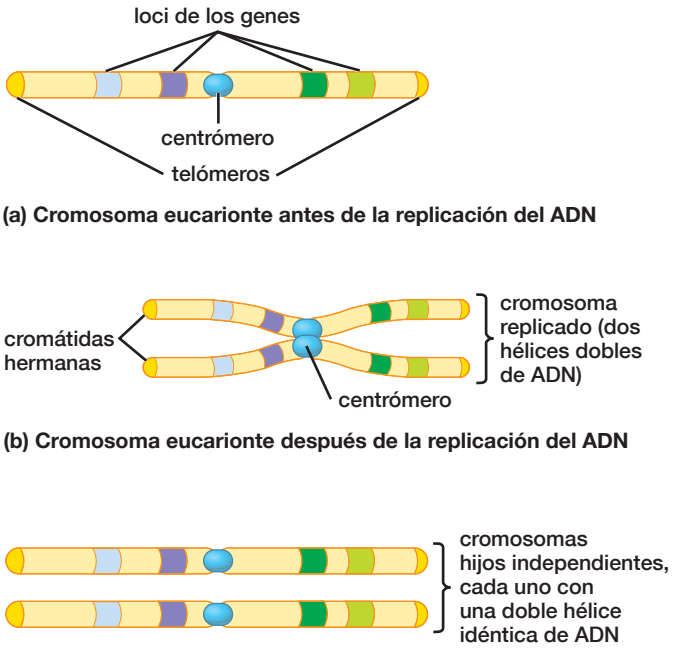
Los genes son segmentos del ADN de un cromosoma

Los genes son secuencias de ADN formadas por cientos a miles de nucleótidos. Cada gen ocupa un lugar específico, o **locus** (plural, **loci**), del cromosoma (**FIGURA 9-5a**). Los cromosomas varían por el número de genes que contienen. El cromosoma humano más largo, el cromosoma 1, contiene más de 3,000 genes, mientras que el menor, el cromosoma 22, contiene alrededor de 600 genes.

Además de los genes, todo cromosoma tiene regiones especializadas que son cruciales para su estructura y función: dos telómeros y un centrómero (*véase* la figura 9-5a). Los dos extremos de un cromosoma consisten en secuencias repetidas de nu-


1 Doble hélice de ADN
proteínas histonas
2 El ADN se envuelve alrededor de las histonas formando los nucleosomas
3 Nucleosomas de ADN e histonas enrolladas
4 Bucles unidos a un andamio de proteínas; esta etapa es una condensación parcial que ocurre en células que no se dividen
andamio de proteínas
5 El cromosoma compactado y condensado completamente en una célula en división

▲ **FIGURA 9-4 Estructura de un cromosoma** ❶ Un cromosoma eucarionte contiene una única doble hélice de ADN. ❷ El ADN se enrolla en proteínas llamadas histonas y forma nucleosomas que son las unidades de empaquetamiento del ADN, con lo que reduce su longitud en un factor de seis. ❸ Otras proteínas enroscan las esferas de ADN e histonas (nucleosomas), de forma parecida al resorte de juguete Slinky, lo que nuevamente reduce la longitud en un factor de seis o siete. ❹ Estos espirales se unen en bucles a "andamios" de proteína para completar el cromosoma como se presenta durante la mayor parte de la vida de la célula. La envoltura, enroscada y retorcida hace al cromosoma unas mil veces más corto que la molécula de ADN que contiene. ❺ Durante la división celular, otras proteínas producen otra compactación del cromosoma para condensarlo unas 10 veces más (detalle). Los bordes borrosos visibles en la micrografía electrónica son los bucles del cromosoma compactado.


loci de los genes
centrómero
telómeros
(a) Cromosoma eucarionte antes de la replicación del ADN
cromátidas hermanas
cromosoma replicado (dos hélices dobles de ADN)
centrómero
(b) Cromosoma eucarionte después de la replicación del ADN
cromosomas hijos independientes, cada uno con una doble hélice idéntica de ADN
(c) Cromátidas hermanas separadas se convierten en cromosomas independientes

▲ **FIGURA 9-5 Principales elementos de un cromosoma eucarionte en la división celular** **(a)** Antes de la replicación del ADN, cada cromosoma consta de una única doble hélice de ADN. Los genes son segmentos de ADN que tienen de cientos a miles de nucleótidos. Los extremos del cromosoma están protegidos por telómeros. **(b)** Las dos cromátidas hermanas de un cromosoma replicado se mantienen unidas por un centrómero. **(c)** Las cromátidas hermanas se separan en la división celular para convertirse en dos cromosomas independientes y genéticamente idénticos.

cleótidos llamadas **telómeros** (en griego, "parte final") que son esenciales para la estabilidad de los cromosomas. Sin telómeros, los extremos de los cromosomas se podrían eliminar por dos enzimas reparadoras de ADN o podrían conectarse los extremos de dos o más cromosomas y formar cadenas enredadas que quizá no se distribuirían correctamente a las células hijas durante la división celular. La segunda región especializada del cromosoma es el **centrómero**. Como veremos, el centrómero tiene dos funciones principales: (1) mantiene unidas temporalmente dos dobles hélices de ADN después de la replicación de esta molécula y (2) es el lugar de unión de microtúbulos que mueven a los cromosomas durante la división celular.

Los cromosomas replicados se separan durante la división celular

Antes de la división celular, el ADN de cada cromosoma se replica por un mecanismo que describiremos en el capítulo 11. Al final de la replicación del ADN, un **cromosoma replicado** consta de dos idénticas dobles hélices de ADN, que ahora se llaman **cromátidas** hermanas, las cuales están unidas en el centrómero (FIGURA 9-5b).

Durante la división mitótica, las cromátidas hermanas se separan y se convierten en un cromosoma no duplicado independiente que es entregado a una de las dos células hijas (FIGURA 9-5c).

Los cromosomas eucariontes se presentan en pares con información genética similar

Los cromosomas de cada especie eucarionte tienen formas, tamaños y patrones de coloración característicos. Cuando vemos un juego completo de cromosomas teñidos de una sola célula —su **cariotipo**— vemos que las células somáticas (no reproductoras) de muchos organismos, incluyendo los seres humanos, contienen pares de cromosomas (FIGURA 9-6). Con una excepción que veremos más adelante, los dos integrantes de cada par tienen la misma longitud y el mismo patrón de coloración. Estas semejanzas de forma, tamaño y coloración se deben a que cada cromosoma del par lleva los mismos genes dispuestos en el mismo orden. Los cromosomas que contienen los mismos genes se llaman **cromosomas homólogos**, del término griego que significa "decir lo mismo". Las células con pares de homólogos se llaman **diploides**, es decir, "dobles".

Los cromosomas homólogos no son idénticos

Pese a su nombre, los homólogos no "dicen" exactamente "lo mismo". ¿Por qué? Una célula puede tener un error al copiar el ADN de un homólogo pero no del otro (*véase* el capítulo 11).

▲ **FIGURA 9-6 Cariotipo masculino de la especie humana** Teñir y fotografiar todo el juego de cromosomas duplicados de una célula produce un cariotipo. Se cortan imágenes de los cromosomas y se ordenan por tamaño, de mayor a menor. Los pares de cromosomas (homólogos) tienen tamaño y coloración parecida, así como material genético similar. Los cromosomas 1 a 22 son los autosomas; los cromosomas X y Y son los cromosomas sexuales. Observa que el cromosoma Y es mucho más pequeño que el cromosoma X. Si fuera el cariotipo de una mujer, tendría dos cromosomas X.

O, por ejemplo, un rayo de luz ultravioleta del Sol puede incidir en el ADN de un homólogo y alterarlo. Estos cambios en la secuencia de los nucleótidos del ADN se llaman **mutaciones** y hacen que un homólogo sea un tanto diferente, genéticamente hablando, de su par. Una mutación puede haber ocurrido ayer o hace 10 mil años y desde entonces se ha heredado. Si pensamos en el ADN como un instructivo para formar una célula o un organismo, las mutaciones son como errores ortográficos. Algunos no tienen gran importancia, pero otros pueden traer consecuencias graves; por ejemplo, errores de una letra en genes cruciales pueden causar enfermedades genéticas como la anemia de células falciformes o la fibrosis quística. Sin embargo, a veces una mutación mejora el instructivo del ADN y se difunde a toda la población, pues los organismos que portan la mutación sobreviven y se reproducen mejor que otros miembros de la especie (*véase* la unidad 3).

Como se muestra en la figura 9-6, una célula humana característica tiene 23 pares de cromosomas, para un total de 46. Hay dos copias del cromosoma 1, dos copias del cromosoma 2, etc., así hasta el cromosoma 22. Estos cromosomas, que son secuencias parecidas (aunque no idénticas) de ADN y que se unen en células diploides de ambos sexos, se llaman **autosomas**. La célula tiene también dos **cromosomas sexuales**: o bien dos cromosomas X (en las mujeres) o bien un cromosoma X y un cromosoma Y (en los hombres). Los cromosomas X y Y son de tamaño muy diferente (*véase* la figura 9-6) y de distinta composición genética. Así, los cromosomas sexuales son una excepción a la regla de que los cromosomas homólogos contienen los mismos genes. No obstante, en el hombre, los cromosomas X y Y funcionan como pares en la división celular meiótica.

No todas las células tienen cromosomas apareados

Casi todas las células del cuerpo son diploides. En cambio, en la reproducción sexual, las células de ovarios o testículos pasan por división meiótica (*véase* la sección 9.8) para producir gametos (espermatozoides u óvulos). Los gametos contienen sólo un miembro de cada par de autosomas y uno de los dos cromosomas sexuales. Las células que contienen sólo uno de cada tipo de cromosomas se llaman **haploides** (es decir, "mitad"). En los seres humanos, una célula haploide contiene cada uno de los 22 autosomas más un cromosoma sexual X o uno Y, para dar un total de 23 cromosomas (piensa en la célula haploide como una que contiene la mitad del número diploide de cromosomas, es decir, uno de cada tipo de cromosomas).

Cuando un espermatozoide fecunda un óvulo, la fusión de las dos células haploides produce una célula diploide con dos copias de cada tipo de cromosoma. Como un miembro de cada par de homólogos se hereda de la madre (en su óvulo), se llaman *cromosomas maternos*. Los cromosomas heredados del padre (en su espermatozoide) se llaman *cromosomas paternos*.

En la escritura abreviada biológica, el número de tipos diferentes de cromosomas de una especie se llama número haploide y se designa con una n. En el caso de los seres humanos, $n = 23$, porque tenemos 23 tipos diferentes de cromosomas (los autosomas 1 a 22 más un cromosoma sexual). Las células diploides contienen $2n$ cromosomas. Así, las células del cuerpo humano llamadas *somáticas* tienen 46 (2×23) cromosomas. Cada especie tiene un número de cromosomas en sus células, desde un puñado (por ejemplo, seis en los mosquitos) hasta cientos (en los camarones y algunas plantas).

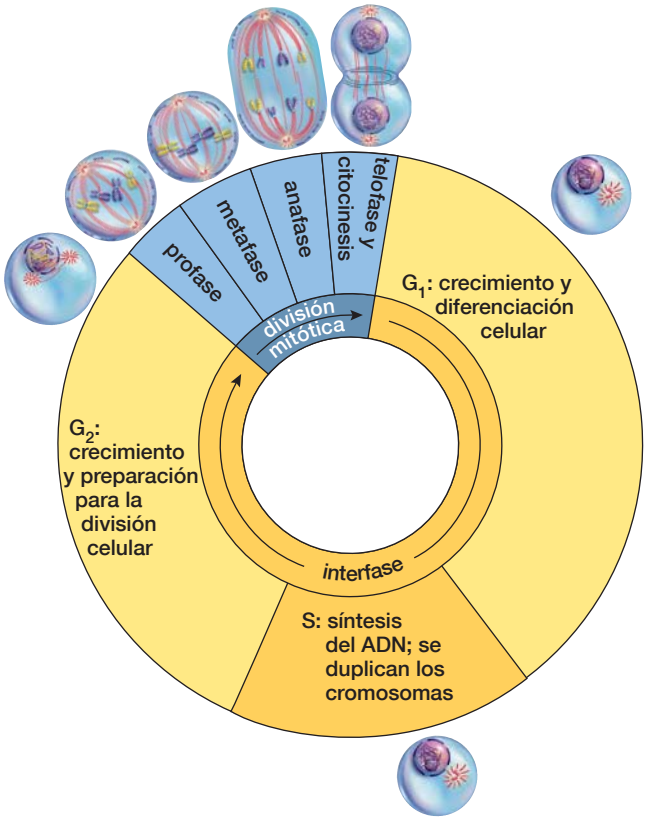
No todos los organismos son diploides. Por ejemplo, el hongo del pan *Neurospora* tiene células haploides durante la mayor parte de su ciclo de vida. En cambio, algunas plantas tienen más de dos copias de cada tipo de cromosoma, con $4n$, $6n$ o incluso más cromosomas por célula.

9.4 ¿QUÉ OCURRE DURANTE EL CICLO CELULAR DE EUCARIONTES?

Las células recién formadas adquieren sus nutrimentos del entorno, sintetizan otros componentes celulares y crecen. Después de un tiempo variable (dependiendo del organismo, el tipo de célula y los nutrimentos disponibles) la célula se divide. Cada célula hija puede entrar en otro ciclo celular y producir más células. Muchas células, sin embargo, se dividen únicamente si reciben señales para hacerlo, como hormonas de crecimiento, que las incitan a pasar a otro ciclo. Otras células pueden diferenciarse y ya no volver a dividirse.

El ciclo celular eucarionte consta de la interfase y la división celular

El ciclo celular eucarionte está dividido en dos fases importantes: interfase y división celular (**FIGURA 9-7**). Durante la **interfase**, la célula adquiere nutrimentos de su entorno, crece y duplica sus cro-



▲ **FIGURA 9-7 Ciclo celular eucarionte** El ciclo celular eucarionte consta de interfase y división mitótica.

mosomas. Con la excepción de la división meiótica, la división de la célula reparte una copia de cada cromosoma y aproximadamente la mitad del citoplasma (con mitocondrias, ribosomas y otros organelos) a cada una de las dos células hijas.

Durante la interfase, la célula crece en tamaño, replica su ADN y a menudo se diferencia

Casi todas las células eucariontes pasan la mayor parte de su tiempo en interfase. Por ejemplo, algunas células de la piel humana, que se dividen alrededor de una vez al día, pasan en interfase unas 22 horas. La interfase comprende tres fases: G_1 (la primera suspensión de la síntesis del ADN y la primera fase de crecimiento), S (síntesis del ADN) y G_2 (segunda interrupción de la síntesis del ADN y segunda fase de crecimiento).

Inmediatamente después de formarse por división celular, una nueva célula hija entra en la fase G_1 de la interfase. Durante la fase G_1, la célula realiza hasta tres actividades. En primer lugar, casi siempre crece en tamaño. En segundo, se especializa o diferencia para realizar alguna función específica. Por ejemplo, casi todas las células nerviosas generan largas proyecciones, llamadas *axones*, con las que se conectan con otras células, mientras que las células hepáticas producen bilis, proteínas como factores de coagulación y enzimas que eliminan la toxicidad de muchos compuestos tóxicos. En tercer lugar, la célula es sensible a señales internas y externas con las que "decide" si se divide. Si la decisión es positiva, la célula entra en fase S, cuando ocurre la síntesis de ADN (replicación del material genético). A continuación, la célula pasa a la fase G_2, durante la cual crece otro poco y luego sintetiza las proteínas que necesita para dividirse.

Muchas células, como las del hígado, pueden retornar de la etapa diferenciada a la etapa de división, mientras que otras, como las células de los músculos del corazón y las neuronas, nunca vuelven a dividirse. Por eso los ataques al corazón y los derrames cerebrales son tan devastadores: no es posible reemplazar las células muertas. Sin embargo, el corazón y el cerebro contienen algunas células madre que *pueden* dividirse. Los investigadores biomédicos abrigan la esperanza de que, algún día, sea viable estimular estas células madre para que se dividan más deprisa y reparen los órganos dañados.

El ciclo celular se controla meticulosamente durante toda la vida de un organismo. Sin suficientes divisiones celulares en el momento oportuno y en los órganos correctos, el desarrollo decae o partes del cuerpo no pueden reemplazar células dañadas o gastadas. Con demasiadas divisiones celulares se produce cáncer. En la sección 9.6 aprenderemos cómo se controla el ciclo de la célula.

Hay dos tipos de división de las células eucariontes: división mitótica y división meiótica

Las células eucariontes pasan por uno de dos tipos de división que están relacionados evolutivamente pero que son muy diferentes: división mitótica y división meiótica.

División mitótica La **división mitótica** consiste en una división del núcleo (llamada **mitosis**), seguida por la división del citoplasma (la **citocinesis)**. La palabra "mitosis" proviene del término griego que significa "hilo"; durante la mitosis, los cromosomas se condensan y aparecen como delgadas estructuras filamentosas vistas a través del microscopio óptico. La citocinesis ("movimiento de la célula" en griego) es la división del citoplasma en dos células hijas. Como veremos en la sección 9.5, la mitosis da a cada núcleo de las hijas una copia de los cromosomas duplicados de la célula progenitora. La citocinesis deposita un núcleo en cada célula hija. Por tanto, la división mitótica produce dos células hijas que son genéticamente idénticas entre sí y a la célula madre, y que contienen cantidades iguales de citoplasma.

La división mitótica tiene lugar en todos los organismos eucariontes. Es el mecanismo de la reproducción asexual de las células eucariontes, incluyendo organismos unicelulares como la levadura, la *Amoeba* y el *Paramecio*, y organismos multicelulares como la *Hydra* y el álamo. La división mitótica, seguida por la diferenciación de las células hijas, permite al óvulo fecundado convertirse en individuo adulto con, quizá, billones de células especializadas. Gracias a la división mitótica, un organismo puede mantener sus tejidos, muchos de los cuales necesitan reemplazos; por ejemplo, para reparar partes dañadas por una herida o incluso regenerar partes completas. La división mitótica es también el mecanismo por el que se reproducen las células madre.

División meiótica La **división meiótica** es un requisito de la reproducción sexual en todos los organismos eucariontes. En los animales, la división meiótica ocurre únicamente en ovarios y testículos. La división meiótica consiste en una división especializada del núcleo llamada **meiosis** y dos rondas de citocinesis para producir cuatro células hijas que pueden convertirse en gametos (óvulos o espermatozoides). Los gametos llevan la mitad del material genético del progenitor. Como veremos en la sección 9.8, las células producidas por división meiótica no son genéticamente idénticas entre ellas ni a la célula original. Durante la reproducción sexual, la fusión de dos gametos, uno de cada progenitor, reconstituye un complemento íntegro del material genético y forma un descendiente genéticamente único que es semejante a ambos padres, pero no es idéntico a ninguno.

9.5 ¿CÓMO ES QUE LA DIVISIÓN CELULAR MITÓTICA PRODUCE CÉLULAS HIJAS GENÉTICAMENTE IDÉNTICAS?

La división mitótica consiste en mitosis (división del núcleo) y citocinesis (división del citoplasma; **FIGURA 9-8**). Después de la interfase (**FIGURA 9-8a**), cuando los cromosomas de la célula se duplicaron y se realizaron otros preparativos necesarios para la división, puede realizarse la división mitótica. Por cuestiones de conveniencia, los biólogos dividen la mitosis en cuatro fases, basándose en el aspecto y actividad de los cromosomas: profase, metafase, anafase y telofase. Sin embargo, como pasa con los procesos biológicos, estas fases no son acontecimientos distintos, más bien forman un continuo, es decir, cada fase se fusiona con la siguiente.

La citocinesis normalmente ocurre durante la telofase. Sin embargo, a veces ocurre la mitosis sin citocinesis, lo que produce células con varios núcleos. Esto es bastante común en los hongos y en ciertas etapas del desarrollo de plantas y moscas.

Durante la profase, los cromosomas se condensan, se forman los microtúbulos del huso y se unen a los cromosomas

La primera fase de la mitosis se llama **profase** (que en griego significa "etapa previa"). Durante la profase, ocurren tres hechos principales: (1) los cromosomas duplicados se condensan, (2) se forman los microtúbulos del huso y (3) estos microtúbulos del huso se unen a los cromosomas (**FIGURA 9-8b,c**).

Recuerda que la duplicación de los cromosomas ocurre durante la fase S de la interfase. Por tanto, cuando empieza la mitosis cada cromosoma consta ya de dos cromátidas hermanas unidas por el centrómero. Durante la profase, los cromosomas duplicados se enroscan y condensan. Además, se desensambla y desaparece el nucleolo, un organelo del núcleo donde se unen los ribosomas.

Después de que los cromosomas duplicados se condensan, comienzan a formarse los **microtúbulos del huso**. En las células animales, los microtúbulos del huso se originan en una región en la que se encuentra un par de estructuras que contienen microtúbulos, los **centríolos**. Durante la interfase, se forma un nuevo par de centríolos cerca del par previo. En la profase, los pares de centríolos migran a los lados opuestos del núcleo (*véase* la figura 9-8b). Cuando la célula se divide, cada célula hija recibirá un par de centríolos. Cada par de centríolos funge como punto central desde el cual irradian los microtúbulos del huso tanto adentro como fuera del núcleo y al exterior, a la membrana plasmática. Estos puntos se llaman *polos del huso* (*véase* la figura 9-8c). Aunque las células de plantas, hongos, muchas algas y ciertas moscas de la fruta mutantes no contienen centríolos, de todos modos forman husos funcionales en la división mitótica, lo que prueba que no se requieren los centríolos para que se forme el huso.

Cuando los microtúbulos del huso se forman en una canasta completa alrededor del núcleo, la envoltura nuclear se desensambla y desaparece y salen los cromosomas duplicados. Cada cromátida hermana tiene una estructura proteica en su centrómero, el llamado **cinetocoro**. En cada cromosoma duplicado los cinetocoros de las cromátidas hermanas se unen espalda con espalda, dando el frente a los lados opuestos. El cinetocoro de una cromátida hermana se une a los extremos de los microtúbulos del huso que llevan a un polo de la célula, mientras el cinetocoro de la otra cromátida hermana se une a los microtúbulos del huso que llevan al polo contrario de la célula (*véase* la figura 9-8c). Los microtúbulos que se unen a los cinetocoros se llaman *microtúbulos de los cinetocoros*, para distinguirlos de los microtúbulos que no se unen al cinetocoro (*véase infra*). Más adelante, cuando las cromátidas hermanas se separan en la mitosis, los nuevos cromosomas independientes se mueven por los microtúbulos del cinetocoro a los polos opuestos.

Otros microtúbulos del huso, llamados microtúbulos polares, no se unen a los cromosomas, sino que tienen extremos libres que se sobreponen en la célula del ecuador. Como veremos, en la mitosis los microtúbulos polares alejan los polos del huso.

Durante la metafase, los cromosomas se alinean en el ecuador de la célula

Al final de la metafase, los dos cinetocoros de cada cromosoma duplicado se conectan a los microtúbulos del huso que conduce a los polos opuestos de la célula. Como resultado, cada cromosoma duplicado está conectado a los dos polos del huso. Durante la **metafase** (la "etapa media"), los dos cinetocoros de un cromosoma duplicado emprenden un "juego de estira y afloja". Los microtúbulos se alargan o se acortan hasta que todos los cromosomas se alinean a lo largo del ecuador de la célula, con cada cinetocoro orientado hacia uno de los polos (**FIGURA 9-8d**).

Durante la anafase, las cromátidas hermanas se separan y son atraídas hacia los polos opuestos de la célula

Al comienzo de la **anafase** (**FIGURA 9-8e**), las cromátidas hermanas se separan y se convierten en cromosomas hijos independientes. Con esta separación, proteínas motrices de cada cinetocoro atraen los cromosomas hasta el polo, al tiempo que carcomen el extremo del microtúbulo unido, con lo que se acorta (un mecanismo que recibe el apropiado sobrenombre de *movimiento Pac-Man*). Uno de los dos cromosomas hijos derivado de cada cromosoma original se mueve a cada polo de la célula. Como los cromosomas hijos son copias idénticas de los cromosomas originales, cada agrupamiento de cromosomas que se forma en los polos opuestos de la célula contiene una copia de todos los cromosomas que estaban en la célula progenitora.

Casi al mismo tiempo, los microtúbulos polares que provienen de cada polo se unen unos con otros en donde se superponen en el ecuador. A continuación, estos microtúbulos polares se alargan simultáneamente y se empujan, lo cual fuerza a los polos a alejarse y la célula adquiere una forma ovalada (*véase* la figura 9-8e).

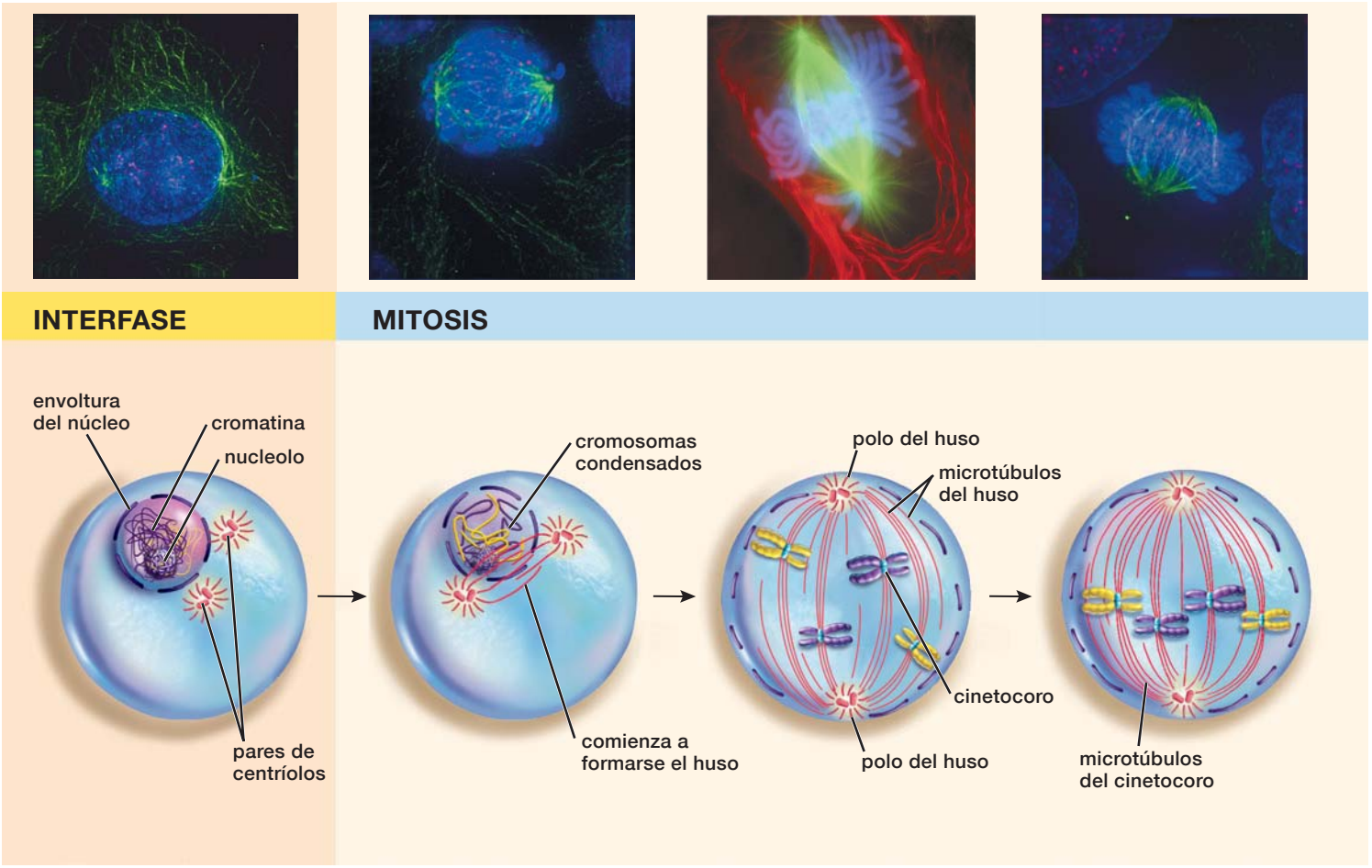
Durante la telofase se forman envolturas nucleares alrededor de los dos grupos de cromosomas

Cuando los cromosomas alcanzan los polos, comienza la **telofase** (la "etapa final"; **FIGURA 9-8f**). Los microtúbulos del huso se desensamblan y desaparecen y se forma una envoltura nuclear alrededor de cada grupo de cromosomas. Los cromosomas vuelven a su estado extendido y empiezan a formarse los nucleolos. En la mayoría de las células, la citocinesis ocurre durante la telofase, cuando se aíslan los núcleos en su propia célula hija (**FIGURA 9-8g**).

Durante la citocinesis, el citoplasma se divide entre dos células hijas

En las células animales, los microfilamentos unidos a la membrana plasmática forman un anillo alrededor del ecuador de la célula (*véase* la figura 9-8f). Durante la citocinesis, el anillo se contrae y constriñe el ecuador de la célula, de manera parecida a como el cordón de unos pantalones deportivos aprieta la cintura cuando se tira de él (*véase* la figura 9-8g). Eventualmente, la "cintura" se constriñe completamente y divide el citoplasma en dos nuevas células hijas (**FIGURA 9-8h**).

La citocinesis de las células vegetales es muy diferente, quizá porque sus paredes rígidas hacen imposible que se di-



(a) Interfase tardía Los cromosomas duplicados se encuentran en estado extendido y suelto, mientras que los centríolos duplicados permanecen conglomerados.

(b) Profase inicial Los cromosomas se condensan y acortan. Empiezan a formarse microtúbulos del huso entre los pares separados de centríolos.

(c) Profase tardía El nucleolo se desensambla y desaparece. La envoltura nuclear se desensambla; algunos microtúbulos del huso se unen al cinetocoro (azul) de cada cromátida hermana.

(d) Metafase Los microtúbulos del cinetocoro alinean los cromosomas en el ecuador de la célula

▲ **FIGURA 9-8 División mitótica en una célula animal**

PREGUNTA ¿Cuáles serían las consecuencias si un grupo de cromátidas hijas no se separaran en la anafase?

vida una célula en dos por opresión de la cintura. En cambio, vesículas llenas de carbohidratos, que brotan del aparato de Golgi, se alinean a lo largo del ecuador de la célula entre los dos núcleos (**FIGURA 9-9**). Las vesículas se fusionan y producen una estructura llamada **placa celular**, que es como un saco aplanado, rodeado por membrana y lleno de carbohidratos pegajosos. Cuando se fusionan suficientes vesículas, las orillas de la placa celular se unen con la membrana plasmática en la circunferencia de la célula. Los dos lados de la membrana de la placa forman nuevas membranas plasmáticas entre las dos células hijas. Los carbohidratos que estaban en las vesículas se quedan entre las membranas plasmáticas como parte de la pared celular.

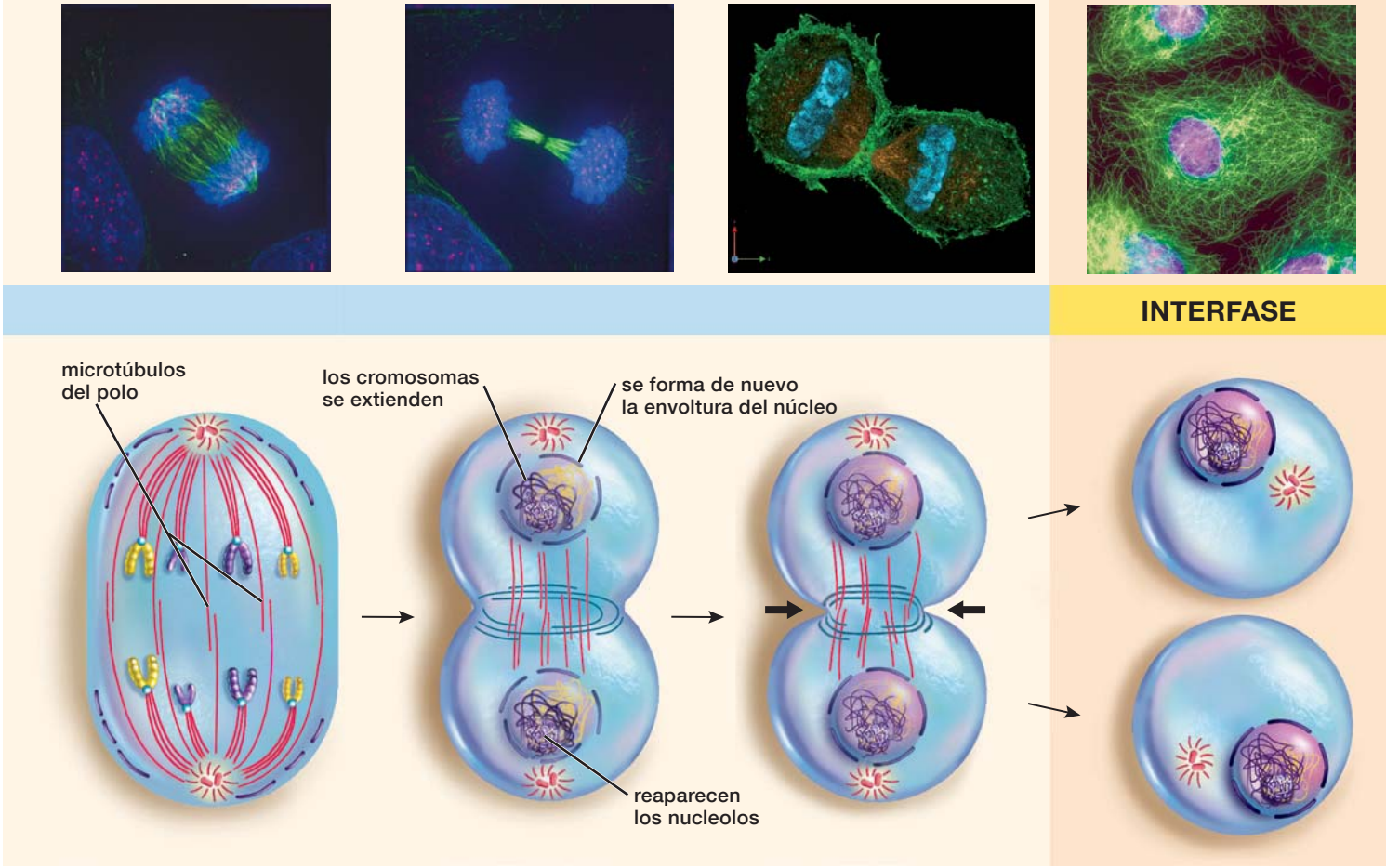
Luego de la citocinesis, las células eucariontes entran en G_1 de la interfase, con lo que completan el ciclo celular.

Estudio de caso continuación

Que pasen los clones

La división mitótica es esencial para la clonación, porque la mitosis produce núcleos hijos que son genéticamente idénticos al progenitor. Por tanto, los núcleos tomados de casi toda célula de Missy o Scamper producirán clones genéticamente idénticos a su respectivo "donador de núcleo" perro o caballo. Veremos con mayor detalle la clonación en el apartado "Investigación científica: Copias al carbón: la clonación en la naturaleza y en el laboratorio", de las páginas 156-157.

BioFlix™ Mitosis (disponible en inglés)

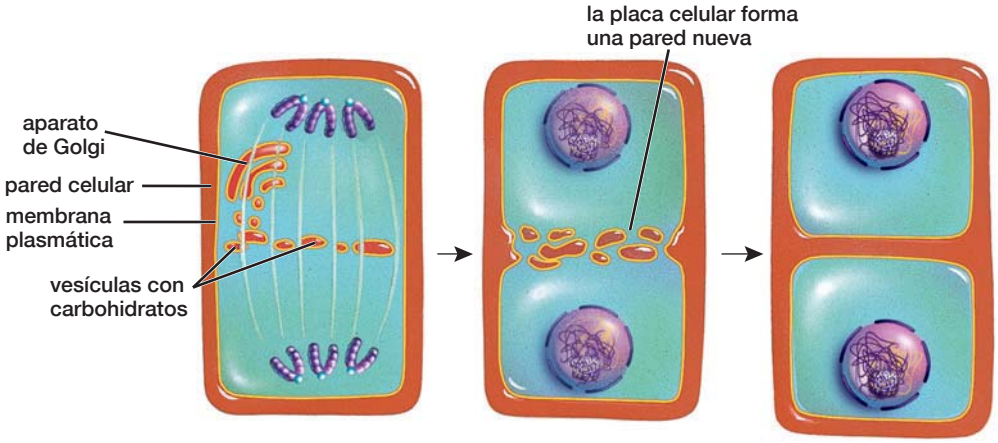


(e) Anafase
Las cromátidas hermanas se separan y se mueven a los polos opuestos de la célula. Los microtúbulos apartan los polos.

(f) Telofase
Un juego de cromosomas llega a cada extremo y comienza a extenderse; comienzan a formarse envolturas nucleares; empiezan a reaparecer nucleolos, los microtúbulos del huso comienzan a desensamblarse, alrededor del ecuador se forman los anillos de los microfilamentos.

(g) Citocinesis
El anillo de los microfilamentos se contrae y divide la célula en dos, cada célula hija recibe un núcleo y alrededor de la mitad del citoplasma.

(h) Interfase de las células hijas
Los husos se desensamblan y desaparecen. Se forman envolturas nucleares intactas y los cromosomas se extienden por completo.



❶ Vesículas con carbohidratos brotan del aparato de Golgi y pasan al ecuador de la célula.

❷ Las vesículas se fusionan y forman una nueva pared celular (rojo) y una nueva membrana plasmática (amarillo) entre las células hijas.

❸ Separación completa de las células hijas.

◀ **FIGURA 9-9 Citocinesis en una célula vegetal**

Investigación científica

Copias al carbón: la clonación en la naturaleza y en el laboratorio

La palabra "clonación" trae a la mente imágenes, lo mismo de la oveja Dolly que de la serie de *La guerra de las galaxias: el ataque de los clones*, pero, sin hacer ruido, la naturaleza ha producido clones durante cientos de millones de años. ¿Cómo se producen los clones en la naturaleza o en el laboratorio? ¿Por qué la clonación es un tema tan polémico? ¿Por qué se incluye la clonación en un capítulo sobre división celular?

La clonación en la naturaleza: la función de la división mitótica

Empecemos por la última pregunta. Como sabes, hay dos tipos de división celular: la mitosis y la meiosis. La reproducción sexual se basa en la división meiótica, la producción de gametos y la fecundación, y normalmente el resultado son descendientes genéticamente únicos. En contraste, la reproducción asexual (*véase* la figura 9-2) se basa en la división mitótica. Como la división mitótica produce células hijas que son genéticamente idénticas a la célula madre, los descendientes creados por división asexual son genéticamente idénticos a sus progenitores: son clones.

Clonación de las plantas: aplicación acostumbrada en la agricultura

Los seres humanos nos hemos dedicado al negocio de la clonación desde mucho antes de lo que crees. Tomemos por ejemplo las naranjas California con ombligo, también conocidas como naranjas sin semilla, bahianas o navelinas, que no producen semillas. ¿Cómo se reproducen sin semillas? Estos naranjos se propagan cortando un trozo del tallo de un árbol adulto, que se injerta en la parte superior de las raíces de un naranjo con semillas. Por tanto, las células de las partes aéreas y frutales del árbol son clones del tallo del naranjo. Todas estas naranjas proceden de un único brote mutante de un naranjo descubierto en Brasil a comienzos del siglo XIX y que desde entonces se ha propagado en forma asexual. Dos naranjos de este tipo fueron llevados de Brasil a Riverside, California, en la década de 1870, ¡y todavía queda uno! Todos los naranjos que producen naranjas sin semilla son clones de esos dos árboles.

Clonación de mamíferos adultos

En la década de 1950, John Gurdon y sus colaboradores destruyeron núcleos de óvulos de rana e insertaron núcleos nuevos, tomados de células de embriones de ranas. Algunas de las células producidas se desarrollaron como ranas completas. Para la década de 1990, varios laboratorios habían clonado mamíferos con núcleos de embriones, pero fue hasta 1996 que el doctor Ian Wilmut, del Roslin Institute (Instituto Roslin) de Edimburgo, Escocia, clonó el primer mamífero adulto, la famosa Dolly (**FIGURA E9-1**).

En la agricultura es importante clonar adultos porque sólo en ellos podemos ver los rasgos que queremos propagar (como la producción de leche en las vacas o la velocidad y potencia de los caballos). Todos los rasgos valiosos del adulto que están determinados genéticamente se expresarán también en todos los clones. La clonación de embriones no sería útil, porque las células embrionarias se habrían reproducido de sexualmente y por lo regular no se sabe si el embrión tiene rasgos deseables.

También la clonación de adultos es esencial para algunas aplicaciones médicas. Supongamos que una compañía farmacéutica produjo por ingeniería genética (*véase* el capítulo 13) una vaca que segrega con la leche una molécula valiosa, digamos, un antibiótico. Estas técnicas son sumamente caras y mientras que unas aciertan, otras fracasan, de modo que la compañía produciría apenas una sola vaca redituable. Entonces, esta vaca sería clonada hasta tener un rebaño completo de vacas productoras de antibióticos. Ya hay vacas clonadas que producen más leche o carne y cerdos especiales para donar órganos a seres humanos.

La clonación también serviría para rescatar especies en peligro crítico de extinción, muchas de las cuales no se reproducen bien en los zoológicos. Como explica Richard Adams de la Texas A&M University (Universidad A&M en Texas): "En cuestión de un par de años se podría repoblar el mundo [con la especie en peligro de extinción]. La clonación no es una actividad trivial".

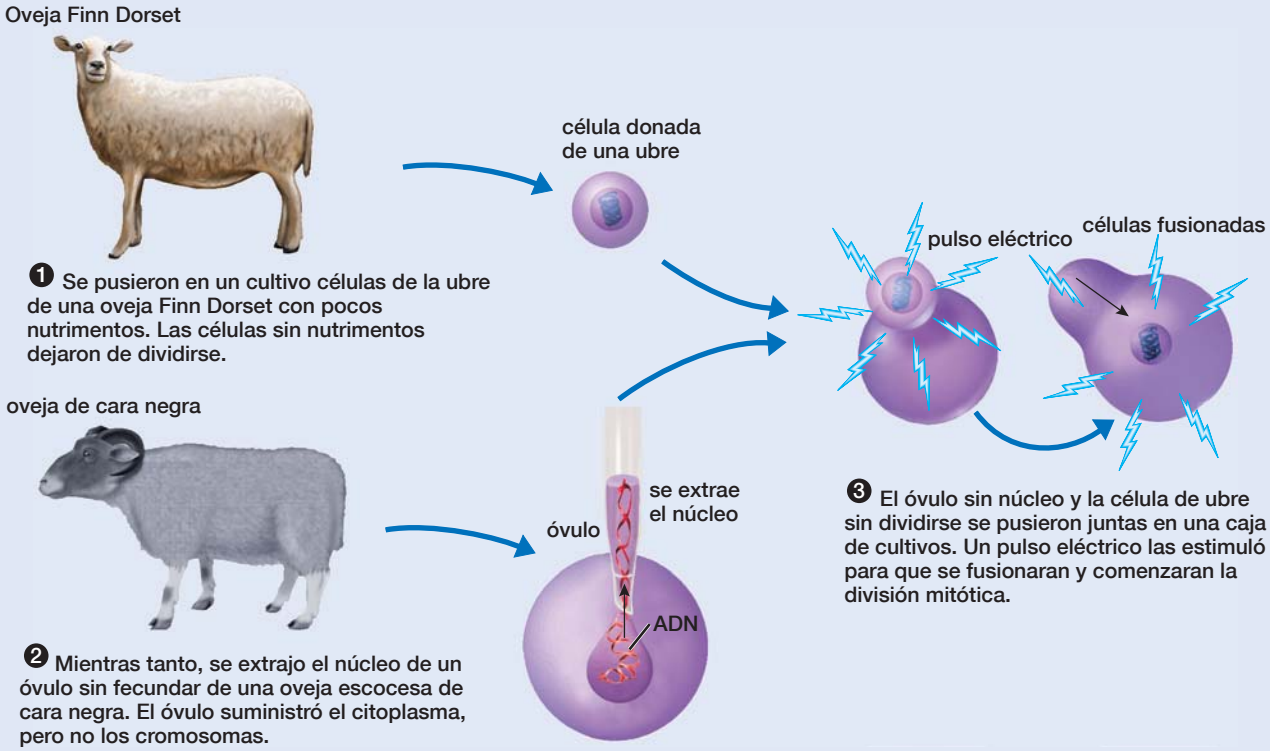
Clonación: una tecnología imperfecta

Por desgracia, la clonación de mamíferos no es eficiente y está plagada de dificultades. Un óvulo se somete a un trauma grave si se extirpa o destruye el núcleo y se inserta uno nuevo (*véase* la figura E9-1). Muchas veces, el óvulo muere. Se pierden las moléculas del citoplasma que no se necesitan para controlar el desarrollo o se desplazan a los lugares incorrectos, así que aun si el óvulo sobrevive y se divide, es posible que no se desarrolle apropiadamente. Si los óvulos se desarrollan y se convierten en embriones viables, hay que implantarlos en el útero de una madre sustituta. Y si el clon sobrevive a la gestación y el parto, puede tener defectos; en particular, deformaciones de la cabeza, los pulmones o el corazón. Dado el alto índice de fracasos, se necesitaron 277 pruebas para producir a Dolly y más de mil embriones implantados en 123 perras para producir a Snuppy... clonar mamíferos es una propuesta cara.

Es más, algunos clones "exitosos" tienen defectos ocultos; por ejemplo, Dolly tuvo artritis a los cinco años y medio y se le practicó la eutanasia a los seis y medio por una enfermedad pulmonar grave, así que sus problemas se presentaron en una edad relativamente corta (la vida promedio de una oveja es de 11 a 16 años), aunque nadie sabe si dichos problemas se debieron a que era un clon.

El futuro de la clonación

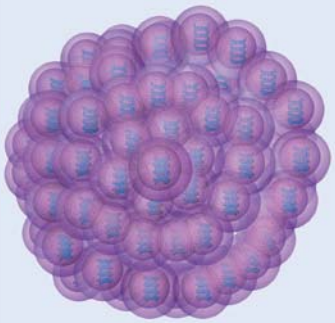
Actualmente la moderna tecnología de clonación ha tenido éxito al clonar perros, vacas, gatos, ovejas, caballos y otros animales. A medida que la clonación se hace más común, también suscita preguntas éticas. Casi nadie objeta a la clonación de las naranjas California y pocos rechazarían antibióticos u otros productos medicinales de ganado clonado, pero algunos piensan que clonar mascotas es un lujo frívolo, especialmente si se piensa que, sólo en Estados Unidos, cada año se sacrifican casi 10 millones de perros y gatos. Al final del capítulo, en el apartado "Estudio de caso otro vistazo: Que pasen los clones", reflexionaremos brevemente acerca de la clonación de seres humanos.



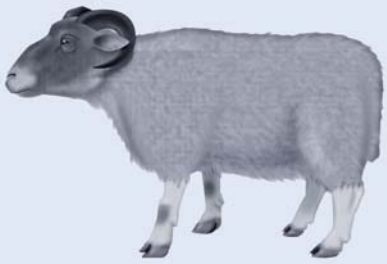
❶ Se pusieron en un cultivo células de la ubre de una oveja Finn Dorset con pocos nutrimentos. Las células sin nutrimentos dejaron de dividirse.

❷ Mientras tanto, se extrajo el núcleo de un óvulo sin fecundar de una oveja escocesa de cara negra. El óvulo suministró el citoplasma, pero no los cromosomas.

❸ El óvulo sin núcleo y la célula de ubre sin dividirse se pusieron juntas en una caja de cultivos. Un pulso eléctrico las estimuló para que se fusionaran y comenzaran la división mitótica.



❹ La célula se dividió y formó un embrión compuesto por una esfera de células.



❺ La esfera de células se implantó en el útero de otra oveja de cara negra.

❻ La oveja de cara negra parió a Dolly, una hembra de cordero Finn Dorset, una gemela genética de la oveja Finn Dorset.

▲ FIGURA E9-1 **La creación de Dolly**

9.6 ¿CÓMO SE CONTROLA EL CICLO CELULAR?

Algunas células, como las del revestimiento del estómago, se dividen durante toda la vida del organismo. Otras se dividen en reacción a ciertos estímulos, como el daño a un tejido o una infección. Otras más (como casi todas las células del cerebro, corazón y músculos esqueléticos) nunca se dividen en un adulto. La división celular está regulada por un número increíble de moléculas, que todavía no han sido identificadas ni estudiadas por completo. No obstante, algunos principios genéticos se aplican a los ciclos celulares de la mayor parte de las células eucariontes.

Las actividades de enzimas específicas impulsan el ciclo celular

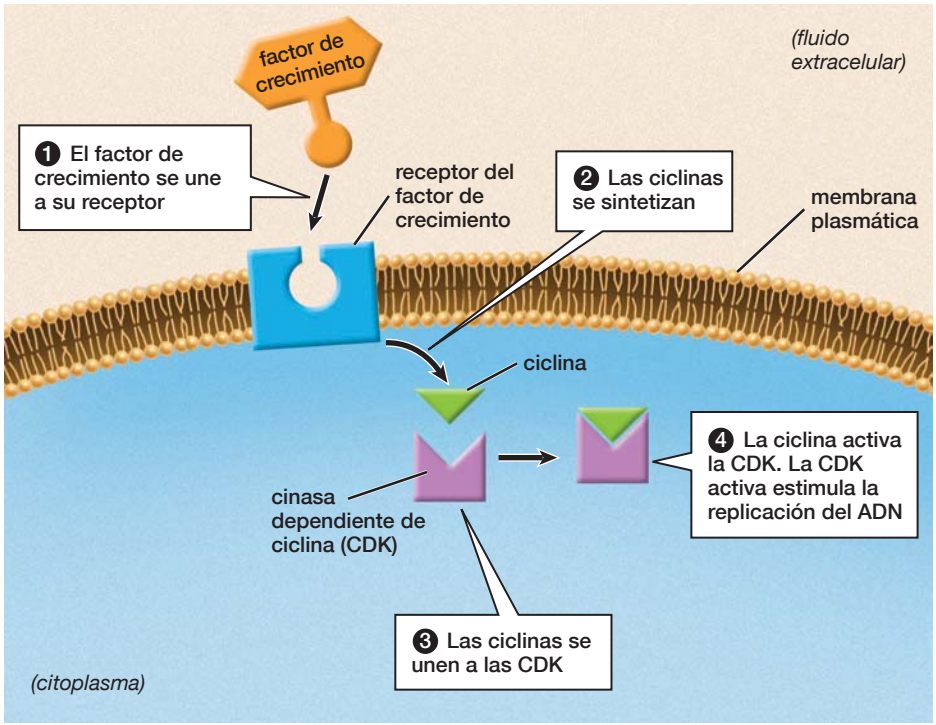
El ciclo celular está controlado por una familia de proteínas llamadas cinasas dependientes de ciclinas o, para abreviar, CDK. El nombre de estas proteínas se debe a dos características: en primer lugar, una cinasa es una enzima que fosforila (agrega un grupo fosfato) a otras proteínas, lo cual estimula o inhibe la actividad de la proteína blanco. En segundo lugar, son "dependientes de ciclinas" porque se activan sólo cuando se unen a una tercera proteína llamada ciclina. El nombre "ciclina" dice mucho de esta proteína: su concentración cambia con el ciclo celular y, de hecho, regula dicho ciclo.

El control normal del ciclo celular procede como sigue: la mayoría de las células de tu cuerpo se encuentran en la fase G_1 del ciclo celular. Una célula se divide sólo si recibe las señales de ciertas moléculas parecidas a hormonas llamadas *factores de crecimiento*. Por ejemplo, si te cortas la piel, se acumulan plaquetas (fragmentos celulares de la sangre que participan en la coagulación) en la herida y desprenden factores de crecimiento, incluidos el factor derivado de plaquetas y el factor de crecimiento epidérmico. Estos factores de crecimiento se unen a receptores en la superficie de células que están en las capas profundas de la piel (**FIGURA 9-10** ❶). Cuando se estimula una célula en G_1 por los factores de crecimiento, sintetiza proteínas ciclinas (**FIGURA 9-10** ❷) que se unen a CDK específicas (**FIGURA 9-10** ❸). A continuación, el complejo CDK-ciclinas estimula la síntesis y la actividad de proteínas que se requieren para incitar la síntesis de ADN (**FIGURA 9-10** ❹). Así, la célula entra en fase S y replica su ADN. Al terminar la replicación del ADN, otras CDK se activan en G_2 para que la célula pase a la siguiente fase, la mitosis, en la cual los cromosomas se condensan, se desensambla la envoltura nuclear, se forma el huso y se unen los cromosomas a los microtúbulos del huso. Por último, otras CDK estimulan procesos en los que las cromátidas hijas se separan en cromosomas individuales y se mueven a los polos opuestos de la célula en la anafase.

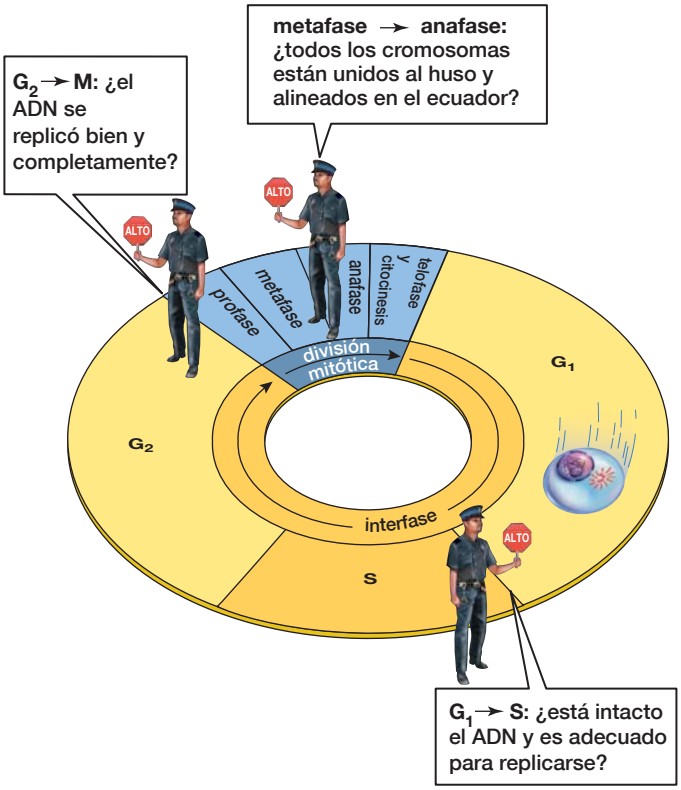
¿Te has preguntado…

por qué los perros se lamen las heridas?

Los perros, como casi todos los mamíferos (incluyendo a los seres humanos), producen grandes cantidades del factor de crecimiento de la epidermis (FCE) en la saliva. Cuando un perro se lame una herida, no sólo limpia la suciedad que pudiera haber entrado en la cortada, sino que también deja FCE. Éste acelera la síntesis de ciclinas, lo que estimula la división de las células que regeneran la piel. Esto ayuda a sanar la herida más rápidamente.


factor de crecimiento
(fluido extracelular)
❶ El factor de crecimiento se une a su receptor
receptor del factor de crecimiento
❷ Las ciclinas se sintetizan
membrana plasmática
ciclina
❹ La ciclina activa la CDK. La CDK activa estimula la replicación del ADN
cinasa dependiente de ciclina (CDK)
❸ Las ciclinas se unen a las CDK
(citoplasma)

▶ **FIGURA 9-10 Los factores de crecimiento estimulan la división celular** El progreso del ciclo celular está bajo el control general de las ciclinas y las cinasas dependientes de ciclinas (CDK). En casi todos los casos, los factores de crecimiento estimulan la síntesis de las proteínas ciclinas, lo que activa las CDK y estimula una cascada de eventos que desembocan en la replicación del ADN y en la división de la célula.



▲ **FIGURA 9-11 Control del ciclo celular** Tres puntos de control o verificación principales regulan las transiciones de una célula entre fases del ciclo: (1) G_1 a S, (2) G_2 a mitosis (M) y (3) metafase a anafase.

Puntos de control o verificación regulan el progreso del ciclo celular

Sin regulación, la división celular puede ser peligrosa. Si una célula tiene mutaciones en su ADN o si las células hijas reciben demasiados o muy pocos cromosomas, estas últimas pueden morir o volverse cancerosas. Para prevenirlo, el ciclo celular en eucariontes tiene tres importantes **puntos de control o verificación** (FIGURA 9-11). En cada punto, complejos proteicos de la célula determinan si ésta cumplió una fase específica del ciclo:

- **G_1 a S:** ¿el ADN de la célula está intacto y es adecuado para replicarse?
- **G_2 a mitosis:** ¿el ADN se replicó bien y completamente?
- **Metafase a anafase:** ¿todos los cromosomas están unidos al huso y alineados en el ecuador?

Las proteínas de verificación regulan la producción de ciclinas o la actividad de las cinasas dependientes de ciclinas, de modo que regulan el paso de una fase a otra del ciclo celular. Un control incorrecto de la verificación es una causa importante de cáncer, como veremos en el apartado "De cerca: El control del ciclo celular y su participación en el cáncer", de las páginas 160 y 161.

9.7 ¿POR QUÉ TANTOS ORGANISMOS SE REPRODUCEN SEXUALMENTE?

Hay una cantidad de organismos muy exitosos que se reproducen asexualmente. Por ejemplo, los mohos *Penicillium* (que sintetizan la penicilina) y *Aspergillus niger* (los cuales se usan para la manufactura comercial de vitamina C) se reproducen por medio de mitosporas, que son nubes de células diminutas producidas por mitosis, y nunca se ha observado que se reproduzcan sexualmente. El pasto y hierbas de tu jardín se reproducen mediante brotes de plantas nuevas por el tallo o la raíz. Algunos, como el pasto de Kentucky o el diente de león, incluso dan flores que producen semillas sin haber sido fertilizadas. Sin duda, la reproducción asexual debe funcionar muy bien.

Entonces, ¿por qué casi todos los eucariontes, incluyendo pastos y diente de león se reproducen también sexualmente? Como veremos, la mitosis sólo produce clones de descendientes genéticamente idénticos. Por el contrario, en la reproducción sexual se barajan los genes para producir descendientes únicos desde el punto de vista genético. La presencia casi universal de la reproducción sexual es una prueba de la enorme ventaja evolutiva que confiere a una especie el intercambio del ADN entre sus individuos.

Estudio de caso continuación

Que pasen los clones

Pensemos en una planta diente de león que produce semillas sin acudir a la reproducción sexual. Ese diente de león y todos sus descendientes serán genéticamente idénticos unos a otros (salvo por las mutaciones) y es probable que sean un poco diferentes que los demás dientes de león e incapaces de compartir sus genes con otros. Quizá en tu propio jardín tienes estas "microespecies" clonadas.

Las mutaciones del ADN son el origen último de la variación genética

Como veremos en el capítulo 11, la fidelidad de la replicación del ADN disminuye al mínimo los errores, pero de cualquier modo ocurren cambios en el ADN que producen mutaciones. Casi todas las mutaciones son neutras o perjudiciales, y son la materia prima para la evolución. Las mutaciones de los gametos pueden pasar a los descendientes y convertirse en parte de la composición genética de la especie. Estas mutaciones forman **alelos**, que son formas alternativas de un gen, las cuales producen diferencias en una estructura o función: como el cabello negro, castaño o rubio de los seres humanos o las variaciones en los cantos de apareamiento de las ranas. Como vimos, casi todos los organismos eucariontes son diploides, es decir, contienen pares de cromosomas homólogos. Los cromosomas homólogos poseen los mismos genes, pero cada homólogo puede tener los mismos alelos de unos genes y alelos distintos de otros genes (FIGURA 9-12). En el capítulo 10 explo-

De cerca *El control del ciclo celular y su participación en el cáncer*

Como explicamos en la sección 9.6, el ciclo de la célula está rígidamente controlado. Tanto durante el desarrollo embrionario como durante el mantenimiento y reparación del organismo adulto, la sucesión del ciclo celular está regulado principalmente por dos procesos interactuantes: (1) la producción y las reacciones a los factores de crecimiento, que aceleran el ciclo, y (2) los puntos de control o verificación de la célula que detienen el ciclo si surgen problemas como mutaciones del ADN o falta de alineación de los cromosomas. Casi todas las formas de cáncer son el resultado de que falle alguno de estos procesos.

Muchas moléculas controlan el ciclo celular; aquí nos enfocaremos en las proteínas producidas por dos tipos importantes de genes, llamados oncogenes y genes supresores de tumores. Primero vamos a examinar su función en el control del ciclo celular normal y luego exploraremos cómo los oncogenes y los genes supresores defectuosos llevan al cáncer. Por la importancia del punto de control o verificación G_1 a S en el cáncer, vamos a exponer únicamente los efectos en este punto.

Control normal del punto de verificación G_1 a S

Protooncogenes

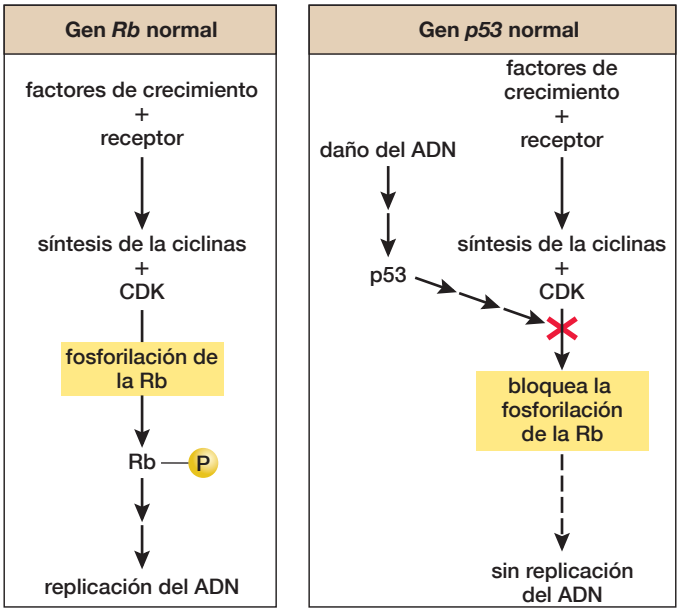
Todo gen cuyo producto proteico favorezca la división mitótica de las células se llama protooncogén. Los genes de factores de crecimiento, receptores de factores de crecimiento y algunas ciclinas y CDK son protooncogenes. En casi todos los casos, la marcha del ciclo celular comienza cuando una proteína estimulante del crecimiento, como el factor de crecimiento epidérmico (FCE) se une a un receptor en la superficie de una célula (*véase* la figura 9-10). Esto estimula la síntesis de ciclinas, que se unen a las CDK y las activan. Así, estos protooncogenes son esenciales para el control normal del ciclo celular. En breve vamos a examinar lo que ocurre cuando un protooncogén muta y se convierte en un oncogén.

Genes supresores de tumores

Los productos proteicos de los genes supresores de tumores previenen la división celular incontrolada y la producción de células hijas con ADN mutado, que son elementos comunes de los tumores. Examinemos la actividad de las proteínas producidas por dos importantes genes supresores de tumores: la *Rb* y la *p53* (seguiremos la convención habitual de poner en cursivas los genes [*Rb*] y en redondas las proteínas [Rb]).

Recuerda que las CDK regulan la actividad de otras proteínas al agregarles un grupo fosfato. Una de tales proteínas es Rb. Normalmente, Rb inhibe la transcripción de varios genes cuyos productos proteicos se requieren para la síntesis del ADN. La fosforilación de Rb por las CDK suprime esta inhibición en la fase G_1 del ciclo celular, con lo que la célula pasa a la fase S y duplica su ADN (**FIGURA E9-2a**). Esta concatenación de sucesos, de la estimulación de los factores de crecimiento a la fosforilación de la Rb, asegura que el ciclo celular empiece únicamente si el organismo lo necesita.

Otra proteína supresora tumoral, llamada p53 (una proteína con un peso molecular de 53 mil), vigila la integridad del ADN de la célula y regula indirectamente la actividad de la Rb. Las células sanas, con el ADN intacto, contienen poco p53; en cambio, cuando el ADN está dañado (por ejemplo, por los rayos ultravioleta de la luz solar), aumentan las concentraciones de p53. La proteína p53 estimula la expresión de proteínas que inhiben las CDK. Si éstas se inhiben, la Rb no se fosforila y se bloquea la síntesis de ADN, lo que impide que la célula produzca hijas con ADN dañado (**FIGURA E9-2b**). La p53 también estimula la síntesis de enzimas reparadoras del ADN. Cuando se repara el ADN, las concentraciones de p53 disminuyen, las CDK se activan, la Rb se fosforila y la célula entra en la fase S. Si el ADN no se repara, la p53 incita una forma especial de muerte celular llamada apoptosis, en la que la célula corta su ADN y, de hecho, se suicida.



(a) Operación normal del punto de control o verificación de G_1 a S

(b) El daño del ADN impide el paso por el punto de control o verificación de G_1 a S

▲ **FIGURA E9-2 Control de la transición de G_1 a S** **(a)** La proteína Rb inhibe la síntesis del ADN. Hacia el final de la fase G_1, aumentan las concentraciones de ciclinas, lo cual activa las CDK, que agregan un grupo fosfato a la proteína Rb. La Rb fosforilada deja de inhibir la síntesis del ADN, así que la célula pasa a la fase S. **(b)** El ADN dañado estimula un incremento de las concentraciones de la proteína p53, lo que excita una cascada de sucesos que inhiben las CDK y, con ello, evitan que la célula entre en la fase S hasta que el ADN no haya sido reparado.

El control defectuoso del punto de control o verificación G_1 a S puede producir células cancerosas

Oncogenes

Una mutación puede convertir un protooncogén inocuo y esencial en un oncogén que causa cáncer (*oncogén* quiere decir "que causa cáncer"). Por ejemplo, los receptores mutados del factor de crecimiento pueden quedar "encendidos" todo el tiempo, independientemente de la presencia o ausencia de un factor de crecimiento (FIGURA E9-3a). Las mutaciones de los genes de las ciclinas pueden hacer que éstas se sinteticen de manera continua y acelerada, sin tener en cuenta la actividad de los factores de crecimiento (*véase* la figura E9-3a). En cualquier caso, una célula puede saltar por el punto de control o verificación G_1 a S y dividirse mucho más de lo que debiera. Desde luego, una división celular rápida y descontrolada es una de las características distintivas de las células cancerosas.

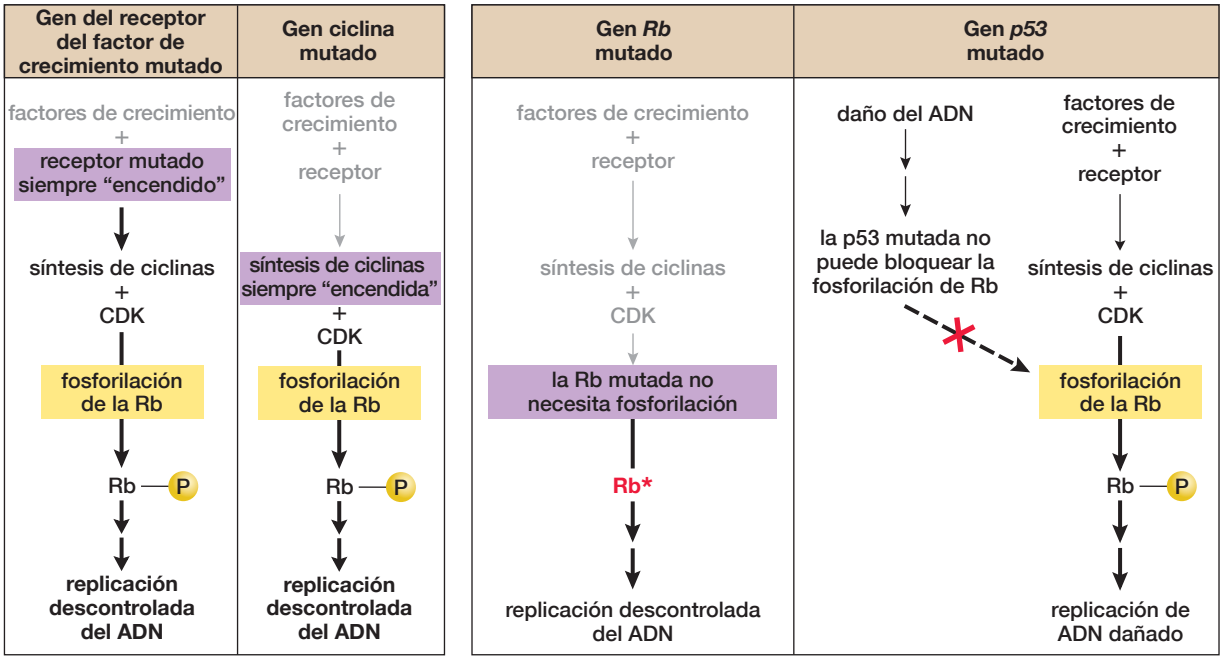
Genes supresores de tumores inactivos

Muchos carcinógenos mutan los genes *Rb* o *p53*, de modo que las proteínas que codifican no realicen sus funciones (FIGURA E9-3b). La Rb mutada imita a la Rb fosforilada, lo cual produce una síntesis descontrolada del ADN. La p53 mutada queda inactiva, de modo que las CDK siguen activas, se fosforila Rb y se permite la replicación del ADN (*véase* la figura E9-3b). Con cualquier mutación, prosigue la replicación, esté o no esté dañado el ADN. No es de sorprender que alrededor de la mitad de todos los cánceres (como los tumores de mama, pulmón, cerebro, páncreas, vejiga, estómago y colon) tengan mutaciones en el gen *p53*. Muchos otros, como los tumores del ojo (retinoblastoma, de donde viene el nombre *Rb*), de pulmón, mama y vejiga, tienen un gen *Rb* mutado.

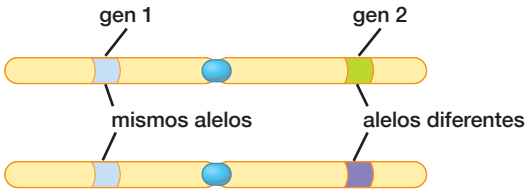
De la célula mutada al cáncer

¿Los oncogenes sobreactivos o los genes supresores tumorales inactivos, y el ADN mutado que suele acompañarlos, condenan a una persona a padecer cáncer? No forzosamente. Muchas mutaciones hacen que la superficie de una célula les "parezca extraña" a las células del sistema inmune, que proceden a eliminarla. Pero a veces, una célula renegada sobrevive y se reproduce. Como la división celular mitótica transmite fielmente la información genética de una a otra célula, las descendientes de la célula cancerosa original serán también cancerosas.

¿Por qué la ciencia médica, que ha tenido éxito sobre la viruela, las paperas y un cúmulo de otras enfermedades, tiene tantas dificultades para curar el cáncer? Porque tanto las células cancerosas como las normales usan la misma maquinaria para la división celular, de modo que los tratamientos que lentifican la multiplicación de las células cancerosas también inhiben el mantenimiento de partes esenciales del cuerpo, como el estómago, el intestino y la sangre. Los tratamientos selectivos y eficaces para el cáncer deben dirigirse exclusivamente a la división de las células cancerosas. Se han hecho grandes avances en el combate del cáncer, pero queda mucho por hacer.



▲ FIGURA E9-3 **Acciones de los oncogenes y los genes supresores de tumores** **(a)** Los oncogenes permiten la replicación del ADN y la división celular sin la estimulación de los factores de crecimiento. **(b)** Los genes supresores de tumores mutados de *Rb* (izquierda) permiten la replicación del ADN sin estimulación de los factores de crecimiento. Los genes supresores de tumores mutados *p53* (derecha) permiten la replicación del ADN dañado.



▲ **FIGURA 9-12 Los cromosomas homólogos pueden tener los mismos o diferentes alelos de genes individuales** Los dos homólogos tienen los mismos genes en los mismos lugares (loci). Los homólogos pueden tener el mismo alelo de un gen en cierto lugar (izquierda) y diferentes alelos de un gen en otro lugar (derecho).

raremos las consecuencias de tener genes apareados y más de un alelo de cada gen.

La reproducción sexual puede combinar alelos diferentes de los padres en un solo descendiente

Pensemos en un hipotético problema evolutivo: la coloración de camuflaje le sirve a un animal para evitar a un depredador sólo si se mantiene inmóvil a la vista de éste. Animales camuflados que no dejan de saltar y animales de colores brillantes que se pasman cuando aparece un depredador serán comidos con seguridad. ¿Cómo combina un animal la coloración de camuflaje y la inmovilidad? Supongamos que un pájaro que anida en el suelo tiene una coloración por arriba del promedio y otro pájaro de la misma especie se inmoviliza mejor. Combinar las dos características por medio de reproducción sexual podría dar descendientes capaces de evitar a los depredadores mejor que cualquiera de sus padres. Combinar rasgos útiles determinados genéticamente es una de las explicaciones de que la reproducción sexual esté tan extendida.

¿Cómo se combinan en la reproducción sexual rasgos de dos progenitores en un único descendiente? Como veremos adelante, la división meiótica produce células haploides que contienen una copia de cada cromosoma. En los animales, estas células haploides se convierten en gametos. Un espermatozoide haploide del animal A podría contener alelos que contribuyan a la coloración de camuflaje, y un óvulo haploide del animal B podría contener alelos que favorezcan la inmovilidad al primer signo de un depredador. La fusión de estos gametos produciría un animal con coloración de camuflaje que también se quede inmóvil cuando se acerca un depredador.

9.8 ¿CÓMO ES QUE LA DIVISIÓN MEIÓTICA PRODUCE CÉLULAS HAPLOIDES?

La clave de la reproducción sexual en los eucariontes es la meiosis, la producción de núcleos haploides de padres con cromosomas apareados.

La meiosis separa los cromosomas homólogos y produce núcleos diploides

En la división meiótica (meiosis seguida por citocinesis), cada célula hija recibe un miembro de cada par de cromosomas homólogos. Por tanto, la meiosis (que proviene de la palabra griega que significa "disminuir") reduce a la mitad el número de los cromosomas de una célula diploide. Por ejemplo, cada célula diploide de tu cuerpo contiene 23 *pares* de cromosomas; la división meiótica da por resultado óvulos o espermatozoides con 23 cromosomas, uno de cada par.

La meiosis evolucionó de la mitosis, así que muchas de las partes y acontecimientos de la meiosis se parecen o son idénticos en la mitosis. Sin embargo, la meiosis se distingue de la mitosis en un sentido importante: durante la meiosis, la célula pasa por *una* ronda de replicación de ADN seguida por *dos* divisiones del núcleo. Una ronda de replicación del ADN produce dos cromátidas en cada cromosoma duplicado. Como las células diploides tienen pares de cromosomas homólogos (con dos cromátidas por homólogo), una sola ronda de replicación del ADN crea cuatro cromátidas para cada tipo de cromosoma (**FIGURA 9-13a**).

La primera división de la meiosis (llamada meiosis I) separa los pares de homólogos y envía uno de cada par a cada uno de los dos núcleos hijos, con lo que se producen dos núcleos haploides. Ahora bien, cada homólogo sigue constando de dos cromátidas (**FIGURA 9-13b**).

Una segunda división (llamada meiosis II) separa las cromátidas y empaca una cromátida en cada uno de los otros dos núcleos hijos. Por tanto, al final de la meiosis hay cuatro núcleos haploides hijos, cada uno con una copia de cada cromosoma homólogo. Como cada núcleo se encuentra en una célula diferente, la división meiótica produce cuatro células haploides a partir de una célula diploide original (**FIGURA 9-13c**).

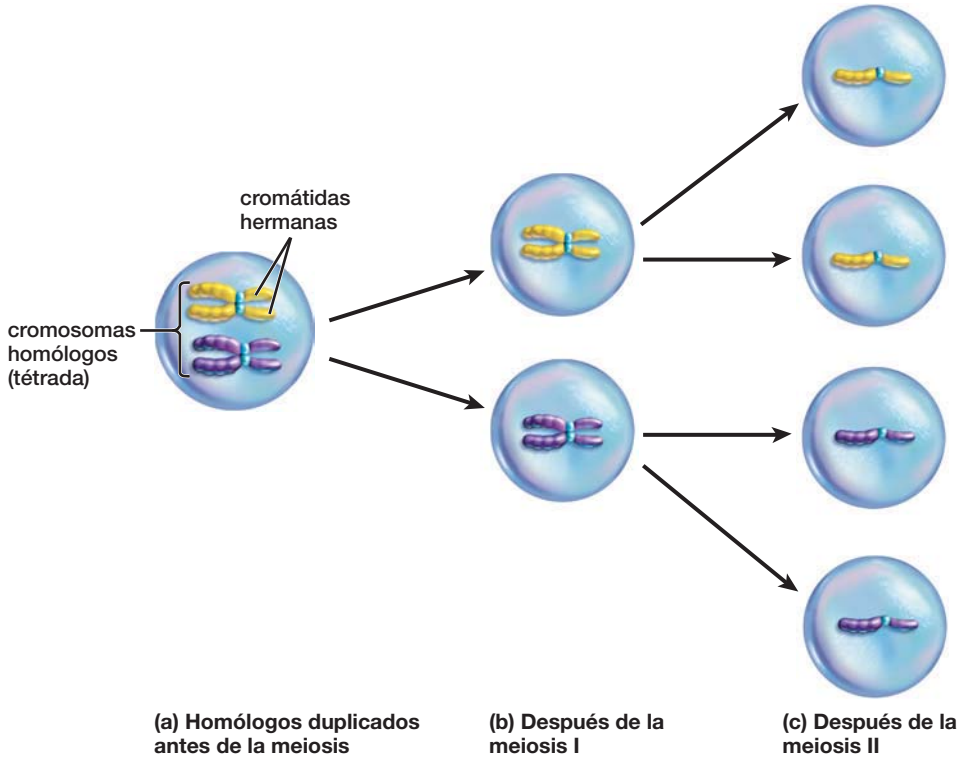
En las siguientes secciones revisaremos detalladamente las etapas de la meiosis.

La división meiótica seguida por la fusión de los gametos mantiene constante el número de cromosomas de generación en generación

¿Por qué es tan importante la división meiótica para la reproducción sexual? Pensemos en lo que ocurriría si los gametos del progenitor fueran diploides, como el resto de las células de los padres, con dos copias de cada cromosoma homólogo. La fecundación de células diploides del óvulo y el espermatozoide de la primera generación producirían una célula con cuatro copias de cada homólogo, lo que daría al descendiente el doble de cromosomas que sus padres. Los descendientes producirían gametos con cuatro copias de cada homólogo, de modo que sus células hijas tendrían ocho copias. La siguiente generación tendría 15 copias, etc. Después de pocas generaciones, las células tendrían cantidades enormes de ADN. Por otro lado, cuando un espermatozoide haploide se funde con un óvulo haploide, el descendiente resultante es diploide, tal como sus padres (**FIGURA 9-14**).

La meiosis I separa los cromosomas homólogos en dos núcleos haploides

Las fases de la meiosis llevan los mismos nombres que las fases aproximadamente equivalentes de la mitosis, seguidas por el nú-

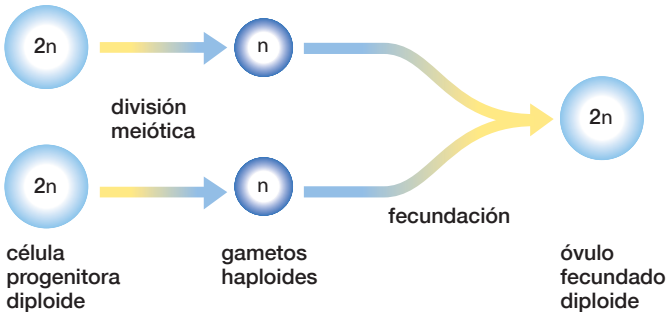

cromátidas hermanas
cromosomas homólogos (tétrada)
(a) Homólogos duplicados antes de la meiosis
(b) Después de la meiosis I
(c) Después de la meiosis II

◀ FIGURA 9-13 La meiosis reduce a la mitad el número de cromosomas **(a)** Ambos miembros de un par de cromosomas homólogos se duplican antes de la meiosis. **(b)** En la meiosis I, cada célula hija recibe un miembro de cada par de homólogos. **(c)** En la meiosis II, las cromátidas hijas se separan en cromosomas independientes y cada célula hija recibe uno de estos cromosomas.

mero I o II para distinguirlas de las dos divisiones nucleares que ocurren en la meiosis (FIGURA 9-15). En las descripciones siguientes, suponemos que hay una citocinesis junto con las divisiones nucleares. Como en la mitosis, los cromosomas se duplican en la interfase, antes de la meiosis, y las cromátidas hermanas de cada cromosoma se unen una a la otra en el centrómero, cuando comienza la meiosis.

Durante la profase I, los cromosomas homólogos se aparean e intercambian ADN

Durante la mitosis, los cromosomas homólogos se mueven de forma completamente independiente unos de otros. En cambio, en la profase I de la meiosis, los cromosomas homólogos se alinean formando una tétrada e intercambian segmentos de ADN (FIGURA 9-15a y FIGURA 9-16). A uno lo llamamos "homólogo materno" y al otro, "homólogo paterno", porque uno se hereda del organismo de la madre y el otro del organismo del padre.



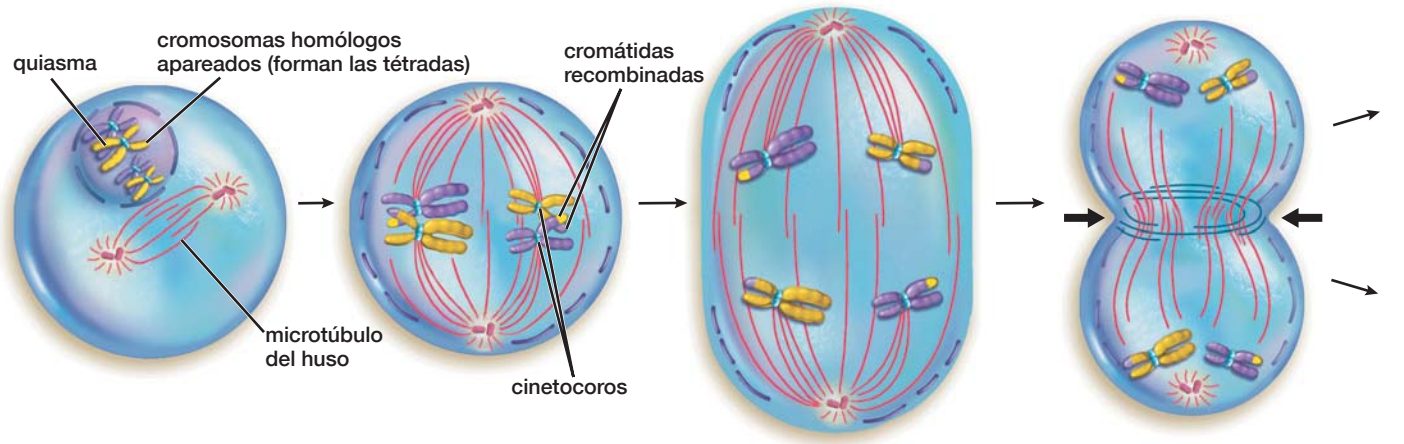
▲ FIGURA 9-14 La división meiótica es esencial para la reproducción sexual En la reproducción sexual, células reproductivas especializadas sufren meiosis para producir células haploides. En los animales, estas células se convierten en gametos (óvulos o espermatozoides). Cuando un óvulo es fecundado por un espermatozoide, el óvulo fecundado que se produce, el cigoto, vuelve a ser diploide.

Durante la profase I, las proteínas unen los homólogos materno y paterno para que se alineen exactamente a todo lo largo. A continuación, unas enzimas cortan el ADN de los homólogos apareados y pegan los extremos cortados, de forma que muchas veces se une parte de una de las cromátidas del homólogo materno con parte de una cromátida del homólogo paterno. Enseguida se separan las proteínas y enzimas de enlace y dejan cruces, o **quiasmas**, donde los cromosomas paterno y materno intercambiaron partes (*véase* la figura 9-16). En las células humanas, cada par de homólogos forma dos o tres quiasmas durante la profase I. El intercambio mutuo de ADN entre los cromosomas materno y paterno en los quiasmas se llama **entrecruzamiento**. Si los cromosomas tienen alelos diferentes, el entrecruzamiento crea una **recombinación** genética, que es la formación de nuevas combinaciones de alelos en un cromosoma.

Además de ser el lugar donde ocurren los entrecruzamientos, los brazos de los homólogos se encuentran temporalmente enmarañados en los quiasmas, lo que mantiene unidos a los dos homólogos hasta que se separan en la anafase I.

Como en la mitosis, los microtúbulos del huso comienzan a ensamblarse fuera del núcleo durante la profase I. Hacia el final de la profase I, la envoltura nuclear se desensambla y desaparece; los microtúbulos del huso invaden la región del núcleo y captan cromosomas uniéndose a sus cinetocoros.

MEIOSIS I



(a) Profase I
Los cromosomas duplicados se condensan. Los cromosomas homólogos se aparean, forman una tétrada y se producen quiasmas cuando las cromátidas de los homólogos intercambian partes por entrecruzamiento. La envoltura nuclear se desensambla y desaparece y se forman los microtúbulos del huso.

(b) Metafase I
Los cromosomas homólogos pareados se alinean a lo largo del ecuador de la célula. Un homólogo de cada par se dirige a un polo de la célula y se une a los microtúbulos del huso por medio del cinetocoro (azul).

(c) Anafase I
Los homólogos se separan y un miembro de cada par se dirige a un polo de la célula. Las cromátidas hermanas no se separan.

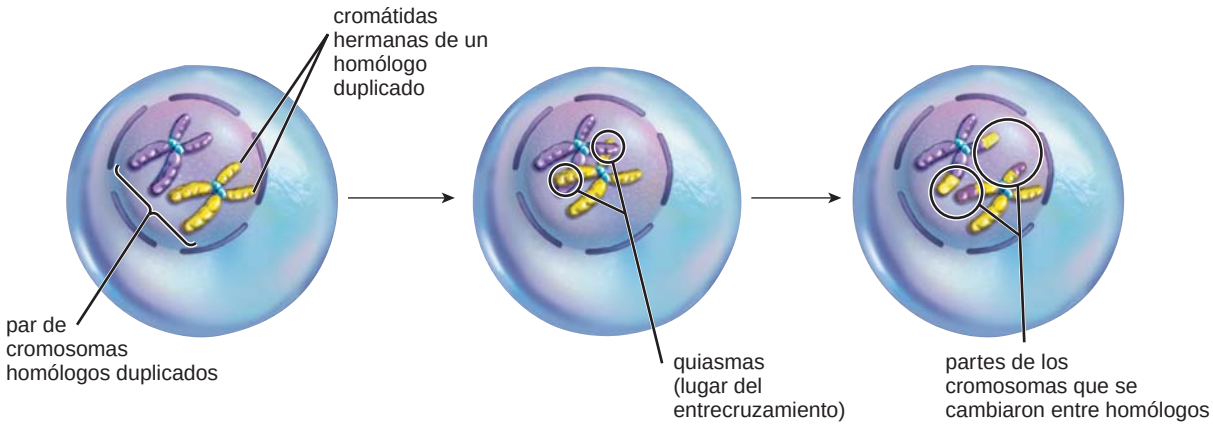
(d) Telofase I
Se desensamblan y desaparecen los microtúbulos del huso. Se forman dos agrupamientos de cromosomas, cada uno con un miembro de cada par de homólogos. Por tanto, los núcleos hijos son haploides. En esta etapa ocurre la citocinesis. La interfase entre la meiosis I y la meiosis II es breve o falta.

▲ **FIGURA 9-15** Los cromosomas homólogos de una célula diploide se separan y producen cuatro células hijas haploides. Aquí se muestran dos pares de cromosomas homólogos. Los cromosomas de color amarillo proceden de un padre y los de color violeta, del otro.

PREGUNTA ¿Cuáles serían las consecuencias para los gametos resultantes si un par de homólogos no se separara en la anafase I?

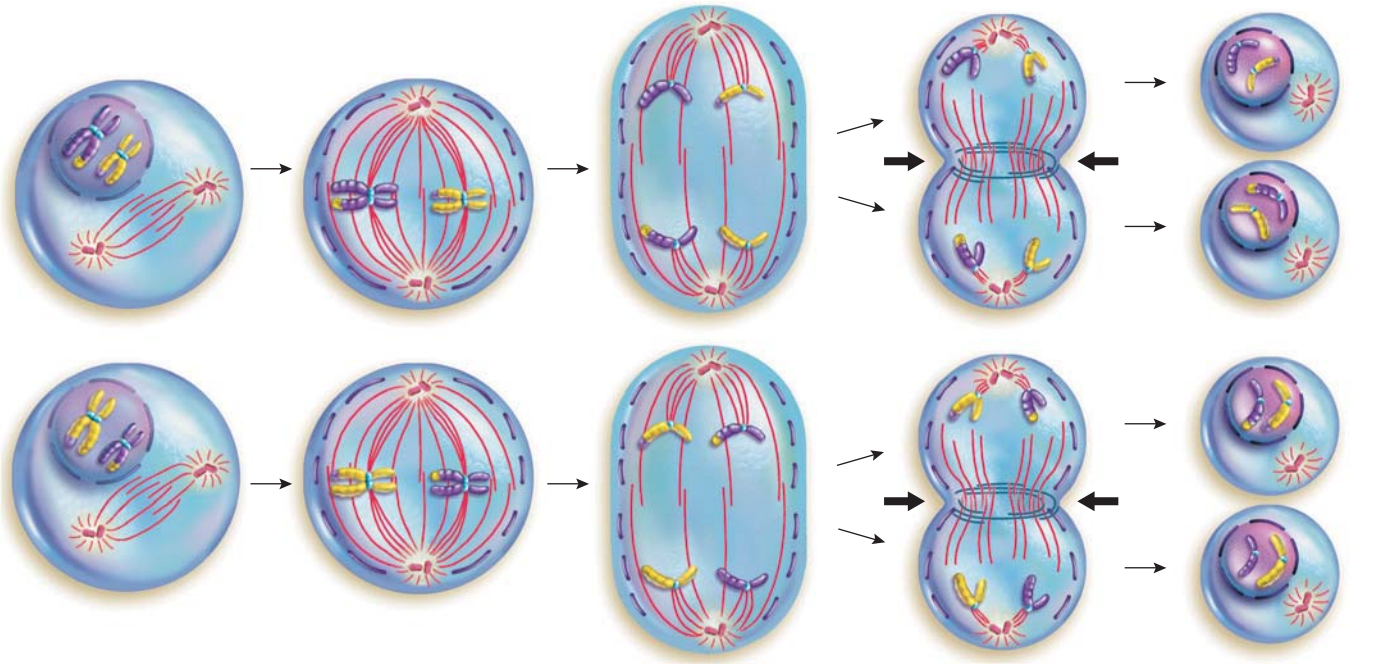
Durante la metafase I, cromosomas homólogos apareados se alinean en el ecuador de la célula

En la metafase I, las interacciones de los cinetocoros y los microtúbulos del huso mueven los homólogos apareados al ecuador de la célula (**FIGURA 9-15b**). A diferencia de la mitosis, en la que los cromosomas duplicados *individuales* se alinean en el ecuador, en la meiosis *pares homólogos* de los cromosomas duplicados, unidos por los quiasmas, se alinean por el ecuador en la metafase I. Cuál miembro del par de cromosomas homólogos se dirija a cuál polo de la célula es cuestión de azar: el homólogo materno se dirige


cromátidas hermanas de un homólogo duplicado
par de cromosomas homólogos duplicados
quiasmas (lugar del entrecruzamiento)
partes de los cromosomas que se cambiaron entre homólogos

▲ **FIGURA 9-16 Entrecruzamiento** Las cromátidas que no son hermanas, por venir de miembros diferentes de un par homólogos de cromosomas, intercambian ADN en los quiasmas.

MEIOSIS II



(e) Profase II
Si los cromosomas se extendieron después de la telofase I, vuelven a condensarse. Se vuelven a formar los microtúbulos del huso y se unen a las cromátidas hermanas.

(f) Metafase II
Los cromosomas se alinean a lo largo del ecuador, con las cromátidas hermanas de cada cromosoma unidas a microtúbulos del cinetocoro que lleva a los polos opuestos.

(g) Anafase II
Las cromátidas se separan en cromosomas hijos independientes y se dirigen cada uno a un polo.

(h) Telofase II
Los cromosomas concluyen su traslado a los polos opuestos. Se vuelven a formar las envolturas nucleares y los cromosomas se extienden de nuevo (no se muestran aquí).

(i) Cuatro células haploides
La citocinesis da por resultado cuatro células haploides, cada una con un miembro de cada par de cromosomas homólogos (que aquí se muestran en estado condensado).

al "norte" en algunos pares y al "sur" en otros. Esta aleatoriedad (llamada *distribución independiente*), junto con la recombinación genética causada por el entrecruzamiento, es la causa de la diversidad genética de las células haploides que se producen en la meiosis.

Durante la anafase I, los cromosomas homólogos se separan

La anafase de la meiosis I difiere considerablemente de la anafase de la mitosis. En la anafase de la mitosis, las *cromátidas hermanas se separan* y se mueven a los polos opuestos. Por otro lado, en la anafase I de la meiosis, las cromátidas hermanas de cada homólogo duplicado se quedan unidas y se mueven al mismo polo, pero los *homólogos se separan* cuando se desenredan los quiasmas y se dirigen a polos opuestos (**FIGURA 9-15c**). Un cromosoma duplicado de cada par homólogo (consistente en dos cromátidas hermanas) se mueve a cada polo de la célula en división.

Durante la telofase I, se forman dos agrupamientos haploides de cromosomas duplicados

Al final de la anafase I, el agrupamiento de cromosomas en cada polo contiene un miembro de cada par de cromosomas homólogos. Por consiguiente, cada agrupamiento contiene el número haploide de cromosomas. En la telofase I se desensamblan y desaparecen los microtúbulos del huso. Aquí, en la telofase I, ocurre la citocinesis (**FIGURA 9-15d**). En muchos organismos (no en todos) vuelve a formarse la envoltura nuclear. A la telofase I sigue inmediatamente la meiosis II, con una interfase breve o ninguna. Los cromosomas no se duplican entre la meiosis I y la meiosis II, pero es posible que se extiendan temporalmente.

La meiosis II separa las cromátidas hermanas en cuatro núcleos hijos

Durante la meiosis II, las cromátidas hermanas de cada cromosoma duplicado se separan de manera casi idéntica que en la mitosis. En la profase II vuelven a formarse los microtúbulos del huso (**FIGURA 9-15e**). Si los cromosomas se extienden al final de la meiosis, se recondensan. Como en la mitosis, los cinetocoros de las cromátidas hermanas de cada cromosoma duplicado se unen a los microtúbulos del huso y se extienden en los polos opuestos de la célula. En la metafase II, los cromosomas duplicados se alinean en el ecuador de la célula (**FIGURA 9-15f**). Durante la anafase II, las cromátidas hermanas se separan y son remolcadas

a los polos opuestos (FIGURA 9-15g). La telofase II y la citocinesis concluyen la meiosis II cuando se vuelve a formar la envoltura nuclear, los cromosomas se extienden a su estado distendido y el citoplasma se divide (FIGURA 9-15h). Por lo regular, las células hijas producidas en la meiosis I pasan por la meiosis II y producen un total de cuatro células haploides de la célula diploide original (FIGURA 9-15i).

Ahora que hemos detallado los procesos, examina la Tabla 9-1 para que revises y compares la división mitótica y meiótica.

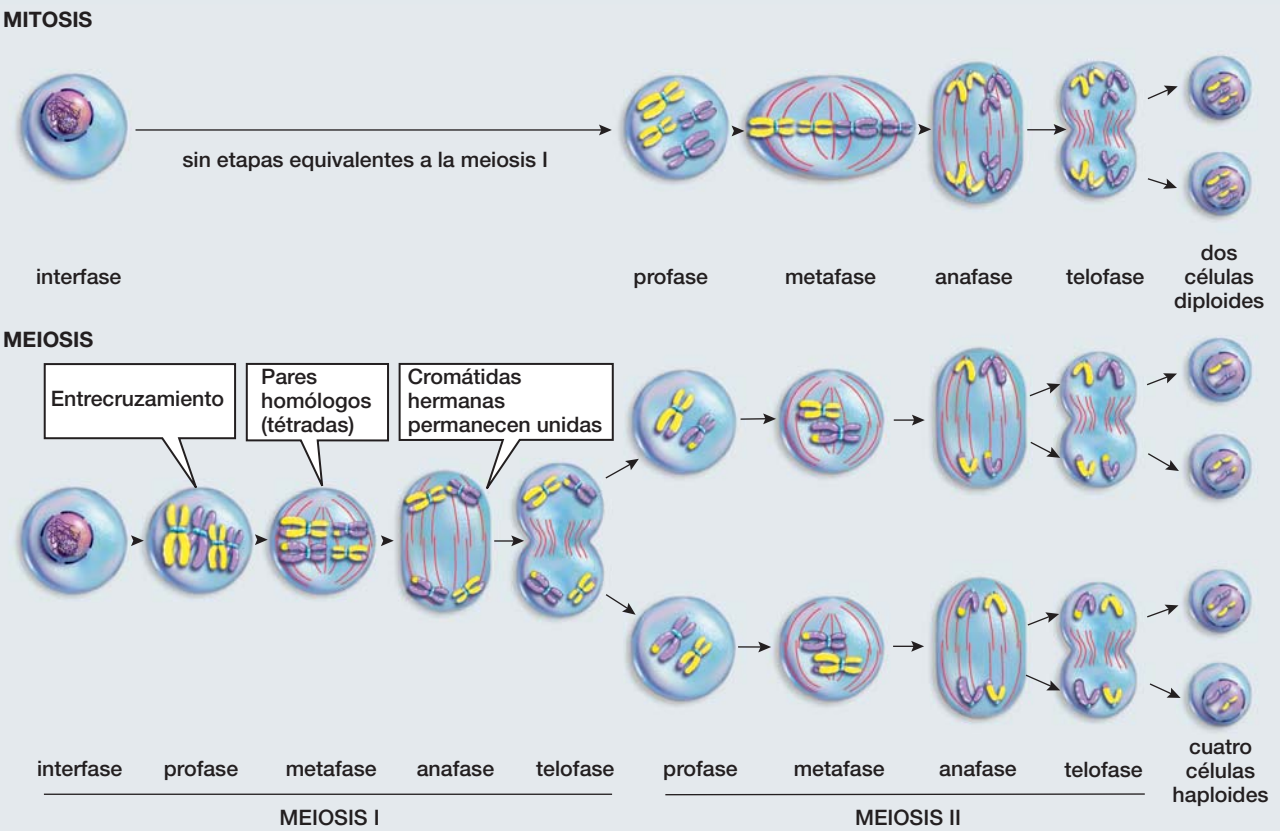
BioFlix™ Meiosis (disponible en inglés)

9.9 ¿CUÁNDO OCURRE LA DIVISIÓN MITÓTICA Y MEIÓTICA EN EL CICLO DE VIDA DE LOS EUCARIONTES?

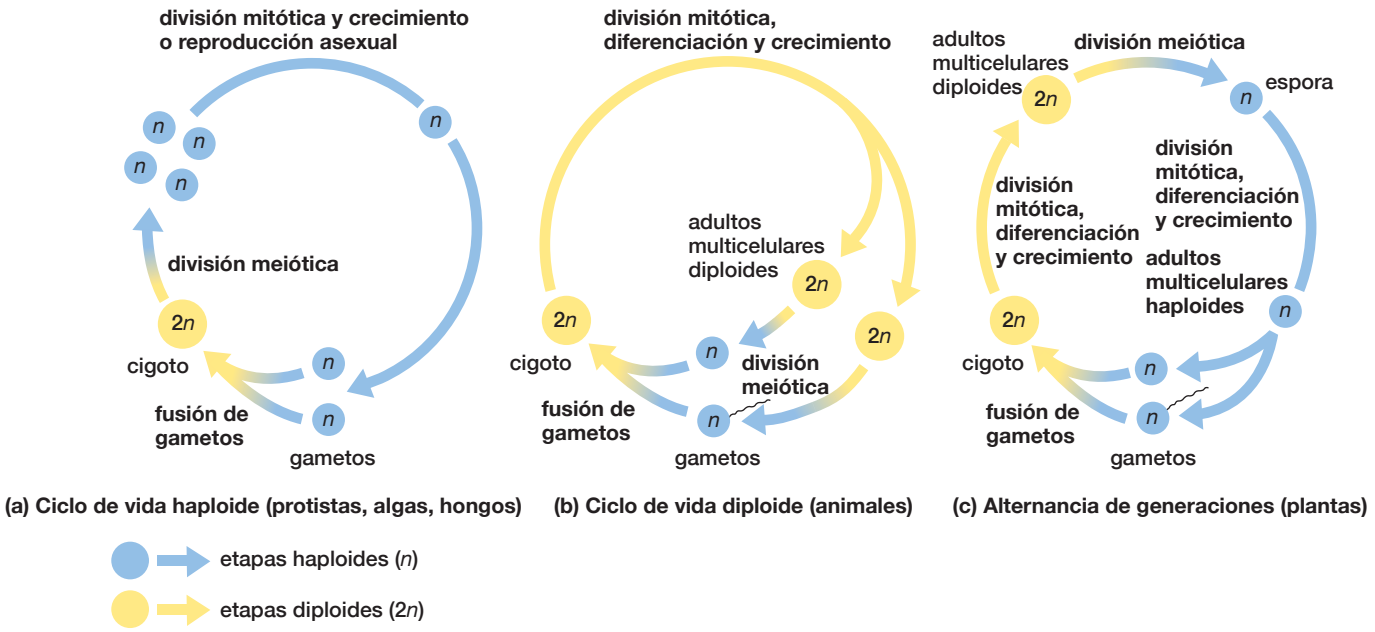
Los ciclos de vida de casi todos los organismos eucariontes tienen un esquema general común (FIGURA 9-17). En primer lugar, dos células haploides se fusionan en la fecundación, con lo que se unen genes de diferentes organismos y dotan a la nueva célula diploide con nuevas combinaciones de genes. Segundo, en algún momento del ciclo de vida se produce la división meiótica, con lo que se origina la célula haploide. Tercero, en algún momento del ciclo, la división mitótica de células haploides o diploides da por resultado el crecimiento de organismos multicelulares o la reproducción asexual.

Tabla 9-1 Comparación de la división mitótica y meiótica en células animales

Característica	División mitótica	División meiótica
Células en que ocurre	Células somáticas	Células que producen gametos
Número final de cromosomas	Diploide: 2*n*; dos copias de cada tipo de cromosoma (pares homólogos)	Haploide: 1*n*; un miembro de cada par homólogo
Número de células hijas	Dos, idénticas entre sí y a la célula original	Cuatro, que contienen cromosomas recombinados por entrecruzamiento
Número de divisiones celulares por duplicación del ADN	Una	Dos
Función en los animales	Desarrollo, crecimiento, reparación y mantenimiento de los tejidos; reproducción asexual	Formación de gametos para la reproducción sexual



En estos diagramas se alinean fases equivalentes. Tanto en la mitosis como en la meiosis, los cromosomas se duplican en la interfase. La meiosis I, con el apareamiento de cromosomas homólogos, formación de quiasmas, intercambio de partes de cromosomas y separación de los homólogos para formar núcleos hijos haploides, no tiene equivalente en la mitosis. En cambio, la mitosis II es prácticamente idéntica a la mitosis en la célula haploide.



▲ FIGURA 9-17 Los tres tipos principales de ciclos de vida de los eucariontes La longitud de las flechas corresponde aproximadamente a la proporción del ciclo que se pasa en cada etapa. **(a)** Casi todo el ciclo haploide se pasa en estado haploide. La meiosis ocurre poco después de la fecundación. **(b)** Casi todo el ciclo diploide se pasa en estado diploide. La meiosis ocurre antes de la fecundación. **(c)** En la alternancia de los ciclos de generaciones, partes importantes del ciclo se pasan en el estado haploide y el diploide. La meiosis ocurre en la transición entre las etapas diploide y haploide.

Las aparentemente vastas diferencias entre los ciclos de los helechos y los seres humanos están causados por variaciones en tres aspectos: (1) el intervalo entre la división meiótica y la fusión de células haploides, (2) en qué punto del ciclo ocurren la división mitótica y la meiótica, y (3) las proporciones relativas del ciclo dedicadas al estado diploide o haploide. Estos aspectos de los ciclos están relacionados y, por conveniencia, podemos separar los ciclos según la dominancia relativa de las etapas diploide y haploide.

En los ciclos de vida haploides, la mayor parte del ciclo consta de células haploides

Algunos eucariontes, como muchos hongos y algas unicelulares, pasan la mayor parte de su ciclo de vida en el estado haploide, con copias únicas de cada tipo de cromosoma (**FIGURA 9-17a** y **FIGURA 9-18**). La reproducción asexual por división mitótica produce una población de células haploides idénticas. En ciertas condiciones ambientales se forman células reproductivas haploides especializadas. Dos de estas células reproductivas se fusionan y forman un cigoto diploide. De inmediato, el cigoto sufre una meiosis y se vuelven a formar células haploides. En los organismos con ciclos haploides, la división mitótica nunca ocurre en células diploides.

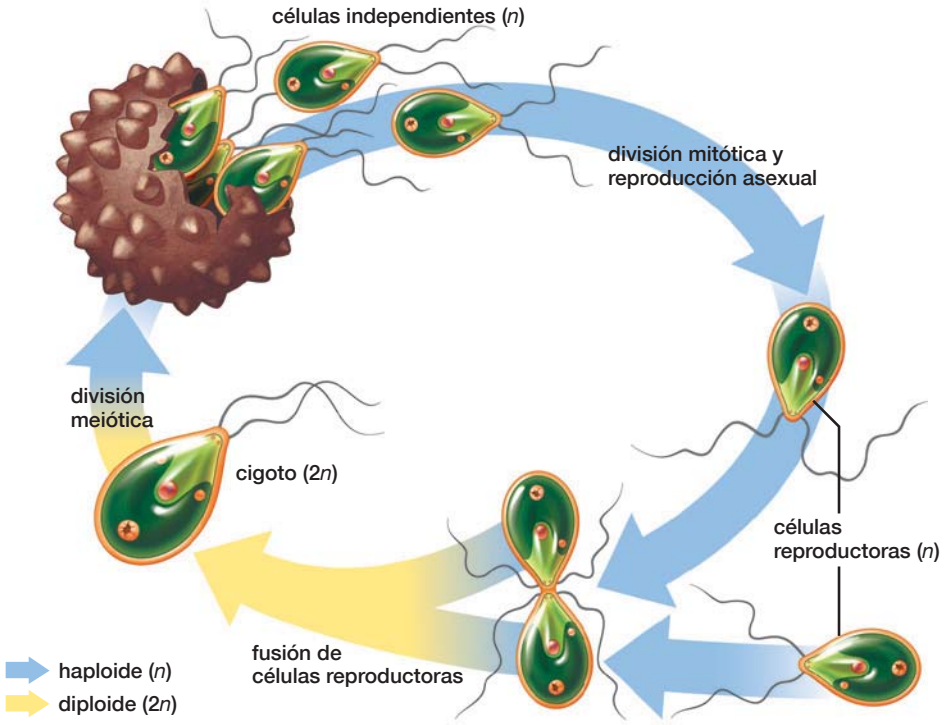
En los ciclos de vida diploides, la mayor parte del ciclo consta de células diploides

Casi todos los animales tienen ciclos de vida que son el inverso del ciclo haploide. Prácticamente la totalidad del ciclo animal se pasa en el estado diploide (**FIGURA 9-17b** y **FIGURA 9-19**). Los gametos haploides (espermatozoides en los machos y óvulos en las hembras) se forman por división meiótica. Estos gametos se fusionan y forman un óvulo fecundado diploide llamado *cigoto*. El crecimiento y desarrollo del cigoto en un organismo adulto es resultado de división mitótica y diferenciación de células diploides.

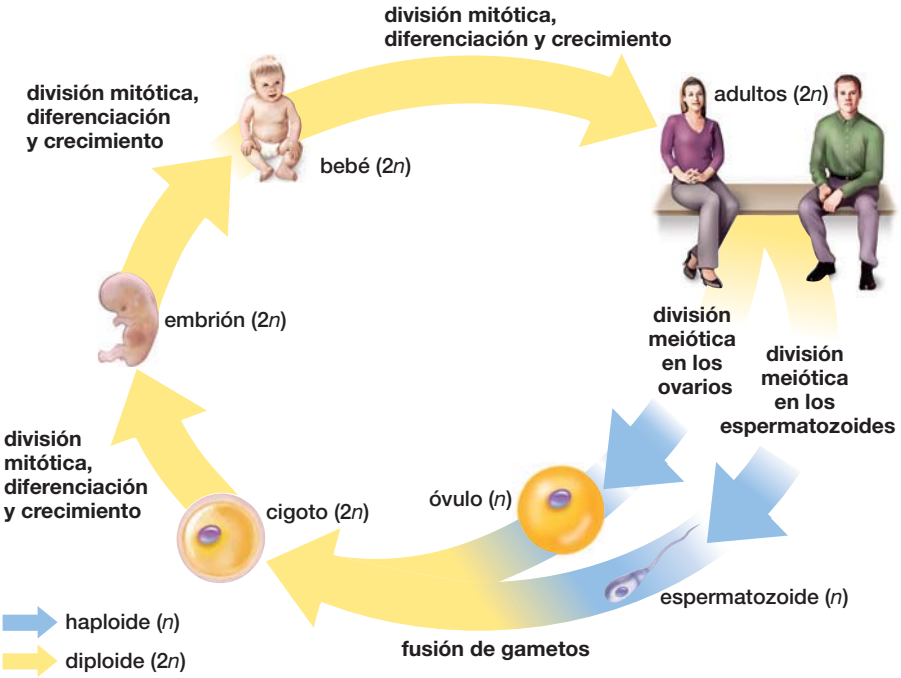
En la alternación de ciclos por generaciones hay etapas multicelulares haploides y diploides

El ciclo de vida de las plantas se llama *alternancia de las generaciones* porque se alterna entre formas multicelulares diploides y haploides. En el esquema característico (**FIGURA 9-17c** y **FIGURA 9-20**), una etapa adulta multicelular diploide (la "generación diploide") da lugar a células haploides, llamadas *esporas*, por división meiótica. Estas esporas sufren una división mitótica y diferenciación de las células hijas para producir una etapa adulta multicelular haploide (la "generación haploide"). En algún momento, ciertas células haploides se diferencian en gametos haploides. Dos gametos se fusionan y forman un cigoto diploide. El cigoto crece por división mitótica en otra etapa adulta multicelular diploide.

En algunas plantas, como los helechos, la etapa haploide y la diploide son plantas independientes. En cambio, las plantas con flores tienen etapas haploides reducidas, representadas únicamente por el grano de polen y un pequeño agrupamiento de células en el ovario de la flor.



▶ **FIGURA 9-18 Ciclo de vida del alga unicelular *Chlamydomonas*** La *Chlamydomonas* se reproduce asexualmente por división mitótica de células haploides. Cuando los nutrimentos son escasos, células reproductivas haploides especializadas (por lo común de poblaciones genéticamente diferentes) se fusionan y forman una célula diploide. La división meiótica produce de inmediato cuatro células haploides con diferente composición genética que las células progenitoras.



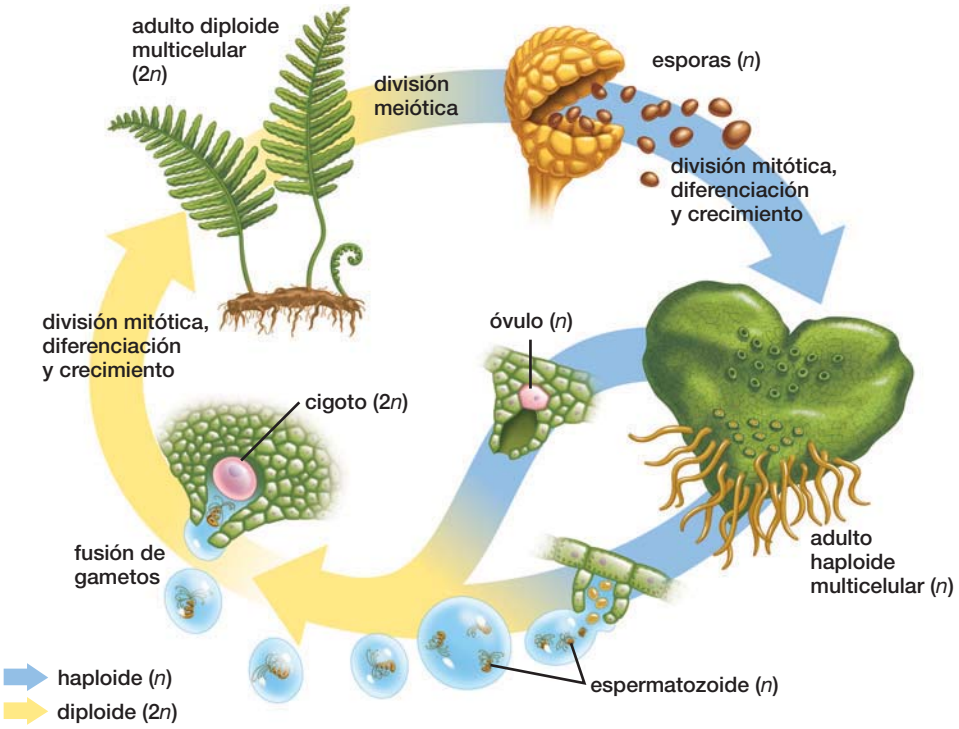
▶ **FIGURA 9-19 El ciclo de vida de los seres humanos** Por división meiótica, los dos sexos producen gametos (espermatozoides los hombres y óvulos las mujeres) que se fusionan y forman un cigoto diploide. La división mitótica y la diferenciación de las células hijas producen un embrión, un niño y, finalmente, un adulto sexualmente maduro. Las etapas haploides duran de unas horas a pocos días. Las etapas diploides pueden sobrevivir un siglo.

9.10 ¿CÓMO ES QUE LA MEIOSIS Y LA REPRODUCCIÓN SEXUAL PRODUCEN LA VARIABILIDAD GENÉTICA?

La variabilidad genética entre organismos es esencial para la supervivencia y la reproducción en un ambiente cambiante y, por tanto, para la evolución. Las mutaciones ocurridas de modo aleatorio durante millones de años son la fuente original de variación genética en las poblaciones de los organismos actuales. Sin embargo, las mutaciones son acontecimientos excepcionales. Por consiguiente, la variabilidad genética que ocurre de una generación a otra es resultado casi completamente de la meiosis y la reproducción sexual.

La distribución de homólogos crea nuevas combinaciones de cromosomas

¿Cómo es que la meiosis produce la diversidad genética? Un mecanismo es la distribución aleatoria de homólogos materno y paterno a las células hijas en la meiosis I. Recordemos que en la metafase I, los homólogos apareados se alinean en el ecuador de la célula. En cada par de homólogos, el cromosoma materno se dirige a un polo y el paterno al polo opuesto, pero cuál homólogo se dirige a



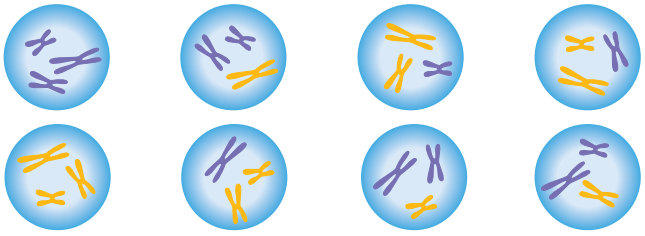
◀ **FIGURA 9-20 Alternancia de generaciones en las plantas** En las plantas, como este helecho, células especializadas de la etapa adulta multicelular diploide sufren una división meiótica y producen esporas haploides. Las esporas pasan por división mitótica y diferenciación de las células hijas para producir una etapa adulta multicelular haploide. Después, quizá luego de varias semanas, algunas de estas células haploides se diferencian en espermatozoides y óvulos, los cuales se fusionan para formar un cigoto diploide. La división mitótica y la diferenciación dan lugar de nueva cuenta a una etapa adulta multicelular diploide.

cuál polo es aleatorio y no depende de la distribución de los homólogos de otros pares de cromosomas.

Observemos la meiosis de los mosquitos, que tienen tres pares de cromosomas homólogos ($n = 3$, $2n = 6$). En la metafase I, los cromosomas se alinean en cuatro configuraciones (**FIGURA 9-21a**). Por consiguiente, en la anafase I se pueden producir ocho posibles juegos de cromosomas ($2^3 = 8$; **FIGURA 9-21b**).

Cuando cada uno de estos agrupamientos de cromosomas pasa por la meiosis II, produce dos gametos. Por tanto, un único mosquito, con tres pares de cromosomas homólogos, puede producir gametos con ocho juegos diferentes de cromosomas. Un único ser humano, con 23 pares de cromosomas homólogos, puede, en teoría, producir gametos con más de ocho millones (2^{23}) de combinaciones de cromosomas maternos y paternos.

(a) Cuatro posibles arreglos de cromosomas en la metafase de la meiosis I



(b) Ocho posibles conjuntos de cromosomas después de la meiosis I

▲ **FIGURA 9-21 La separación aleatoria de pares homólogos de cromosomas produce la variabilidad genética** Por claridad, los cromosomas aparecen representados como grandes, medianos y chicos. Los cromosomas paternos están coloreados de amarillo y los maternos, de violeta.

Los entrecruzamientos forman cromosomas con nuevas combinaciones de genes

Además de la variación genética que es resultado de la distribución aleatoria de cromosomas de los progenitores, el entrecruzamiento durante la meiosis produce cromosomas con combinaciones de alelos que difieren de los de ambos progenitores. De hecho, es posible que algunas de estas nuevas combinaciones no hayan existido nunca antes, porque los cromosomas homólogos se cruzan en nuevos lugares diferentes con cada división meiótica. En los seres humanos, aunque uno de ocho millones de gametos puede tener la misma combinación de cromosomas maternos y paternos, en realidad ninguno de estos cromosomas será puramente materno o puramente paterno. Aunque un hombre produce unos 100 millones de espermatozoides al día, es probable que nunca produzca dos que lleven exactamente la misma combinación de alelos. Con toda probabilidad, cada espermatozoide y cada óvulo son genéticamente únicos.

La fusión de gametos aumenta la variabilidad genética de la descendencia

En la fecundación, dos gametos, cada uno con una combinación peculiar de alelos, se fusionan y forman un descendiente diploide. Aun si omitimos el entrecruzamiento, todo ser humano puede producir, en teoría, unos ocho millones de gametos diferentes a partir de la separación aleatoria de los homólogos. Por tanto, la fusión de los gametos de sólo dos personas puede producir ocho millones por ocho millones, es decir, 64 billones de hijos genéticamente diferentes, lo que es ¡mucho más que el número de personas que han vivido sobre la faz de la Tierra! Dicho de otra manera, las posibilidades de que tus padres tengan otro hijo genéticamente igual a ti son de 1/8,000,000 × 1/8,000,000, o sea, aproximadamente una en 64 billones. Y si tomamos en cuenta la casi infinita variabilidad que aporta el entrecruzamiento, podemos decir con confianza que, salvo en el caso de los gemelos idénticos, nunca ha habido ni nunca habrá nadie que sea igual a ti.

Estudio de caso otro vistazo

Que pasen los clones

¿Por qué los clones son genéticamente idénticos a los donadores del núcleo mientras que los hijos son tan diferentes de sus padres y entre sí? Como vimos, aparte de la mutación ocasional, la división mitótica produce células hijas que son genéticamente idénticas a la célula originaria. En cambio, la división meiótica produce células haploides que hacen un muestreo aleatorio de un miembro de cada par de cromosomas homólogos.

El entrecruzamiento baraja aún más los genes. Así, cuando un espermatozoide fecunda un óvulo, el producto recibe la mitad de sus genes de la madre y la mitad del padre. Dos hijos de los mismos padres nunca serán genéticamente iguales al padre, la madre o uno al otro (salvo por los gemelos idénticos). La variabilidad genética producida por la reproducción sexual es la causa de que muchos famosos caballos de carreras (como Seabiscuit, War Admiral y Secretariat) nunca procrearan un hijo que corriera tan deprisa como ellos.

En la clonación se extrae el núcleo de una célula donadora y se implanta en un óvulo al que se extirpó o destruyó el núcleo. La célula resultante se divide por mitosis para formar un clon, así que todas las células del clon tienen los mismos genes nucleares que la donadora.

Sin embargo, tanto los genes como el entorno influyen en todos los aspectos de un organismo: estructura, metabolismo, personalidad, capacidad de aprender y otros. El útero en el que se desarrolla del feto clonado, la organización de las células conforme el embrión transita del óvulo fecundado al complejo recién nacido y las condiciones en que vive el organismo (nutrición, situación familiar, amigos, acontecimientos mundiales, etc.) son importantes de formas que apenas comenzamos a vislumbrar. Además, en los mamíferos, toda la mitocondria celular se hereda de la madre, en el citoplasma del óvulo. La mitocondria posee un pequeño suministro de ADN (*véanse* las páginas 70-71 y 325-326) que afecta el funcionamiento de dicha mitocondria. Por tanto, un clon tendrá diferentes genes mitocondriales que el donador de su núcleo. No obstante, lo más probable es que los clones se parezcan a su donador de núcleo tanto en el aspecto como en el comportamiento mucho más de lo que se parece un niño a sus padres o sus hermanos. Por ejemplo, aunque los clones de Missy no se parecen exactamente a ella, los tres tienen su mismo gusto por el brócoli.

¿Se deben clonar los animales? ¿Depende de qué animal y de la justificación para clonarlos? Es de suponer que vamos a debatir todo esto durante muchos años; pero una cosa es cierta: ¿que pasen los clones? En la voz del compositor de Broadway Stephen Sondheim: "No hace falta, ya están aquí".

BioÉtica Considera esto

En general, la gente está de acuerdo en que la clonación reproductiva de seres humanos (la intención de hacer un duplicado de un ser humano) no debe permitirse. ¿Pero qué pasa con la "clonación terapéutica"? En la clonación terapéutica, el núcleo de una célula de una persona que padece cierta dolencia, por ejemplo la enfermedad de Parkinson, se insertaría en un óvulo humano al que se hubiera extirpado el núcleo. Al dividirse el óvulo, algunas de sus células serían células madre embrionarias que podrían ser estimuladas para que se convirtieran en el tipo de células cerebrales que se degeneran en el Parkinson. Estas células se trasplantarían al paciente para curar la enfermedad. Como las células trasplantadas serían genéticamente idénticas a las células del paciente, no habría riesgo de rechazo del sistema inmunitario ni haría falta que el paciente tomara medicamentos para suprimir su respuesta inmunitaria (lo que lo haría más susceptible a las enfermedades). Algunos son fervientes defensores de la clonación terapéutica para tratamientos médicos, mientras que otros se oponen con el mismo fervor aduciendo que se crearía y se destruiría un embrión humano para el tratamiento de cada paciente.

Parece que a finales de 2007 los investigadores descubrieron una forma de enfrentar el dilema. Publicaron que habían insertado la combinación correcta de genes en células adultas y las habían convertido en "células madre pluripotentes inducidas", es decir, las células madre que pueden ser forzadas a diferenciarse en cualquier tipo de célula del cuerpo. Pero ¿qué pasaría si las células madre pluripotentes inducidas resultan no ser tan versátiles como las células madre embrionarias? ¿Qué pasa si se descubre que las células madre pluripotentes inducidas son peligrosas, por ejemplo, si el procedimiento las vuelve cancerosas? ¿Entonces debe acudirse a la opción de la clonación terapéutica de embriones humanos?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

9.1 ¿Por qué se dividen las células?

El crecimiento de organismos eucariontes multicelulares y el reemplazo de células durante la vida de éstos, ocurre por división y diferenciación de las células hijas. La reproducción asexual ocurre también por división celular. Se requiere un tipo especializado de división, llamada meiosis, para la reproducción sexual de los eucariontes.

9.2 ¿Qué ocurre en el ciclo celular de procariontes?

El ciclo de las células procariontes consiste en el crecimiento, replicación del ADN de su único cromosoma circular y la división por fisión binaria. Las dos células hijas resultantes son genéticamente idénticas a la célula original.

9.3 ¿Cómo se organiza el ADN de los cromosomas eucariontes?

Cada cromosoma de la célula eucarionte consta de una única doble hélice de ADN y proteínas que organizan esa molécula. Los genes son segmentos de ADN que se encuentran en lugares específicos de un cromosoma. Durante el crecimiento de la célula, los cromosomas se duplican y se condensan en estructuras cortas y rígidas. Las células eucariontes contienen pares de cromosomas, llamados *homólogos*, prácticamente idénticos porque llevan los mismos genes con secuencias de nucleótidos similares, aunque no idénticas. Las células con pares de cromosomas homólogos son diploides. Las células con sólo un miembro de cada par de cromosomas son haploides.

9.4 ¿Qué ocurre durante el ciclo celular de eucariontes?

El ciclo celular de los eucariontes consta de la interfase y la división celular. En la interfase, la célula crece y duplica sus cromosomas. La interfase se divide en G_1 (fase de crecimiento 1), S (síntesis de ADN) y G_2 (fase de crecimiento 2). En la G_1, muchas células se diferencian para realizar una función especial. Algunas células diferenciadas vuelven a entrar en la fase de división; otras quedan diferenciadas para el resto de la vida del organismo y nunca se dividen otra vez. Casi todas las células eucariontes se dividen por mitosis, lo que produce dos células hijas que son genéticamente idénticas a su célula originaria. Las células reproductoras especializadas pasan por una división meiótica que produce cuatro células hijas haploides.

9.5 ¿Cómo es que la división celular mitótica produce células hijas genéticamente idénticas?

Los cromosomas se duplican en la interfase, antes de la mitosis. Un cromosoma duplicado consiste en dos cromátidas hermanas idénticas que están unidas por el centrómero en las primeras etapas de la mitosis. Ésta (división nuclear) consta de cuatro fases acompañadas por citocinesis (división citoplasmática) durante la última fase (*véase* la figura 9-8).

- **Profase** Los cromosomas se condensan y sus cinetocoros se unen a los microtúbulos del huso, llamados microtúbulos del cinetocoro, que se forman en ese momento.
- **Metafase** Los microtúbulos del cinetocoro se trasladan al ecuador de la célula.
- **Anafase** Las dos cromátidas de cada cromosoma se separan. Los microtúbulos del cinetocoro se mueven a los polos opuestos de la célula. Entre tanto, los microtúbulos polares obligan a la célula a alargarse.
- **Telofase** Los cromosomas se extienden y se vuelve a formar la envoltura nuclear alrededor de cada nuevo núcleo hijo.
- **Citocinesis** La citocinesis por lo general ocurre al final de la telofase y divide el citoplasma en mitades aproximadamente iguales, cada una con un núcleo. En las células animales, un anillo de microfilamentos pellizca la membrana plasmática a lo largo del ecuador. En las células vegetales se forma una nueva membrana plasmática en el ecuador por la fusión de vesículas producidas por el aparato de Golgi.

BioFlix™ Mitosis (disponible en inglés)

9.6 ¿Cómo se controla el ciclo celular?

El ciclo celular está impulsado por complejas interacciones de muchas proteínas, particularmente ciclinas y cinasas dependientes de ciclinas. Hay tres principales puntos de control o verificación en que se regula el avance del ciclo: entre G_1 y S; entre G_2 y la mitosis, y entre la metafase y la anafase. Estos puntos de control o verificación garantizan que el ADN esté intacto y que se replique adecuadamente y que los cromosomas estén bien ordenados para la mitosis, antes de que se divida la célula.

9.7 ¿Por qué tantos organismos se reproducen sexualmente?

Las diferencias genéticas entre los organismos se originan como mutaciones, las cuales, cuando se conservan en una especie, producen otras formas de genes llamadas alelos. Los alelos de diferentes individuos de una especie se combinan en los descendientes por reproducción sexual, lo que crea variaciones en la descendencia y eventualmente mejora la probabilidad de que sobrevivan y se reproduzcan.

9.8 ¿Cómo es que la división meiótica produce células haploides?

La meiosis separa los cromosomas homólogos y produce células haploides con sólo un homólogo de cada par. En la interfase antes de la meiosis se duplican los cromosomas. A continuación, la célula pasa por dos divisiones especializadas: meiosis I y meiosis II, para producir cuatro células hijas haploides (*véase* la figura 9-15).

Meiosis I

En la profase I, los cromosomas homólogos duplicados, cada uno consistente en dos cromátidas, se aparean formando una tétrada e intercambian partes por entrecruzamiento. En la metafase I, los homólogos se mueven juntos como par al ecuador de la célula, con cada miembro dirigido a un polo opuesto de la célula. Los cromosomas homólogos se separan en la anafase I y se forman dos núcleos en la telofase I. La citocinesis también ocurre en la telofase I. Cada núcleo hijo recibe sólo un miembro de cada par de homólogos y, por tanto, es haploide. Las cromátidas hermanas se mantienen unidas durante toda la meiosis I.

Meiosis II

La meiosis II ocurre en ambos núcleos hijos y se asemeja a la mitosis de una célula haploide. Los cromosomas duplicados se mueven al ecuador de la célula durante la metafase II. Las dos cromátidas de cada cromosoma se separan y pasan a polos opuestos de la célula en la anafase II. Esta segunda división produce cuatro núcleos haploides. La citocinesis ocurre en la telofase II o muy poco después de ésta y produce cuatro células haploides.

BioFlix™ Meiosis (disponible en inglés)

9.9 ¿Cuándo ocurre la división mitótica y meiótica en el ciclo de vida de los eucariontes?

Casi todos los ciclos eucariontes tienen tres partes: (1) La reproducción sexual combina gametos haploides para formar una célula diploide. (2) En algún momento del ciclo de vida, las células diploides sufren una división meiótica y producen células haploides. (3) En algún momento del ciclo de vida, la mitosis de una célula haploide o una célula diploide da por resultado el crecimiento de organismos multicelulares. Cuándo se suceden estas etapas y qué proporción del ciclo esté ocupada en cada etapa varía enormemente entre diferentes especies.

9.10 ¿Cómo es que la meiosis y la reproducción sexual producen la variabilidad genética?

La distribución aleatoria de cromosomas homólogos materno y paterno crea nuevas combinaciones de cromosomas. El entrecruzamiento forma cromosomas con combinaciones de alelos que pueden no haber ocurrido nunca antes en cromosomas únicos. En virtud de la separación de homólogos y el entrecruzamiento, un padre nunca produce dos gametos completamente idénticos. La fusión de gametos genéticamente únicos añade variabilidad genética a la descendencia.

Términos clave

ácido desoxirribonucleico (ADN) *146*
alelo *159*
anafase *153*
autosoma *151*
cariotipo *150*
célula hija *145*
célula madre *146*
centríolo *153*
centrómero *150*
ciclo celular *146*
cinetocoro *153*
citocinesis *152*
clon *144*
clonación *144*
cromátida *150*
cromosoma *146*
cromosoma duplicado *150*
cromosoma homólogo *150*
cromosoma sexual *151*
diferenciar *146*
diploide *150*
división celular *145*
división meiótica *152*
división mitótica *152*
entrecruzamiento *163*
fisión binaria *148*
gameto *147*
gen *146*
haploide *151*
homólogo *150*
interfase *151*
locus (plural, loci) *149*
meiosis *152*
metafase *153*
microtúbulo del huso *153*
mitosis *152*
mutación *151*
nucleótido *146*
placa celular *154*
profase *153*
punto de control o verificación *159*
quiasma *163*
recombinación *163*
reproducción asexual *147*
reproducción sexual *147*
telofase *153*
telómero *150*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Las células procariontes se dividen por un proceso llamado _____.
2. El crecimiento y el desarrollo de organismos eucariontes ocurre por división _____ y _____ de las células hijas producidas.
3. Casi todas las plantas y animales tienen pares de cromosomas de aspecto y composición genética parecida. Estos pares se llaman _____. Los pares de cromosomas que son iguales en machos y hembras se denominan _____. Los pares de cromosomas que son diferentes en machos y hembras se denominan _____.
4. La cuatro fases de la mitosis son: _____, _____, _____ y _____. La división del citoplasma en dos células, llamada _____, comúnmente ¿en qué fase ocurre? _____.
5. Los cromosomas se unen a los microtúbulos del huso en estructuras llamadas _____. Algunos microtúbulos del huso, llamados microtúbulos _____, no se unen a cromosomas, sino que tienen extremos libres que se superponen a lo largo del ecuador de la célula. Estos microtúbulos alejan los polos de la célula.
6. La división meiótica produce _____ células hijas haploides de cada célula diploide original. Los primeros núcleos haploides se producen al final de _____. En los animales, las células hijas haploides producidas por división meiótica se llaman _____.
7. En la _____ de la meiosis I, los cromosomas homólogos se entrelazan y forman estructuras llamadas _____. ¿Qué sucede en estas estructuras? _____.
8. Los tres procesos que favorecen la variabilidad genética de los descendientes en la reproducción sexual son _____, _____ y _____.

Preguntas de repaso

1. Elabora un diagrama y describe el ciclo celular en eucariontes. Escribe los nombres de las fases y describe brevemente los sucesos que se producen en cada una.
2. Define la mitosis y la citocinesis. ¿Qué cambios en la estructura celular se producirían si la citocinesis no ocurriera después de la mitosis?
3. Elabora un diagrama de las fases de la mitosis. ¿Cómo se asegura en la mitosis que cada núcleo hijo reciba un juego completo de cromosomas?
4. Define los siguientes términos: cromosoma homólogo, tétrada, centrómero, cinetocoro, cromátida, diploide y haploide.
5. Describe y compara la citocinesis en las células vegetales y animales.
6. ¿Cómo se controla el ciclo celular? ¿Por qué debe ser regulado el paso de las células por el ciclo?
7. Elabora un diagrama de los sucesos de la meiosis. ¿En qué fase se separan los cromosomas homólogos?
8. Describe el entrecruzamiento. ¿En qué etapa de la meiosis ocurre? Anota dos funciones de los quiasmas.
9. ¿En qué se parecen la mitosis y la meiosis? ¿En qué difieren?
10. Describe o realiza un diagrama de los tres tipos principales de ciclos eucariontes. ¿Cuándo ocurre la división meiótica y la mitótica en cada uno?
11. Explica cómo la meiosis favorece la variabilidad genética. Si un animal tiene un número haploide de dos (sin cromosomas sexuales), ¿cuántos gametos genéticamente diferentes puede producir? (Supón que no hay entrecruzamiento.) ¿Cuántos, si tuviera un número haploide de cinco?

Aplicación de conceptos

1. La mayor parte de las neuronas del sistema nervioso central del adulto humano, así como las células del músculo cardiaco, no se dividen. Por el contrario, las células que revisten el interior del intestino delgado se dividen frecuentemente. Comenta la diferencia en términos de por qué es tan peligroso el daño a las células del sistema nervioso y el músculo cardiaco. ¿Qué crees que pasaría a los tejidos del recubrimiento intestinal si algún trastorno impidiera la división mitótica de todas las células del cuerpo?
2. Las células cancerosas se dividen incontroladamente. Los efectos secundarios de la quimioterapia y la radioterapia con que se combate el cáncer son pérdida del cabello y del revestimiento intestinal, lo que produce náuseas intensas. Observa que las células de los folículos pilosos y del revestimiento intestinal se dividen a menudo. ¿Qué se deduce sobre los mecanismos de estos tratamientos? ¿Qué investigarías para mejorar las terapias anticancerosas?
3. Algunas especies animales se reproducen sexual y asexualmente, dependiendo del estado del entorno. La reproducción asexual ocurre en ambientes estables y favorables; la reproducción sexual es más común en circunstancias inestables o desfavorables. Comenta las ventajas y desventajas de la reproducción sexual y la reproducción asexual.

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Capítulo 10

Patrones de la herencia

Estudio de caso

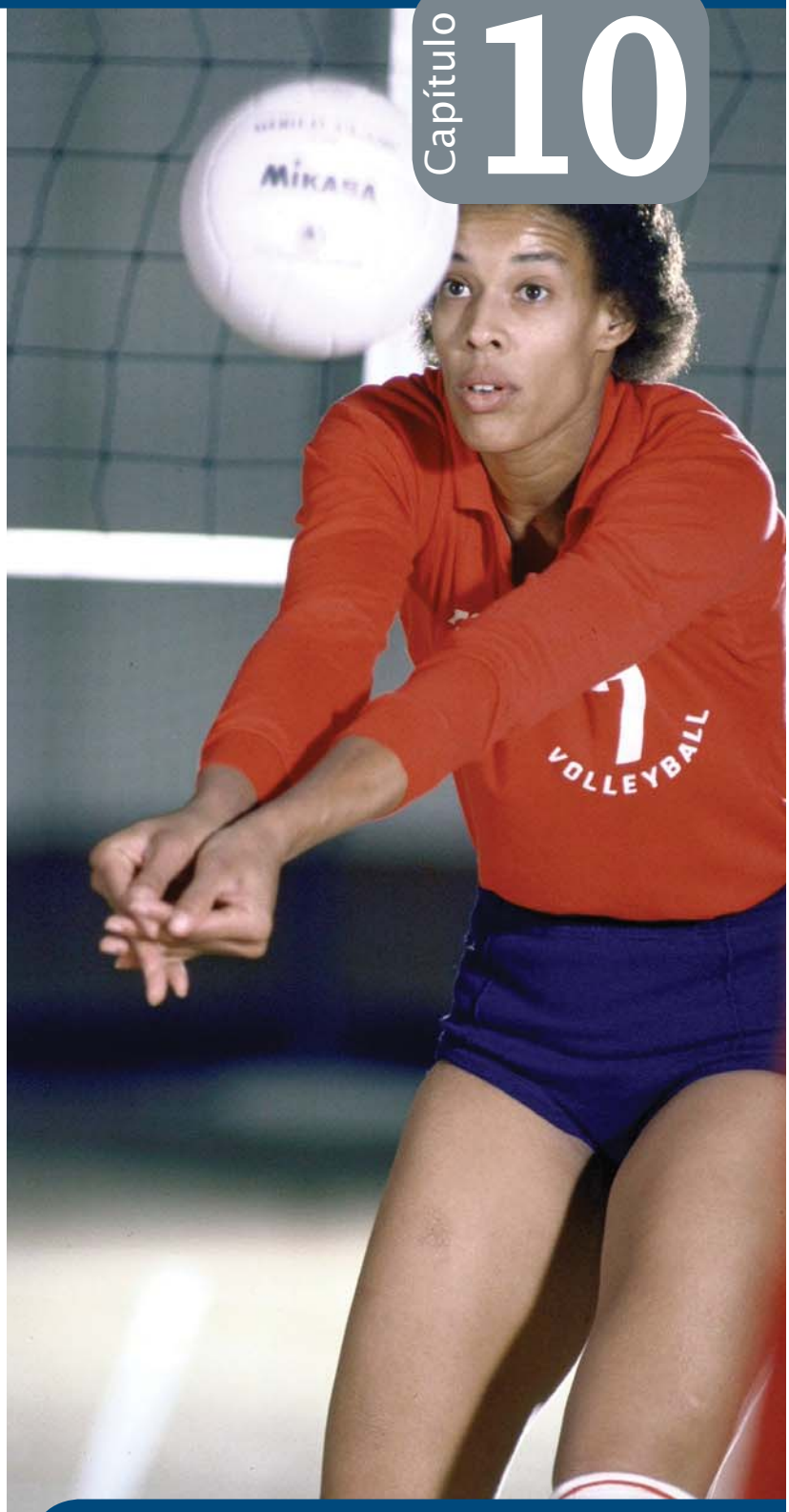
Muerte súbita en la cancha

FLO HYMAN, de más de 1.80 metros de estatura, grácil y atlética, era una de las mejores voleibolistas de todos los tiempos. Fue estrella del equipo estadounidense de voleibol que obtuvo la medalla de plata en las Olimpiadas de 1984 y a continuación se contrató con un equipo profesional japonés. En 1986 salió de un partido por falta de aire y murió en silencio sentada en la banca, a los 31 años. ¿Cómo pudo ocurrirle esto a alguien tan joven y en tan buena condición física?

Flo Hyman sufría un trastorno genético, el síndrome de Marfan, que afecta a una de cada 5 mil a 10 mil personas, entre ellas, el presidente de Estados Unidos Abraham Lincoln, el pianista Sergei Rachmaninoff y, posiblemente, el faraón egipcio Akenatón. Quienes sufren el síndrome de Marfan son altos y esbeltos, con extremidades inusitadamente largas y manos y pies grandes. A algunas personas con el síndrome, estas características les reportan fama y fortuna. Por desgracia, el síndrome de Marfan también puede ser letal.

Hyman murió por ruptura de la aorta, la gran arteria que lleva sangre del corazón a la mayor parte del cuerpo. ¿Por qué se rompió la aorta de Hyman? ¿Qué tienen en común una aorta débil y la estatura elevada y las manos grandes? El síndrome de Marfan es causado por una mutación en el gen que codifica una proteína llamada *fibrilina*, un componente esencial del tejido conectivo. Muchas partes del cuerpo contienen este tipo de tejido, como los tendones que unen los músculos a los huesos, los ligamentos (por ejemplo, las fibras que mantienen fijo el cristalino del ojo) y las fuertes paredes de las arterias. La fibrilina forma largas fibras que confieren fuerza al tejido conectivo. La fibrilina normal también "atrapa" ciertos factores de crecimiento y evita que estimulen excesivamente la división de, por ejemplo, las células que forman hueso (*véase* la página 158). La fibrilina defectuosa no capta estos factores de crecimiento, con el resultado de que brazos, piernas, manos y pies de las personas con el síndrome de Marfan son notablemente grandes. La combinación de fibrilina defectuosa y concentraciones elevadas de los factores de crecimiento debilita también los huesos, cartílagos y paredes de las arterias.

Como dijimos en la página 158, los organismos diploides, incluidos los seres humanos, tienen dos copias de cada gen, uno en cada cromosoma homólogo. Una copia defectuosa del gen de la fibrilina basta para causar el síndrome de Marfan. ¿Qué nos revela esto sobre la herencia del síndrome? ¿Todas las enfermedades hereditarias son causadas por una única copia defectuosa de un gen? Para averiguarlo, tenemos que remontarnos en el tiempo hasta un monasterio de Moravia y visitar el jardín de Gregorio Mendel.



▲ Flo Hyman, ganadora de la medalla de plata de voleibol en los Juegos Olímpicos, fue víctima del síndrome de Marfan en la cúspide de su carrera.

De un vistazo

Estudio de caso Muerte súbita en la cancha

10.1 ¿Cuál es la base física de la herencia?

Los genes son secuencias de nucleótidos en lugares específicos de los cromosomas

Los dos alelos de un organismo pueden ser iguales o diferentes

10.2 ¿Cómo se descubrieron los principios de la herencia?

Hacer bien las cosas: los secretos del éxito de Mendel

10.3 ¿Cómo se heredan los rasgos únicos?

La herencia de alelos dominantes y recesivos en los cromosomas homólogos explica los resultados de las cruzas de Mendel

Un "registro genético" simple puede predecir genotipos y fenotipos de las células hijas

La hipótesis de Mendel puede usarse para predecir el resultado de nuevos tipos de cruzas de rasgos únicos

Estudio de caso continuación Muerte súbita en la cancha

10.4 ¿Cómo se heredan los rasgos múltiples?

Mendel postuló que los rasgos se heredan de forma independiente

En un mundo que no está preparado para ellos, los genios pueden pasar inadvertidos

10.5 ¿Cómo se heredan los genes situados en el mismo cromosoma?

Los genes del mismo cromosoma tienden a heredarse juntos

Los cruzamientos producen nuevas combinaciones de alelos ligados

10.6 ¿Cómo se determina genéticamente el sexo?

10.7 ¿Cómo se heredan los genes ligados a los cromosomas sexuales?

Los genes ligados a los cromosomas sexuales se encuentran sólo en el cromosoma X o sólo en el cromosoma Y

10.8 ¿Las leyes de la herencia de Mendel se aplican en todos los rasgos?

Dominancia incompleta: el fenotipo de los heterocigotos es intermediario entre los fenotipos de los homocigotos

Un gen único puede tener múltiples alelos

Muchos rasgos están influidos por varios genes

Genes únicos tienen múltiples efectos en un fenotipo

El ambiente influye en la expresión de los genes

Estudio de caso continuación Muerte súbita en la cancha

10.9 ¿Cómo se investigan los trastornos genéticos humanos?

10.10 ¿Cómo se heredan los trastornos genéticos humanos originados por genes únicos?

Algunos trastornos genéticos humanos son causados por alelos recesivos

Algunos trastornos genéticos humanos son causados por alelos dominantes

Algunos trastornos genéticos están ligados a los cromosomas sexuales

10.11 ¿Cómo afectan a los seres humanos los errores en el número de cromosomas?

Algunos trastornos genéticos son causados por números anormales de cromosomas sexuales

Guardián de la salud Distrofia muscular

Algunos trastornos genéticos son causados por números anormales de autosomas

Estudio de caso otro vistazo Muerte súbita en la cancha

10.1 ¿CUÁL ES LA BASE FÍSICA DE LA HERENCIA?

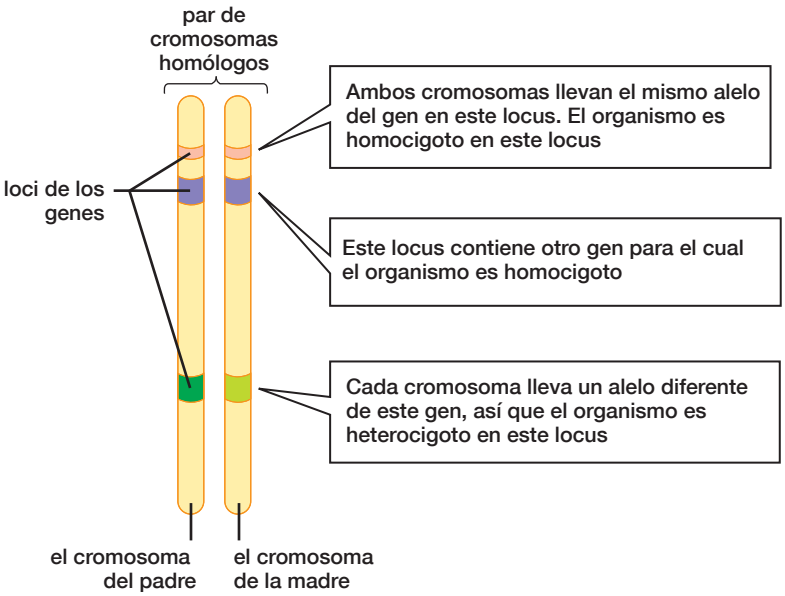
La **herencia** es el proceso por el cual se transmiten las características de los organismos a su descendencia. Nuestra exploración de la herencia comenzará con un repaso breve de los genes y cromosomas que conforman la base física de la herencia. En este capítulo limitaremos nuestra exposición a los organismos diploides (la mayoría de las plantas y los animales) que se reproducen sexualmente por fusión de gametos haploides.

Los genes son secuencias de nucleótidos en lugares específicos de los cromosomas

Un cromosoma consta de una única doble hélice de ADN empaquetada con diversas proteínas. Los segmentos del ADN, con una longitud que va de pocos cientos a muchos miles de nucleótidos, son las unidades de la herencia, los **genes**, que codifican la información necesaria para producir proteínas, células y organismos enteros. Por tanto, los genes son parte de los cromosomas. La ubicación física de un gen en un cromosoma se llama **locus** (plural **loci**). Los cromosomas de organismos diploides se presentan en pares llamados *homólogos*. Los dos miembros de un par de homólogos llevan los mismos genes, situados en los mismos locus (**FIGURA 10-1**). Sin embargo, las secuencias de nucleótidos de un gen dado pueden variar con los miembros de una especie o incluso en los dos homólogos del mismo organismo. Estas versiones diferentes de un gen en un locus se llaman **alelos** (*véase* la figura 10-1).

Las mutaciones son el origen de los alelos

Piensa en los genes como en frases muy largas, escritas con un alfabeto de nucleótidos en lugar de letras. Los alelos surgen como mutaciones que cambian ligeramente la escritura de estas frases de nucleótidos. Si ocurre una mutación en las células que se convier-


par de cromosomas homólogos
Ambos cromosomas llevan el mismo alelo del gen en este locus. El organismo es homocigoto en este locus
loci de los genes
Este locus contiene otro gen para el cual el organismo es homocigoto
Cada cromosoma lleva un alelo diferente de este gen, así que el organismo es heterocigoto en este locus
el cromosoma del padre
el cromosoma de la madre

◀ **FIGURA 10-1 Relaciones entre los genes, alelos y cromosomas** Cada cromosoma homólogo lleva el mismo juego de genes. Cada gen se encuentra situado en la misma posición, o locus, de su cromosoma. Las diferencias en las secuencias de nucleótidos en el mismo locus producen diferentes alelos del gen. Los organismos diploides tienen dos alelos de cada gen, uno en cada homólogo. Los alelos de los dos homólogos pueden ser iguales o diferentes.

ten en óvulos o espermatozoides, pueden pasar del progenitor a su descendencia.

Casi todos los alelos del ADN de un organismo aparecieron como mutaciones de las células reproductoras de los antepasados de dicho organismo, quizá hace cientos o aun millones de años, y desde entonces se han heredado de una generación a otra. Algunos alelos, que llamaremos "mutaciones nuevas", pueden haber surgido en las células reproductoras de los propios padres del organismo.

Los dos alelos de un organismo pueden ser iguales o diferentes

Como un organismo diploide tiene pares de cromosomas homólogos y los dos miembros del par contienen los mismos locus para los genes, el organismo tiene dos copias de cada gen. Si los dos homólogos tienen el mismo alelo en el locus de un gen, se dice que el organismo es **homocigoto** para ese locus ("homocigoto" viene de las palabras griegas que significan "mismo par"). Por ejemplo, los cromosomas mostrados en la figura 10-1 son homocigotos en dos locus. Si dos cromosomas homólogos tienen alelos diferentes en un locus, el organismo es **heterocigoto** ("diferente par") en ese locus. Los cromosomas de la figura 10-1 son heterocigotos en un locus. Los organismos que son heterocigotos en un locus particular se llaman **híbridos**.

10.2 ¿CÓMO SE DESCUBRIERON LOS PRINCIPIOS DE LA HERENCIA?

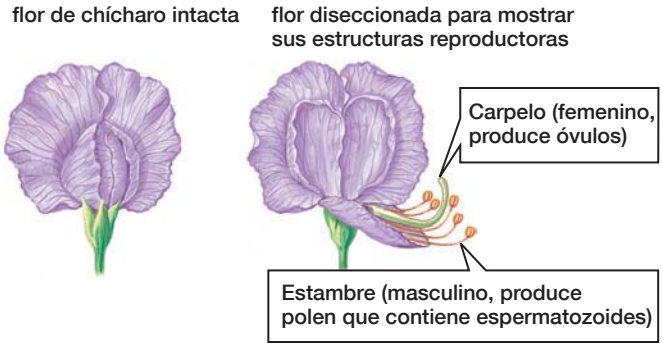
El esquema común de la herencia y muchos hechos básicos de los genes y los alelos, así como de la distribución de los alelos en gametos y cigotos durante la reproducción sexual fueron descubiertos por un monje austriaco llamado Gregorio Mendel (FIGURA 10-2) a mediados del siglo XIX, mucho antes de que se descubrieran el ADN, los cromosomas o la meiosis. Como sus experimentos son ejemplos concisos y célebres de la práctica de las ciencias, vamos a seguir la ruta de los descubrimientos de Mendel.

Hacer bien las cosas: los secretos del éxito de Mendel

Hay tres pasos clave de todo experimento biológico exitoso: escoger el organismo correcto para trabajar, diseñar y ejecutar bien el experimento, y analizar adecuadamente los datos. Mendel fue el primer genetista que aplicó los tres pasos.

Mendel eligió la planta de chícharo comestible como sujeto de sus experimentos sobre la herencia (FIGURA 10-3). El estambre, que es el órgano reproductivo de la flor, produce polen. Cada grano de polen contiene espermatozoides. Por la polinización, el espermatozoide fecunda el gameto femenino, el óvulo, situado dentro del ovario, en la base del órgano reproductivo femenino,

▲ **FIGURA 10-2 Gregorio Mendel**


flor de chícharo intacta
flor diseccionada para mostrar sus estructuras reproductoras
Carpelo (femenino, produce óvulos)
Estambre (masculino, produce polen que contiene espermatozoides)

▲ **FIGURA 10-3 Flores del chícharo comestible** En la flor del chícharo intacta (izquierda), los pétalos inferiores forman un receptáculo que resguarda los órganos reproductores: el estambre (masculino) y el carpelo (femenino). No puede entrar polen de fuera en la planta, así que los chícharos se polinizan ellos mismos, es decir, se autopolinizan. Si la flor se abre (derecha), puede ser sometida manualmente a polinización cruzada.

que se llama *carpelo*. En las flores de la planta de chícharo, los pétalos encierran las partes reproductoras, con lo que evitan que entre el polen de otra flor (*véase* la figura 10-3). Así, los óvulos de una flor de chícharo deben ser fecundados por espermatozoides del polen de la misma flor. Se llama **autopolinización** al proceso en el cual el espermatozoide de un organismo fecunda su propio óvulo.

Ahora bien, Mendel quiso cruzar muchas veces dos plantas de chícharo para ver qué descendencia producían. Abría una flor y retiraba los estambres, para impedir la autopolinización. Luego, espolvoreaba la punta pegajosa del carpelo con polen de la flor de otra planta. Cuando los espermatozoides de un organismo fecundan los óvulos de otro se llama **fecundación cruzada**.

El diseño experimental de Mendel era sencillo, pero brillante. Los investigadores anteriores habían tratado de estudiar la herencia considerando simultáneamente todos los elementos de los organismos, incluso los que variaban poco entre unos y otros. No es de sorprender que terminaran más confundidos que esclarecidos. En cambio, Mendel decidió estudiar características individuales (llamadas rasgos) que tenían formas diferentes sin lugar a dudas, como flores blancas o moradas. Se concentró en el estudio de un rasgo único cada vez.

Mendel siguió la herencia de estos rasgos durante varias generaciones, contando el número de descendientes con cada rasgo. Al analizar estas cifras, se le esclareció el esquema general de la herencia. En la actualidad, cuantificar los resultados de los experimentos y aplicar análisis estadísticos son herramientas esenciales en prácticamente todos los campos de la biología, pero en la época de Mendel, el análisis numérico era una novedad.

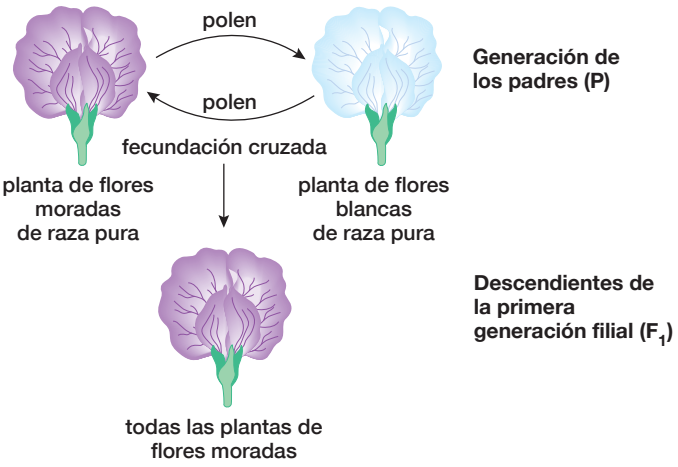
10.3 ¿CÓMO SE HEREDAN LOS RASGOS ÚNICOS?

Para estudiar la herencia, un investigador tiene que comenzar con organismos que posean rasgos fáciles de identificar y que se transmitan constantemente entre generaciones. Los organismos se llaman **de raza pura** cuando poseen un rasgo específico, como flores moradas, que siempre heredan sin cambios todos los descendientes producidos por autopolinización. Ya en esa época de mediados del siglo XIX, los vendedores de semillas comercializaban varios tipos de chícharos que eran de raza pura con formas distintas de un solo rasgo. En sus primeros experimentos, Mendel realizó una fecundación cruzada de plantas que eran de raza pura de diferentes formas del mismo rasgo, como el color de la flor. Tomó las semillas producidas y las cultivó el año siguiente para determinar los rasgos de los descendientes.

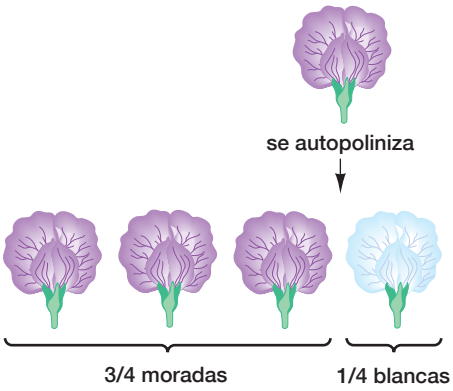
En uno de esos experimentos, Mendel realizó una fecundación cruzada de plantas con flores blancas y plantas con flores moradas, ambas de raza pura. Ésta fue la generación parental, denotada con la letra P. Cuando cultivó las semillas producidas, encontró que todos los descendientes de la primera generación (la primera generación filial, F_1) producían flores moradas (**FIGURA 10-4**). ¿Qué le había pasado al color blanco? Las flores de los híbridos F_1 eran tan moradas como las de sus padres. El color blanco había desaparecido de la generación F_1.

Entonces, Mendel dejó que las flores de las plantas F_1 se autopolinizaran, recogió las semillas y las plantó la siguiente primavera. En la segunda generación filial, F_2, Mendel contó 705 plantas con flores moradas y 224 plantas con flores blancas. Estas cifras son, aproximadamente, tres cuartas partes de flores moradas y una cuarta parte de flores blancas, es decir, una proporción de tres moradas por una blanca (**FIGURA 10-5**). Este resultado mostró que la capacidad de producir flores blancas no desapareció de las plantas F_1, sino que simplemente se había "ocultado".

Mendel dejó que las plantas F_2 se autopolinizaran y produjo una generación más, F_3. Vio que todas las plantas F_2 de flores blancas dieron una descendencia de flores blancas, es decir, eran de raza pura, pues en todas las generaciones que tuvo el tiempo y la paciencia de cultivar, las plantas de flores blancas siempre dieron descendientes de flores blancas. Por el contrario, cuando las plantas F_2 de flores moradas se autopolinizaron, su descendencia fue de dos tipos. Alrededor de un tercio fueron plantas de flores moradas de raza pura, pero los otros dos tercios fueron híbridos que daban descendencia de flores blancas y moradas, de nueva cuenta en la proporción de tres moradas por una blanca. Por tanto, la generación F_2 comprendía una cuarta parte de plantas de raza pura para las flores moradas, una mitad de híbridas moradas y una cuarta parte de raza pura para las flores blancas.


polen
polen
fecundación cruzada
Generación de los padres (P)
planta de flores moradas de raza pura
planta de flores blancas de raza pura
Descendientes de la primera generación filial (F_1)
todas las plantas de flores moradas

▲ **FIGURA 10-4 Cruza de plantas de chícharo de raza pura para flores blancas o moradas** Toda la descendencia da flores moradas.



▲ **FIGURA 10-5 Autopolinización de plantas de chícharo F_1 con flores moradas** Tres cuartas partes de la descendencia dan flores moradas y una cuarta parte, flores blancas.

La herencia de alelos dominantes y recesivos en los cromosomas homólogos explica los resultados de las cruzas de Mendel

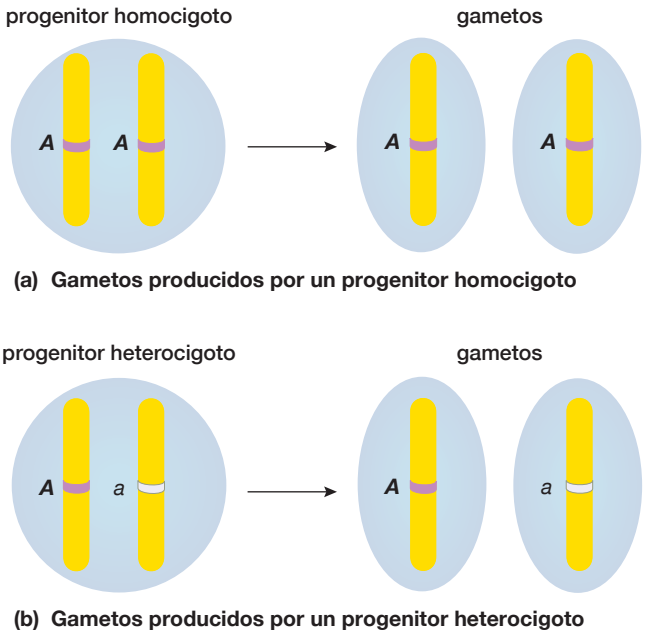
Los resultados de Mendel, completados por los conocimientos modernos sobre los genes y los cromosomas homólogos, nos permiten postular una hipótesis en cinco partes para explicar la herencia de rasgos únicos.

- Cada rasgo está determinado por pares de unidades físicas individuales llamadas *genes*. Cada organismo tiene dos alelos para cada gen, uno en cada cromosoma homólogo. Las plantas de chícharos con flores blancas de raza pura tienen diferentes alelos del gen del color de las flores de las plantas de chícharos con flores moradas de raza pura.
- Cuando hay dos alelos diferentes en un organismo, uno (el alelo **dominante**) puede enmascarar la expresión del otro (el alelo **recesivo**); sin embargo, el alelo recesivo sigue presente. En el chícharo comestible, el alelo de las flores moradas es el dominante y el alelo de las flores blancas, el recesivo.
- Los pares de alelos de los cromosomas homólogos se separan o se segregan unos de otros en la meiosis. Esta conclusión se conoce como la **ley de la segregación** de Mendel. Como resultado, cada gameto recibe sólo un alelo de cada par [a diferencia de los animales, en las plantas los gametos no se forman inmediatamente después de la meiosis (*véanse* las figuras 9-17c y 9-20); sin embargo, más adelante en el ciclo, la planta produce gametos que contienen un alelo de cada par]. Cuando un espermatozoide fecunda un óvulo, el descendiente recibe un alelo del padre (en el espermatozoide) y uno de la madre (en el óvulo).
- La casualidad determina qué alelo se encuentra en un gameto. Como los cromosomas homólogos se separan al azar en la meiosis, la distribución de los alelos a los gametos es también aleatoria.
- Los organismos de raza pura tienen dos copias del mismo alelo para un gen dado y, por tanto, son homocigotos para ese gen. Todos los gametos de un individuo homocigoto reciben el mismo alelo para ese gen (FIGURA 10-6a). Los organismos híbridos tienen dos alelos para un gen y, por consiguiente, son heterocigotos para ese gen. La mitad de los gametos heterocigotos contiene un alelo para ese gen y la otra mitad contiene el otro alelo (FIGURA 10-6b).

Veamos cómo esta hipótesis explica los resultados de los experimentos de Mendel con los colores de las flores (FIGURA 10-7). Si representamos con letras los alelos, asignemos la letra *P* mayúscula al alelo dominante para el color morado de las flores y la *p* minúscula al alelo recesivo del color blanco. Una planta homocigota de flores moradas tiene dos alelos para el color morado (*PP*), mientras que una planta homocigota de flores blancas tiene dos alelos para el color blanco (*pp*). Todos los espermatozoides y óvulos producidos por una planta *PP* portan el alelo *P*, mientras que todos los espermatozoides y óvulos de una planta *pp* llevan el alelo *p* (FIGURA 10-7a).

La primera generación filial F_1 fue producida cuando espermatozoides *P* fecundaron óvulos *p* o cuando espermatozoides *p* fecundaron óvulos *P*. En ambos casos, la generación F_1 era *Pp*. Como *P* domina sobre *p*, todos los descendientes dieron flores moradas (FIGURA 10-7b).

Para la generación F_2, Mendel permitió que plantas heterocigotas F_1 se autopolinizaran. Cada gameto producido por una planta heterocigota *Pp* tenía las mismas probabilidades de recibir el alelo *P* o el alelo *p*. Es decir, una planta heterocigota produce el mismo número de espermatozoides *P* y *p*, y el mismo número de óvulos *P* y *p*. Cuando una planta *Pp* se autopoliniza, cada tipo de espermatozoide tiene las mismas probabilidades de fecundar a cada tipo de óvulo (FIGURA 10-7c). Por tanto, la generación F_2 comprende tres clases de descendientes: *PP*, *Pp* y *pp*. Los tres tipos se presentan aproximadamente en una cuarta parte de *PP* (ho-



▲ **FIGURA 10-6 Distribución de los alelos en los gametos** **(a)** Todos los gametos producidos por los organismos homocigotos contienen el mismo alelo. **(b)** La mitad de los gametos producidos por organismos heterocigotos contienen un alelo y la otra mitad, el otro alelo.

¿Te has preguntado…

por qué los perros tienen tamaños tan variados?

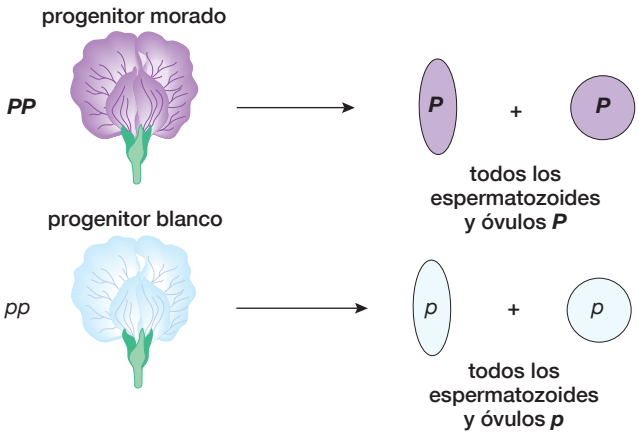
Todos los perros evolucionaron de los lobos. Ahora bien, todos los lobos son más o menos del mismo tamaño, pero los perros varían más que cualquier otro mamífero, del gran danés y el sabueso irlandés al minúsculo chihuahua y poodle miniatura. En 2007, investigadores descubrieron que las razas de perros miniatura son homocigotas para el alelo "pequeño" que codifica el factor de crecimiento parecido a la insulina (FCI), una proteína que ayuda a regular la talla de muchos mamíferos. Las razas grandes llevan por lo menos un alelo "grande". Es probable que los lobos no tengan el alelo "pequeño".

mocigoto morado), una mitad *Pp* (heterocigoto morado) y una cuarta parte *pp* (homocigoto blanco).

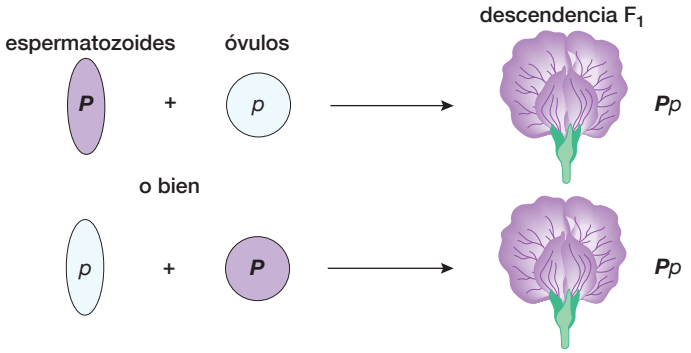
Dos organismos que se ven idénticos pueden contener diferentes combinaciones de alelos. La combinación particular de alelos que lleva un organismo (por ejemplo, *PP* o *Pp*) es su **genotipo**. Los rasgos de un organismo, como su aspecto, conducta, enzimas digestivas, tipo de sangre y otros elementos observables o mensurables, constituyen su **fenotipo**. Como vimos, las plantas con genotipo *PP* o *Pp* tienen el fenotipo de las flores moradas. Por consiguiente, la generación F_2 de los chícharos de Mendel estaba compuesta por tres genotipos (una cuarta parte *PP*, un medio *Pp* y otra cuarta parte *pp*), pero sólo dos fenotipos (tres cuartas partes de flores moradas y una cuarta parte de flores blancas).

Un "registro genético" simple puede predecir genotipos y fenotipos de las células hijas

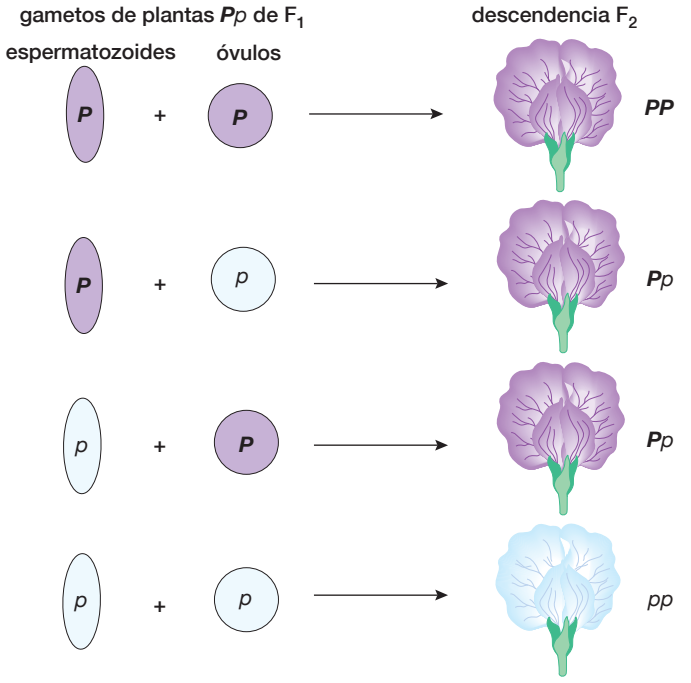
El **método de los cuadrados de Punnett**, así nombrado por el famoso genetista de principios del siglo XX, R.C. Punnett, es una manera cómoda de pronosticar los genotipos y fenotipos de la descendencia. En la FIGURA 10-8 se muestra cómo aplicar el cuadrado de Punnett para determinar la proporción de células hijas que nacen de la autopolinización de una planta que es heterocigota para el color (o las proporciones de descendencia que resulta de dos organismos que son heterocigotos para un rasgo). Esta cifra también da las fracciones que permiten calcular los resultados por medio de las probabilidades de que cada tipo de espermatozoide fecunde cada tipo de óvulo.



(a) Gametos producidos por padres homocigotos



(b) La fusión de los gametos produce la descendencia F_1



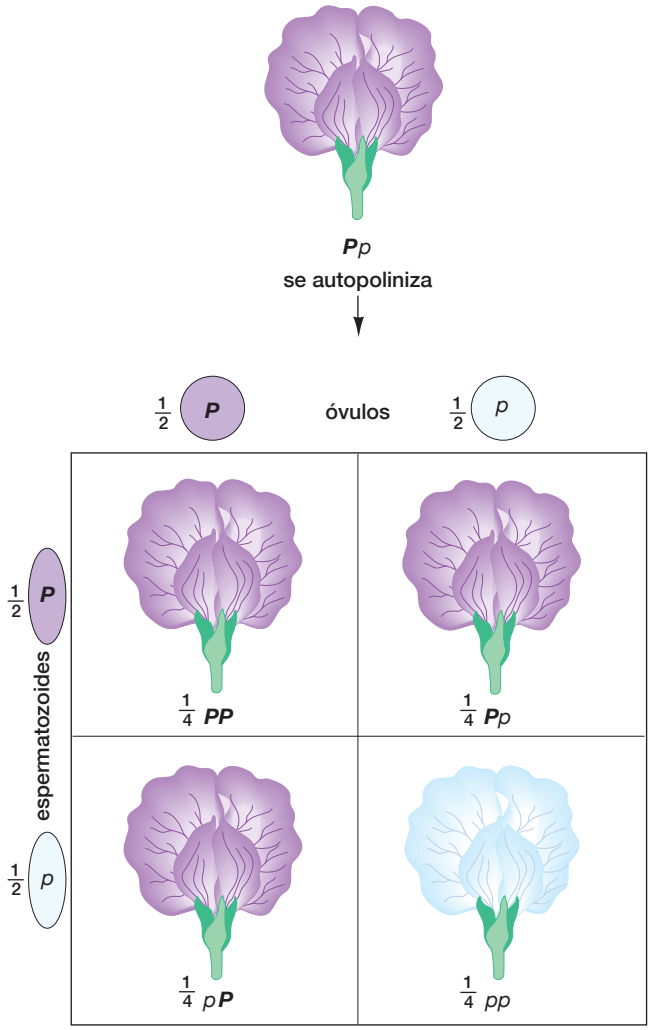
(c) La fusión de gametos de la generación F_1 produce la descendencia F_2

▶ **FIGURA 10-7 La segregación de los alelos y la fusión de los gametos pronosticó la distribución de los alelos y los rasgos en el experimento de Mendel con el color de las flores del chícharo (a)** Generación de los progenitores. Todos los gametos de los progenitores homocigotos contienen el mismo alelo: sólo alelos *P* en los gametos de progenitores *PP* y sólo alelos *pp* en los gametos de los progenitores *pp*. **(b)** Generación F_1: la fusión de gametos que contienen el alelo *P* con gametos que contienen el alelo *p* produce descendencia exclusivamente *Pp*. **(c)** Generación F_2: la mitad de los gametos de los progenitores heterocigotos *Pp* contiene el alelo *P* y la otra mitad contiene el alelo *p*. La fusión de estos gametos produce descendientes *PP*, *Pp* y *pp*.

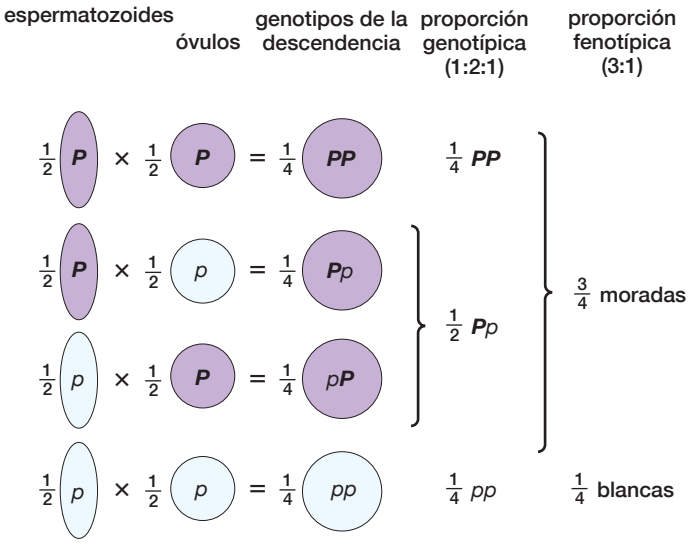
Mientras aplicas estas técnicas de "registro genético", recuerda que en un experimento real la descendencia se presentará *aproximadamente* en las proporciones pronosticadas, porque los espermatozoides y los óvulos con alelos diferentes se encuentran al azar. Veamos un ejemplo, cada vez que se concibe un bebé, tiene una probabilidad 50:50 de ser niño o niña. Sin embargo, muchas familias con dos hijos no tienen niña y niño. La proporción 50:50 de niñas y niños aparece únicamente si promediamos el género de los hijos de muchas familias.

La hipótesis de Mendel puede usarse para predecir el resultado de nuevos tipos de cruzas de rasgos únicos

Es probable que te hayas dado cuenta de que Mendel aplicó el método científico: hizo una observación y la tomó para formular una hipótesis. Pero, ¿es atinada la hipótesis de Mendel en predecir los resultados de otros experimentos? A partir de la hipótesis de que las plantas heterocigotas F_1 tienen un alelo para las flores moradas y uno para las blancas (es decir, que tienen el fenotipo *Pp*), Mendel predijo el resultado de la fecundación cruzada de plantas *Pp* con



(a) Cuadrado de Punnett del cruce de un rasgo único



(b) Cálculo de probabilidades para determinar la descendencia de la cruza de un rasgo único

◀ **FIGURA 10-8 Determinación del resultado de la cruza de un rasgo único** **(a)** El cuadrado de Punnett permite anticipar los genotipos y fenotipos de cruzas específicas; aquí, lo usamos para una cruza entre plantas de chícharo que son heterocigotas para un rasgo único: el color de las flores.

(1) Se asignan letras a los diferentes alelos: mayúsculas para los alelos dominantes y minúsculas para los recesivos.

(2) Se determinan todos los tipos de gametos genéticamente diferentes que pueden producir los progenitores masculino y femenino.

(3) Se traza el cuadrado de Punnett, con las columnas marcadas con los posibles genotipos de los óvulos y las hileras con los posibles genotipos de los espermatozoides (incluimos las fracciones de esos genotipos en cada designación).

(4) Se anota el genotipo de la descendencia en cada columna combinando el genotipo del espermatozoide de su hilera con el genotipo del óvulo en su columna (se multiplican las fracciones de los espermatozoides de cada tipo que aparecen en los encabezados de las columnas por la fracción de los óvulos de cada tipo en los encabezados de las columnas).

(5) Se cuenta el número de descendientes con cada genotipo. Observa que *Pp* es lo mismo que *pP*.

(6) Se convierte el número de descendientes de cada genotipo a una fracción del total de descendientes. En este ejemplo, de cuatro fecundaciones, se prevé que sólo una produzca el genotipo *pp*, así que se pronostica que una cuarta parte del número total de la descendencia producida por la cruza será blanca. Para determinar las fracciones fenotípicas, se suman las fracciones de los genotipos que producirían un fenotipo dado. Por ejemplo, las flores moradas son resultado de $\frac{1}{4}$ *PP* + $\frac{1}{4}$ *Pp* + $\frac{1}{4}$ *pP*, lo que da un total de tres cuartas partes de la descendencia.

(b) También pueden calcularse probabilidades para pronosticar el resultado de la cruza de un solo rasgo. Se determinan las fracciones de óvulos y espermatozoides de cada genotipo y se multiplican estas fracciones para calcular la fracción de los descendientes de cada genotipo. Cuando dos genotipos producen el mismo fenotipo (por ejemplo, *Pp* y *pP*), se suman las fracciones de cada genotipo para determinar la fracción genotípica.

PREGUNTA Si se cruza una planta heterocigota *Pp* con una planta homocigota recesiva *pp*, ¿cuál sería la proporción esperada de la descendencia? ¿En qué difiere de la descendencia de una cruza *PP* × *pp*? Trata de resolver el problema antes de avanzar con tu lectura del texto.

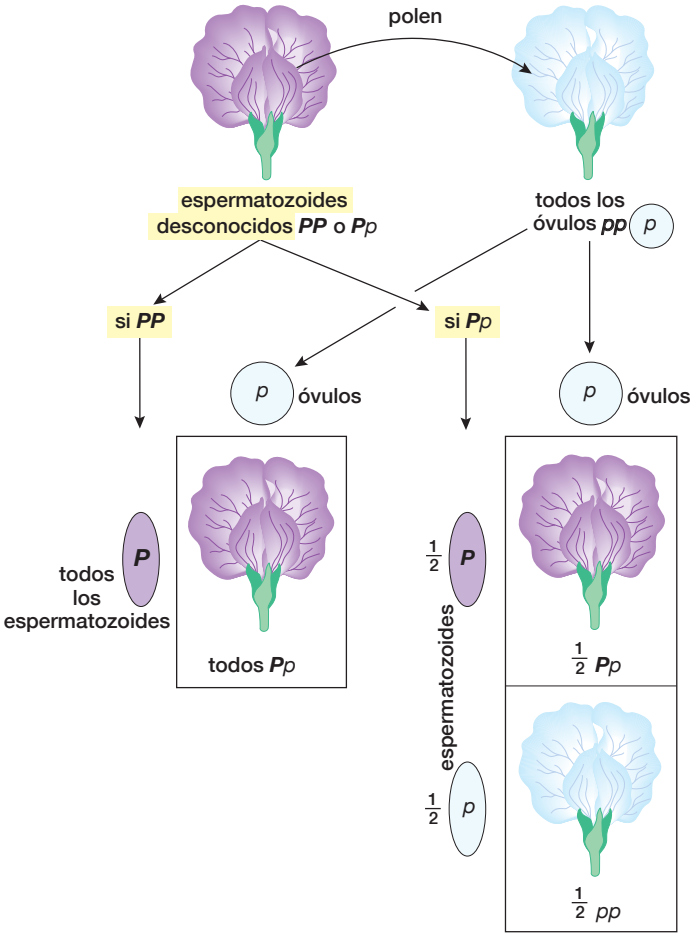
Estudio de caso continuación

Muerte súbita en la cancha

Cuando una persona con síndrome de Marfan tiene hijos con una persona sin el síndrome, los hijos tienen una probabilidad de 50% de heredar la condición. ¿Crees que el síndrome de Marfan se hereda como alelo dominante o recesivo? ¿Por qué? Comprueba tu razonamiento en el apartado "Estudio de caso otro vistazo", al final del capítulo.

plantas homocigotas recesivas blancas (*pp*): debe haber cifras iguales de descendientes *Pp* (flores moradas) y *pp* (flores blancas). Eso fue exactamente lo que encontró.

Este experimento tiene también usos prácticos. La fecundación cruzada de un organismo con un fenotipo dominante (en este caso, la flor morada) pero un genotipo desconocido con un organismo recesivo homocigoto (una flor blanca) prueba si el organismo con el fenotipo dominante es homocigoto o heterocigoto; como es lógico, esto se llama **cruza de prueba** (FIGURA 10-9).



▲ **FIGURA 10-9 Cuadrado de Punnett de una cruza de prueba** Un organismo con un fenotipo dominante puede ser homocigoto o heterocigoto. La cruza de tal organismo con un organismo recesivo homocigoto puede determinar si el organismo dominante era homocigoto (izquierda) o heterocigoto (derecha).

Cuando se cruza un dominante homocigoto (*PP*) con un recesivo homocigoto (*pp*), produce toda la descendencia fenotípicamente dominante, mientras que un dominante heterocigoto (*Pp*) da células hijas con fenotipos dominantes y recesivos en proporción de 1:1 (uno a uno).

10.4 ¿CÓMO SE HEREDAN LOS RASGOS MÚLTIPLES?

Después de haber determinado las modalidades de la herencia de rasgos únicos, Mendel pasó a la más compleja cuestión de la herencia de los rasgos múltiples en las plantas de chícharos (FIGURA 10-10). Para empezar, cruzó plantas que variaban en dos rasgos; por ejemplo, el color de la semilla (amarillo o verde) y la forma (lisa o rugosa). De otras cruzas de plantas con estos rasgos, Mendel ya sabía que el alelo liso del gen de la forma de la semilla (*S*) es dominante sobre el alelo rugoso (*s*) y que el alelo amarillo del gen del color de la semilla (*Y*) es dominante sobre el alelo verde (*y*). Cruzó una planta de raza pura con semillas lisas amarillas (*SSYY*) con una planta de raza pura de semillas rugosas verdes (*ssyy*). La planta *SSYY* produjo únicamente gametos *SY* y la planta *ssyy* produjo únicamente gametos *sy*. Por tanto, todos los descendientes F_1 fueron heterocigotos: genotípicamente *SsYy*, con el fenotipo de las semillas lisas amarillas.

Al hacer que estas plantas heterocigotas F_1 se autofecundaran, Mendel vio que la generación F_2 constó de 315 plantas con

Rasgo	Forma dominante	Forma recesiva
Forma de la semilla	lisa	rugosa
Color de la semilla	amarilla	verde
Forma de la vaina	inflada	constreñida
Color de la vaina	verde	amarilla
Color de la flor	morada	blanca
Ubicación de la flor	en las junturas de las hojas	en la punta de las ramas
Tamaño de la planta	alta (unos 180 cm aprox.)	corta (de 20 a 40 cm aprox.)

▲ **FIGURA 10-10 Rasgos de las plantas de chícharo estudiadas por Gregorio Mendel**

semillas lisas amarillas, 101 con semillas rugosas amarillas, 108 con semillas lisas verdes y 32 con semillas rugosas verdes: una proporción de aproximadamente 9:3:3:1. La descendencia producida por otras cruzas de plantas heterocigotas para dos rasgos también daba proporciones fenotípicas de alrededor de 9:3:3:1.

Mendel postuló que los rasgos se heredan de forma independiente

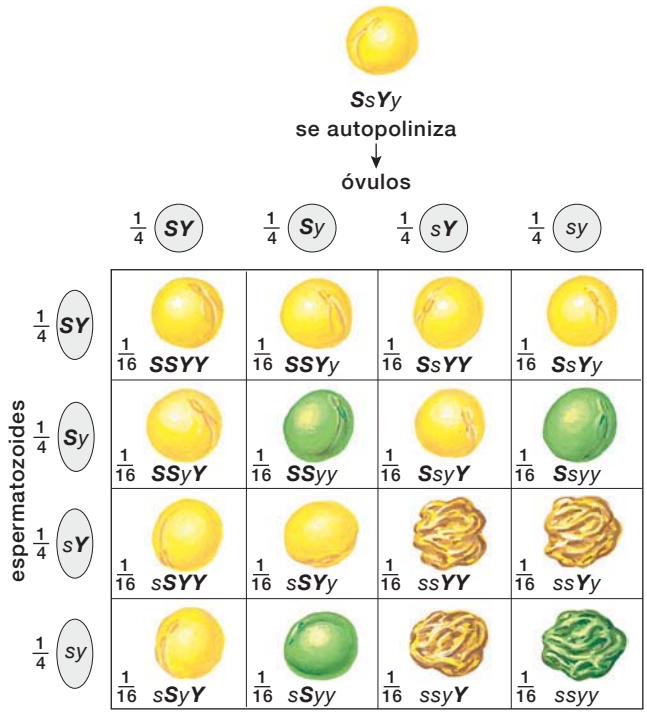
Mendel se dio cuenta de que estos resultados se explicarían si los genes del color y de la forma de las semillas se heredaban de forma independiente y si no se influían unos a otros durante la formación de los gametos. De ser así, y para cada rasgo, tres cuartas partes de la descendencia mostrarían el fenotipo dominante y un cuarto mostraría el fenotipo recesivo. Este resultado fue lo que observó Mendel. Obtuvo 423 plantas con semillas lisas (de cualquier color) y 133 con semillas rugosas (una proporción de 3:1); en este mismo grupo de plantas, 416 produjeron semillas amarillas (de cualquier forma) y 140 produjeron semillas verdes (también alrededor de 3:1). En la **FIGURA 10-11** se explica cómo trazar un cuadro de Punnett o cómo calcular probabilidades para determinar el resultado de una cruza entre organismos que son heterocigotos para dos rasgos.

La herencia independiente de dos o más rasgos se llama **ley de la distribución independiente**. Los rasgos múltiples se heredan de forma independiente si los alelos de un gen están distribuidos en los gametos separados de los alelos de otros genes. Se produce una distribución independiente cuando los rasgos que se estudian están controlados por genes de diferentes pares de cromosomas homólogos. ¿Por qué? Recuerda que en el capítulo 9 vimos el movimiento de los cromosomas en la meiosis. Cuando cromosomas homólogos apareados se alinean en la metafase I, qué homólogo se dirija a cuál polo de la célula es cuestión del azar y la orientación de un par de homólogos no influye en los otros pares. Por tanto, cuando los homólogos se separan en la anafase I, el alelo de un gen del par homólogo 1 se mueve al "norte" no afectando si también el alelo de un gen del par homólogo 2 se mueve al "norte"; es decir, los alelos de los genes de cromosomas diferentes se distribuyen, o reparten, de forma independiente (**FIGURA 10-12**).

En un mundo que no está preparado para ellos, los genios pueden pasar inadvertidos

En 1865, Gregorio Mendel presentó los resultados de sus experimentos sobre la herencia a la Sociedad Brünn para el Estudio de las Ciencias Naturales y fueron publicados al año siguiente. Su trabajo no marcó el comienzo de la genética, ni hizo mella en el estudio de la biología durante la vida de Mendel. Sus experimentos, que después darían lugar a una de las teorías científicas más importantes de la biología, parecieron desvanecerse. Pocos biólogos leyeron su artículo y ninguno se dio cuenta de su relevancia.

Fue en 1900 cuando tres biólogos: Carl Correns, Hugo de Vries y Erich Tschermak, trabajando de forma paralela, independientemente unos de otros y sin conocer la obra de Mendel, redescubrieron el principio de la herencia. Quizá se sintieron muy decepcionados cuando al buscar en la bibliografía científica antes de hacer públicos sus resultados, se dieron cuenta de que Mendel se les había adelantado más de 30 años. Para méri-



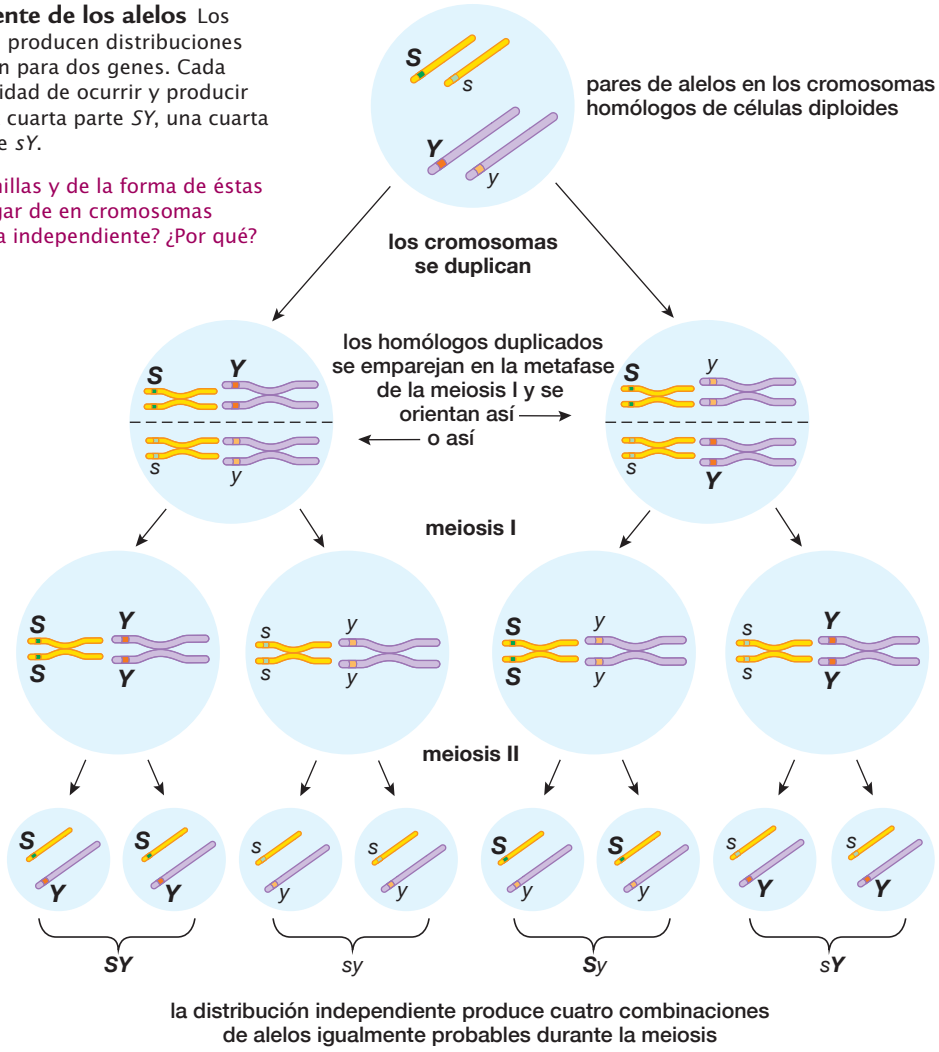
(a) Cuadrado de Punnett de una cruza de dos rasgos

forma de la semilla		color de la semilla			proporción fenotípica (9:3:3:1)
$\frac{3}{4}$ lisa	×	$\frac{3}{4}$ amarilla	=	$\frac{9}{16}$	lisa amarilla
$\frac{3}{4}$ lisa	×	$\frac{1}{4}$ verde	=	$\frac{3}{16}$	lisa verde
$\frac{1}{4}$ rugosa	×	$\frac{3}{4}$ amarilla	=	$\frac{3}{16}$	rugosa amarilla
$\frac{1}{4}$ rugosa	×	$\frac{1}{4}$ verde	=	$\frac{1}{16}$	rugosa verde

(b) Cálculo de probabilidades para determinar la descendencia de una cruza de dos rasgos

▲ FIGURA 10-11 Predicción de los genotipos y fenotipos de una cruza entre progenitores heterocigotos para dos rasgos En las semillas de chícharo, el color amarillo (*Y*) es dominante sobre el verde (*y*) y la forma lisa (*S*) es dominante sobre la rugosa (*s*). **(a)** Análisis en el cuadrado de Punnett. En esta cruza, un individuo heterocigoto para ambos rasgos se autopoliniza. En una cruza de dos genes independientes, los tipos de gametos constan de todas las posibles combinaciones de alelos de los dos genes: *S* con *Y*, *S* con *y*, *s* con *Y* y *s* con *y*. Se colocan estas combinaciones de gametos como designaciones de las hileras y las columnas del cuadrado de Punnett y se calcula la descendencia como se explicó en la figura 10-8. Observa que el cuadrado de Punnett predice tanto la frecuencia de las combinaciones de rasgos ($\frac{9}{16}$ lisa amarilla, $\frac{3}{16}$ lisa verde, $\frac{3}{16}$ rugosa amarilla y $\frac{1}{16}$ rugosa verde) como la frecuencia de los rasgos por separado ($\frac{3}{4}$ amarilla, $\frac{1}{4}$ verde, $\frac{3}{4}$ lisa y $\frac{1}{4}$ rugosa). **(b)** La teoría de las probabilidades establece que la probabilidad de dos eventos independientes es el producto (la multiplicación) de sus probabilidades por separado. La *forma* de la semilla es independiente de su *color*. Por tanto, multiplicar las probabilidades independientes de los genotipos o fenotipos de cada rasgo produce las frecuencias pronosticadas para los genotipos o fenotipos combinados de la descendencia. Estas proporciones son idénticas a las que se obtienen con el cuadrado de Punnett.

PREGUNTA ¿El genotipo de una planta con semillas lisas amarillas puede revelarse mediante una cruza de prueba con una planta que dé semillas verdes rugosas?


pares de alelos en los cromosomas homólogos de células diploides
los cromosomas se duplican
los homólogos duplicados se emparejan en la metafase de la meiosis I y se orientan así
o así
meiosis I
meiosis II
SY
sy
Sy
sY
la distribución independiente produce cuatro combinaciones de alelos igualmente probables durante la meiosis

▶ **FIGURA 10-12 Distribución independiente de los alelos** Los movimientos de los cromosomas en la meiosis producen distribuciones independientes de alelos, que aquí se muestran para dos genes. Cada combinación de alelos tiene la misma probabilidad de ocurrir y producir gametos en las proporciones predichas de una cuarta parte *SY*, una cuarta parte *sy*, una cuarta parte *Sy* y una cuarta parte *sY*.

PREGUNTA Si los genes del color de las semillas y de la forma de éstas se encontraran en el mismo cromosoma en lugar de en cromosomas diferentes, ¿sus alelos se distribuirían de forma independiente? ¿Por qué?

to suyo, aceptaron donosamente la importancia del trabajo del monje austriaco, quien murió en 1884.

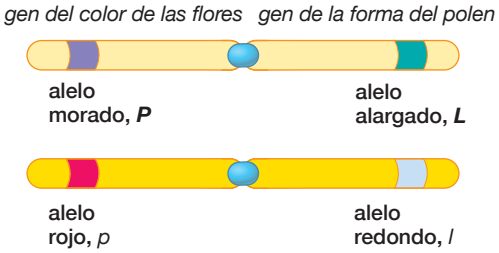
10.5 ¿CÓMO SE HEREDAN LOS GENES SITUADOS EN EL MISMO CROMOSOMA?

Gregorio Mendel no sabía nada sobre la naturaleza física de los genes ni de los cromosomas. Mucho después, cuando los científicos descubrieron que los cromosomas son los vehículos de la herencia, se hizo obvio que había muchos más rasgos (y, por tanto, muchos más genes) que cromosomas. Ahora sabemos que los genes son parte de los cromosomas y que cada cromosoma contiene muchos genes (hasta varios miles en los cromosomas muy grandes). Estos hechos tienen importantes implicaciones para la herencia.

Los genes del mismo cromosoma tienden a heredarse juntos

Ahora sabemos que los cromosomas, no los genes, se distribuyen por separado durante la meiosis I. Por tanto, los genes situados en *diferentes cromosomas* se distribuyen de forma independiente en gametos. Por el contrario, los genes del *mismo cromosoma* se heredan juntos, un fenómeno llamado **ligamiento**. Uno de los primeros pares de genes ligados se descubrió en la planta de chícharo de olor, una especie diferente de la planta de chícharo comestible de Mendel. En las plantas de chícharos de olor, el gen del color de la flor (morada o roja) y el gen de la forma del grano de polen (redondo o alargado) se transmiten en el mismo cromosoma. Así, los alelos de estos genes se distribuyen juntos en la meiosis y se heredan juntos.

Pensemos en una planta heterocigota de chícharo de olor con flores moradas y polen alargado (**FIGURA 10-13**). Observa que el alelo dominante morado del gen del color de la flor y el alelo dominante alargado del gen de la forma del polen se encuentran en un cromosoma homólogo (*véase* la figura 10-13, arriba). El alelo recesivo rojo del gen del color de la flor y el alelo recesivo redondo del gen de la forma del polen se encuentran en el otro homólogo (*véase* la figura 10-13, abajo). Por tanto, es probable que los gametos producidos por esta planta tengan alelos morado y largo o bien alelos rojo y redondo. Este esquema de herencia no cumple la ley de la distribución independiente porque los alelos del color de la flor y de la forma del polen no se distribuyen de forma independiente uno del otro, sino que se quedan juntos en la meiosis.



▲ **FIGURA 10-13 Genes ligados en cromosomas homólogos en las plantas del chícharo de olor** Los genes del color de las flores y la forma del polen se encuentran en el mismo cromosoma, así que tienden a heredarse juntos.

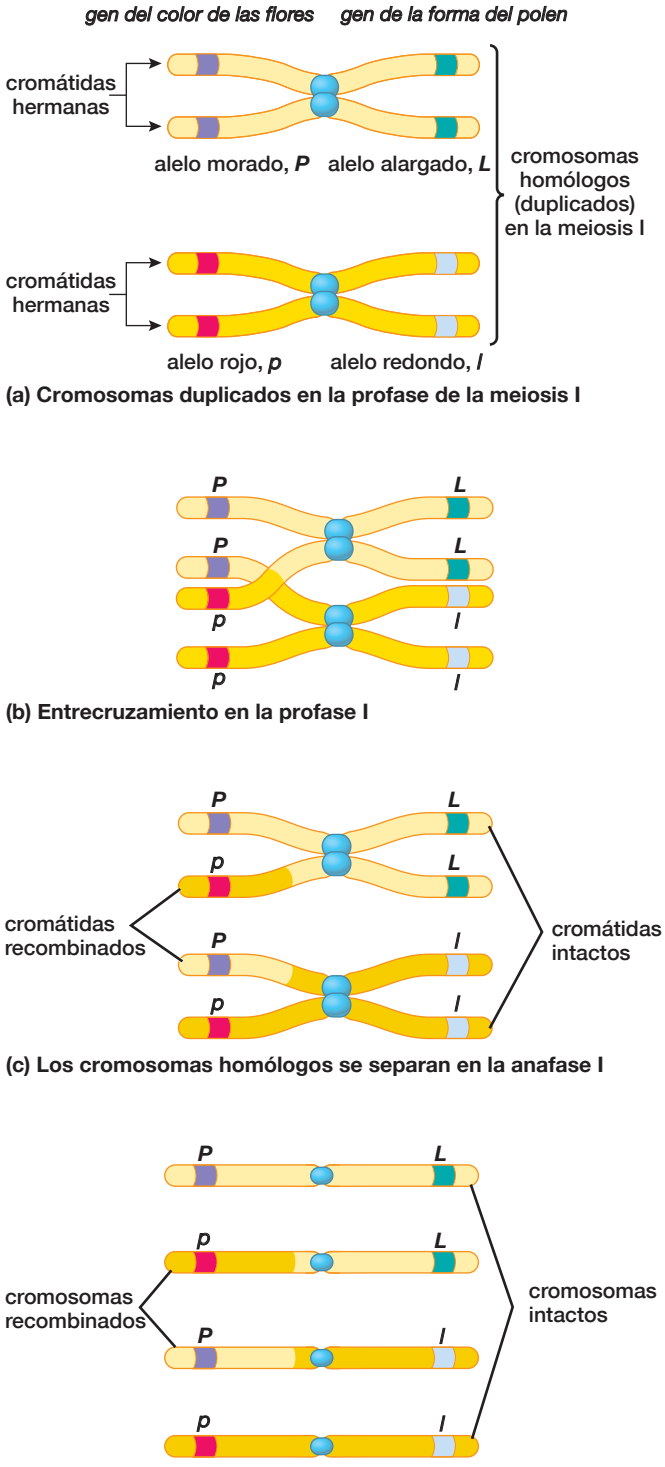
Los cruzamientos producen nuevas combinaciones de alelos ligados

Aunque *tienden* a heredarse juntos, los genes del mismo cromosoma no *siempre* se quedan juntos. Si se hace una fecundación cruzada de dos plantas de chícharos de olor con los cromosomas que se indican en la figura 10-13, sería de esperarse que toda la descendencia tuviera flores moradas con granos de polen alargados, o bien, flores rojas con granos de polen redondos (trata de resolverlo con un cuadrado de Punnett). Sin embargo, en la realidad se suelen encontrar algunas plantas en las que los genes del color y la forma del polen se heredaron como si no estuvieran ligados; es decir, parte de la descendencia tiene flores moradas y polen redondo y parte tiene flores rojas y polen alargado. ¿A qué se debe esto?

Como vimos en el capítulo 9, durante la profase I de la meiosis, los cromosomas homólogos a veces intercambian partes por entrecruzamiento (*véase* la figura 9-16). En casi todos los cromosomas ocurre por lo menos un intercambio entre cada par homólogo durante la división meiótica. El intercambio de segmentos correspondientes de ADN durante el entrecruzamiento produce nuevas combinaciones de alelos en los dos cromosomas homólogos. Luego, cuando los homólogos se separan en la anafase I, los cromosomas que reciben las hijas haploides tienen diferentes juegos de alelos que los cromosomas de la célula original.

El entrecruzamiento durante la meiosis explica la **recombinación genética**, la aparición de nuevas combinaciones de alelos que estaban previamente enlazados. En la profase I, los cromosomas homólogos duplicados se emparejan (FIGURA 10-14a). Cada homólogo tendrá una o más regiones en que haya un entrecruzamiento. Imagina que en el entrecruzamiento se intercambian los alelos del color de las flores entre cromátidas no hermanas de los dos homólogos (FIGURA 10-14b). En la anafase I, los homólogos separados tendrán una cromátida que lleve parte del ADN de una cromátida del otro homólogo (FIGURA 10-14c). En la meiosis II se distribuyen cuatro tipos de cromosomas a las cuatro células hijas haploides: dos cromosomas intactos y dos cromosomas recombinados (FIGURA 10-14d).

Por tanto, se producirán algunos gametos con las siguientes cuatro configuraciones: *PL* y *pl* (los tipos de los progenitores) y *Pl* y *pL* (los cromosomas recombinados). Si un espermatozoide con un cromosoma *Pl* fecunda un óvulo con un cromosoma *pl*, la planta resultante tendrá flores púrpuras (*Pp*) y polen redondo (*ll*). Si un espermatozoide con cromosoma *pL* fecunda un óvulo con un cromosoma *pl*, la descendencia tendrá flores rojas (*pp*) y polen alargado (*Ll*).



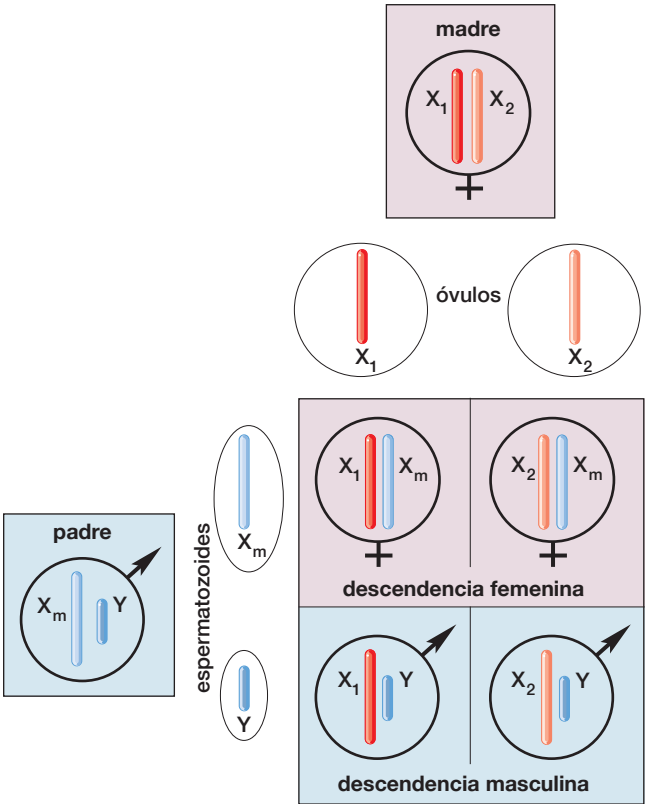
▲ **FIGURA 10-14 En el entrecruzamiento se recombinan los alelos de cromosomas homólogos** **(a)** En la profase de la meiosis I se emparejan cromosomas homólogos duplicados. **(b)** Cromátidas no hermanas de los dos homólogos intercambian partes por entrecruzamiento. **(c)** Cuando los cromosomas homólogos se separan en la anafase de la meiosis I, una cromátida de cada uno de los homólogos contiene parte del ADN de una cromátida del otro homólogo. **(d)** Después de la meiosis II, dos de las células haploides hijas reciben cromosomas intactos y dos reciben cromosomas recombinados. Los cromosomas recombinados tienen una disposición de los alelos que no coincide con los cromosomas originarios.

No es de sorprender que cuanto más lejos estén los genes en un cromosoma, más probable será que haya un entrecruzamiento entre ellos. Dos genes muy próximos en un cromosoma casi nunca se separan por entrecruzamiento, pero si dos genes están muy apartados, su entrecruzamiento es tan frecuente que parece distribución independiente, como si estuviesen en cromosomas diferentes. Cuando Gregorio Mendel descubrió la distribución independiente, no sólo fue inteligente y perceptivo, sino que también tuvo suerte. Los siete rasgos que estudió eran controlados por genes que estaban en cuatro cromosomas diferentes. Observó la distribución independiente porque los genes que estaban en el mismo cromosoma se hallaban muy separados.

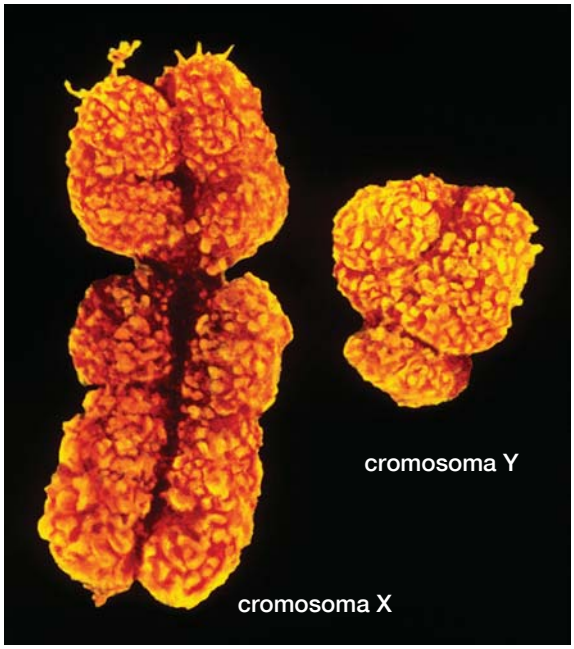
10.6 ¿CÓMO SE DETERMINA GENÉTICAMENTE EL SEXO?

En los mamíferos, el sexo de un individuo está determinado por un par especial de cromosomas, los **cromosomas sexuales**. Las hembras tienen dos cromosomas sexuales idénticos, llamados **cromosomas X**, mientras que los machos tienen un cromosoma X y un **cromosoma Y** (FIGURA 10-15). Aunque el cromosoma Y es mucho más pequeño que el cromosoma X, una pequeña parte de ambos cromosomas sexuales es homólogo. Como resultado, los cromosomas X y Y se emparejan durante la profase de la meiosis y se separan en la anafase I. Los demás cromosomas, que se presentan en pares con la misma apariencia en hembras que en machos, se llaman **autosomas**.

En los organismos en que los machos son XY y las hembras XX, el cromosoma sexual que porta el espermatozoide determina el sexo del producto (FIGURA 10-16). En la formación de los espermatozoides, los cromosomas sexuales se separan y cada espermatozoide recibe el cromosoma X o el cromosoma Y (más un miembro de cada par de autosomas). Los cromosomas también se segregan durante la formación de los óvulos, pero como las hembras tienen dos cromosomas X, cada óvulo recibe un cromosoma X (junto con un miembro de cada par de autosomas). Así, se produce un descendiente macho si un óvulo es fecundado por un espermatozoide que lleve un cromosoma Y y una hembra si es fecundado por un espermatozoide que lleve un cromosoma X.



▲ **FIGURA 10-16 Determinación del sexo en los mamíferos** La descendencia masculina recibe su cromosoma Y de su padre; la descendencia femenina recibe el cromosoma X del padre (marcado X_m). Tanto los machos como las hembras reciben un cromosoma X (X_1 o X_2) de su madre.



▲ **FIGURA 10-15 Micrografía de los cromosomas sexuales humanos** El cromosoma Y (derecha), que tiene pocos genes, es mucho más pequeño que el cromosoma X (izquierda).

10.7 ¿CÓMO SE HEREDAN LOS GENES LIGADOS A LOS CROMOSOMAS SEXUALES?

Los genes ligados a los cromosomas sexuales se encuentran sólo en el cromosoma X o sólo en el cromosoma Y

Se dice que los genes que se encuentran en un cromosoma sexual y no en el otro están **ligados a los cromosomas sexuales**. En muchas especies de animales, el cromosoma Y porta sólo algunos genes. En los seres humanos, el cromosoma Y tiene algunas docenas de genes (probablemente menos de 80), muchos de los cuales cumplen una función en la reproducción masculina. El gen ligado más conocido a un cromosoma Y es *SRY*, la región que determina el sexo en el cromosoma Y fue descubierta en 1990. En la vida embrionaria, la acción de este gen pone en movimiento toda la ruta de desarrollo masculina. En condiciones normales, *SRY* está ligado 100% al sexo masculino en el cromosoma Y.

En contraste con el pequeño cromosoma Y, el cromosoma X contiene más de 1,000 genes, pocos de los cuales tienen una función concreta en la reproducción femenina. Casi ninguno de los genes del cromosoma X tiene un equivalente en el cromosoma Y, incluso en cuanto a rasgos que son tan importantes en ambos sexos como la visión cromática, coagulación de la sangre y ciertas proteínas estructurales de los músculos.

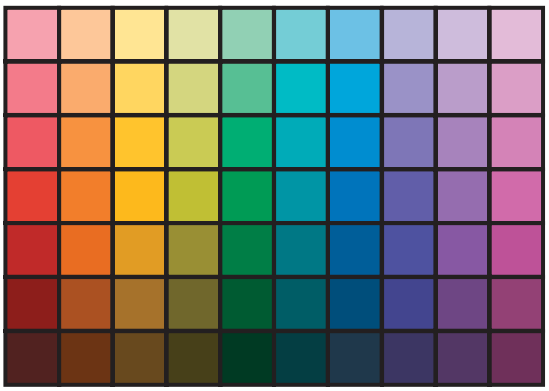
¿Qué efecto tiene en la herencia los genes ligados al cromosoma X? Como las hembras tienen dos cromosomas X, pueden ser homocigotas o heterocigotas para los genes del cromosoma X y se expresarán las relaciones de dominantes y recesivos entre los alelos. Por el contrario, los machos expresan completamente todos los alelos que tienen en su único cromosoma X, independientemente de que sean dominantes o recesivos.

Tomemos un ejemplo conocido: la ceguera a los colores rojo y verde (**FIGURA 10-17**). La ceguera al color está causada por alelos recesivos en cualquiera de dos genes situados en el cromosoma X. Los alelos dominantes normales de estos genes (vamos a llamarlos *C*) codifican proteínas, gracias a las cuales un conjunto de células oculares para la visión cromática, llamadas *conos*, son más sensibles a la luz roja y los de otro grupo son más sensibles a la luz verde (**FIGURA 10-17a**). Hay varios alelos recesivos defectuosos de estos genes (vamos a llamarlos *c*). En los casos más extremos, uno de los genes falta en un cromosoma X, o bien, alelos defectuosos codifican proteínas que hacen que ambos grupos de conos sean igualmente sensibles a la luz roja y a la verde. Por consiguiente, la persona afectada no puede distinguir un color del otro (**FIGURA 10-17b**).

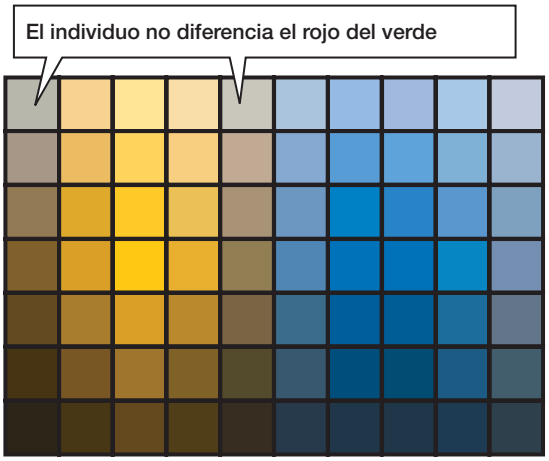
¿Cómo se hereda la ceguera al color? Un hombre puede tener un genotipo *CY* o *cY*, lo que significa que tiene un alelo de visión cromática *C* o *c* en su cromosoma X y ningún gen correspondiente en su cromosoma Y. Por tanto, tendrá visión cromática normal si su cromosoma X lleva el alelo *C* o será ciego al color si lleva el alelo *c*. Una mujer puede ser *CC*, *Cc* o *cc*. Las mujeres con los genotipos *CC* o *Cc* tendrán una visión cromática normal; sólo las mujeres con genotipo *cc* serán ciegas al color. Aproximadamente 7% de los hombres tienen defectos de la visión cromática. Entre las mujeres, alrededor de 93% son homocigotas normales *CC*, 7% son heterocigotas normales *Cc* y menos de 0.5% son ciegas al color *cc*.

Un hombre ciego al color (*cY*) transmitirá su alelo defectuoso sólo a sus hijas, porque únicamente ellas heredan su cromosoma X. Ahora bien, las hijas tendrán visión cromática normal, porque también heredan un alelo *C* normal de su madre, que muy probablemente es homocigota normal *CC*.

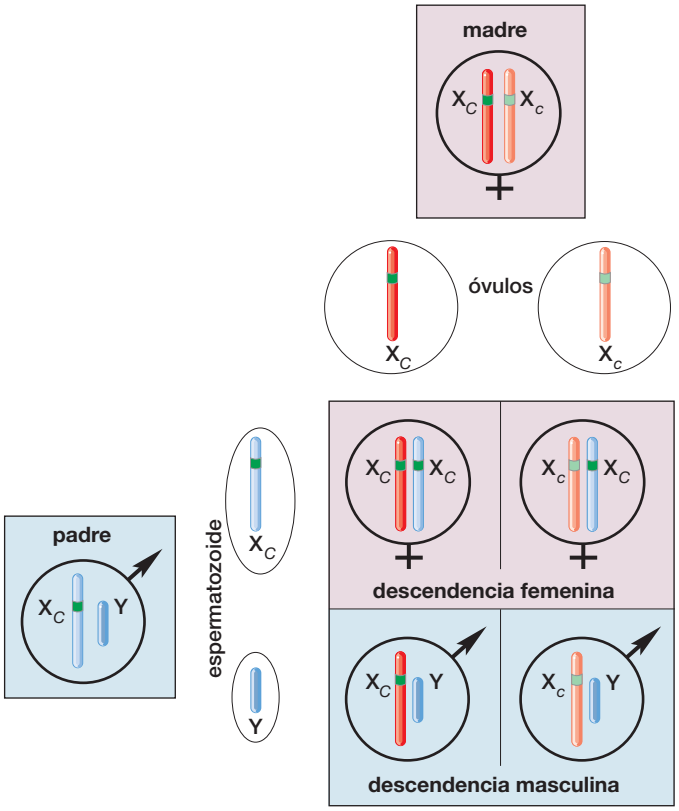
Una mujer heterocigota (*Cc*), aunque tenga visión cromática normal, transmitirá su alelo defectuoso a la mitad de sus hijos (**FIGURA 10-17c**). Estos hijos serán ciegos al color (*cY*). La otra mitad de los hijos heredarán su alelo funcional y tendrán visión cromática normal (*CY*).



(a) Visión a color normal



(b) Ceguera a los colores rojo y verde



(c) Hijos esperados de un hombre con visión cromática normal (*CY*) y una mujer heterocigota (*Cc*)

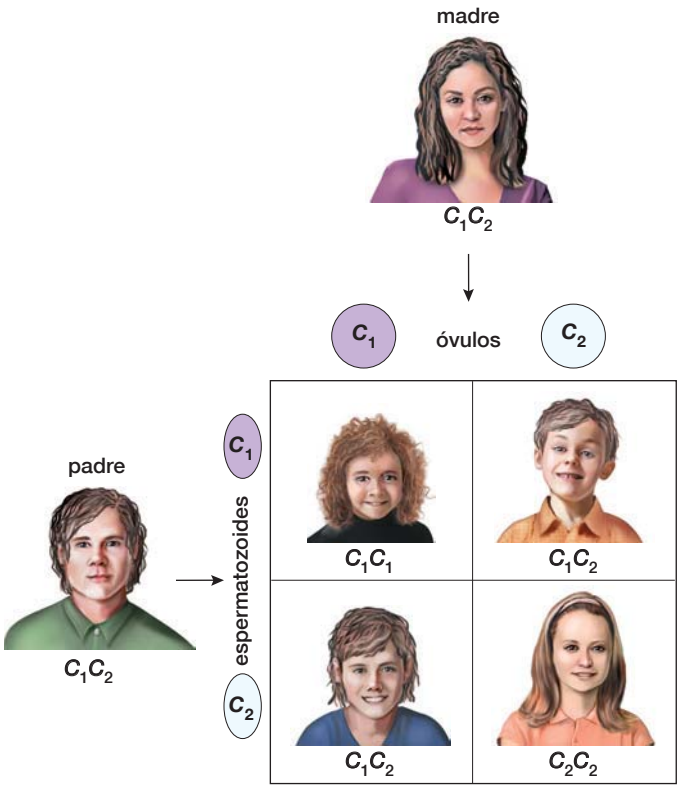
▶ **FIGURA 10-17 Herencia ligada a los cromosomas sexuales de la ceguera al color** Las rejillas cromáticas sirven para comparar **(a)** la visión normal al color y **(b)** la deficiencia de la visión de los colores rojo y verde. Por lo regular, una persona afectada no es realmente "ciega" al color, pues ve la mayor parte de los colores que ven las personas normales, pero no tan bien. **(c)** Cuadro de Punnett que muestra la herencia de la ceguera al color de una mujer heterocigota (*Cc*) a sus hijos.

10.8 ¿LAS LEYES DE LA HERENCIA DE MENDEL SE APLICAN EN TODOS LOS RASGOS?

En nuestra exposición de la herencia, hasta este momento, hemos hecho algunas suposiciones simplificadoras: que cada rasgo está controlado completamente por un gen único, que sólo hay dos posibles alelos en cada gen y que un alelo es completamente dominante respecto de otro, que es recesivo. Sin embargo, casi todos los rasgos tienen influencias más variadas y sutiles.

Dominancia incompleta: el fenotipo de los heterocigotos es intermediario entre los fenotipos de los homocigotos

Cuando uno de los alelos es completamente dominante respecto a otro, los heterocigotos con un alelo dominante tienen el mismo fenotipo que los homocigotos con dos alelos dominantes (*véanse* las figuras 10-8 y 10-9). Sin embargo, las relaciones entre alelos no siempre son simples. Cuando el fenotipo heterocigoto es intermedio de dos fenotipos homocigotos, el esquema de la herencia se llama **dominancia incompleta**. En los seres humanos, la textura del cabello está influida por un gen con dos alelos que no son completamente dominantes, a los que llamaremos C_1 y C_2 (FIGURA 10-18). Una persona con dos copias del alelo C_1 tiene el cabello rizado; dos copias del alelo C_2 producen cabello lacio. Los heterocigotos, con el genotipo C_1C_2, tienen cabello ondulado. Si dos personas de cabello ondulado se casan, pueden tener hijos con cualquiera de los tres tipos, con probabilidades de una cuarta parte rizado (C_1C_1), un medio ondulado (C_1C_2) y una cuarta parte lacio (C_2C_2).



▲ **FIGURA 10-18 Dominancia incompleta** La herencia de la textura del pelo en los seres humanos es un ejemplo de dominancia incompleta. En tales casos, denotamos con letras mayúsculas ambos alelos, aquí C_1 y C_2. Los homocigotos pueden tener cabello rizado (C_1C_1) o lacio (C_2C_2). Los heterocigotos (C_1C_2) tienen el pelo ondulado. Los hijos de un hombre y una mujer de pelo rizado pueden tener el pelo rizado, lacio u ondulado, en la proporción aproximada de una cuarta parte rizado, una mitad ondulado y una cuarta parte lacio.

Un gen único puede tener múltiples alelos

Los alelos surgen por mutación y el mismo gen en diferentes individuos puede tener mutaciones distintas que produzcan, cada una, un nuevo alelo. Por consiguiente, aunque un *individuo* puede tener cuando más dos alelos diferentes, una *especie* puede tener **alelos múltiples** de muchos de sus genes. Hay alelos múltiples para muchos trastornos genéticos humanos, como el síndrome de Marfan, la distrofia muscular de Duchenne (*véase* el apartado "Guardián de la salud: Distrofia muscular" en las páginas 194-195) y la fibrosis quística (*véase* el estudio de caso del capítulo 12).

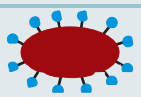
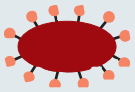
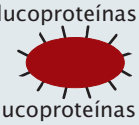
Los tipos de sangre humana son un ejemplo de alelos múltiples de un único gen, con un añadido al esquema de la herencia. Los tipos sanguíneos A, B, AB u O son resultado de tres alelos de un solo gen en el cromosoma 9 (por simplicidad, los llamaremos alelos *A*, *B* y *o*). Este gen codifica la enzima que agrega moléculas de carbohidratos a los extremos de glucoproteínas que se proyectan de la superficie de los glóbulos rojos. Los alelos *A* y *B* codifican las enzimas que agregan diferentes carbohidratos a las glucoproteínas (llamaremos a las glucoproteínas resultantes *A* y *B*). El alelo *o* codifica una enzima no funcional que no agrega ninguna molécula de carbohidrato.

Una persona puede tener uno de seis genotipos: *AA*, *BB*, *AB*, *Ao*, *Bo* u *oo* (Tabla 10-1). Los alelos *A* y *B* son dominantes sobre *o*; por tanto, las personas con genotipos *AA* o *Ao* tienen únicamente glucoproteínas de tipo A y su tipo de sangre es A. Quienes tienen los genotipos *BB* o *Bo* sintetizan únicamente las glucoproteínas de tipo B y tienen tipo de sangre B. Los individuos homocigotos recesivos *oo* carecen de ambos tipos de glucoproteínas y tienen sangre tipo O. En las personas con tipo de sangre AB están presentes las dos enzimas, así que la membrana plasmática de sus glóbulos rojos tiene glucoproteínas A y B. Cuando los heterocigotos expresan fenotipos de los dos homocigotos (en este caso, glucoproteínas A y B) el esquema de la herencia se llama **codominancia** y se dice que los alelos son codominantes uno del otro.

Las personas forman anticuerpos del tipo de las glucoproteínas que no tienen. Estos anticuerpos son proteínas en el plasma sanguíneo que se unen a glucoproteínas extrañas cuando reconocen diversas moléculas de carbohidratos. Los anticuerpos hacen que los glóbulos que llevan las glucoproteínas extrañas se agrupen y se rompan. Los grupos resultantes y fragmentos pueden obstruir vasos sanguíneos pequeños y dañar órganos vitales, como el cerebro, corazón, pulmones o riñones. Esto significa que el tipo de sangre debe ser identificado y concordado con precisión antes de hacer una transfusión sanguínea.

El tipo de sangre O, que no tiene carbohidratos, no es atacado por anticuerpos en sangre A, B ni AB, así que puede ser transfundido con seguridad a los otros tipos (los anticuerpos presentes en la sangre transfundida quedan demasiado diluidos para causar problemas). A las personas con tipo de sangre O se les llama "donadores universales". Pero la sangre tipo O lleva anticuerpos de las glucoproteínas A o B, así que los individuos de tipo

Tabla 10-1 Características de los grupos sanguíneos

Tipo de sangre	Genotipo	Glóbulos rojos	Tiene anticuerpos en plasma para:	Puede recibir sangre de:	Puede donar sangre a:	Frecuencia en Estados Unidos
A	*AA* o *Ao*	 Glucoproteína A	Glucoproteína B	A u O (sangre sin glucoproteína B)	A o AB	40%
B	*BB* o *Bo*	 Glucoproteína B	Glucoproteína A	B u O (sangre sin glucoproteína A)	B o AB	10%
AB	*AB*	Glucoproteínas A y B	Ninguna glucoproteína A ni B	AB, A, B, O (receptor universal)	AB	4%
O	*oo*	 Sin glucoproteínas A ni B	Glucoproteínas A y B	O (sangre sin glucoproteínas A ni B)	O, AB, A, B (donador universal)	46%

O sólo pueden recibir transfusiones de sangre del mismo tipo. En la tabla 10-1 se resumen los tipos de sangre y las características de las transfusiones.

Muchos rasgos están influidos por varios genes

Si miras a tus compañeros, verás que tienen distinta estatura, color de piel y complexión. Estos rasgos no están gobernados por genes únicos, sino por la interacción de dos o más genes, así como por las interacciones con el entorno. Muchos rasgos, como la estatura, peso, color de ojos o de piel, pueden tener varios fenotipos, o bien, mostrar variaciones continuas que no pueden separarse en categorías distintas y bien definidas. Lo anterior es un ejemplo de **herencia poligénica**, una forma de herencia en la que la interacción de dos o más genes contribuye a un fenotipo único.

Como te imaginarás, cuantos más genes contribuyan a un rasgo único, mayor es el número de fenotipos y más estrechas las distinciones entre ellos. Cuando tres o más pares de genes contribuyen a un rasgo, las diferencias entre fenotipos son muy pequeñas. Por ejemplo, aunque nadie entiende completamente cómo se hereda el color de la piel en los seres humanos, probablemente este factor está controlado por al menos tres genes, cada uno con pares de alelos de dominancia incompleta (**FIGURA 10-19a**). Si el entorno también contribuye significativamente al rasgo (por ejemplo, la exposición a la luz solar), hay prácticamente una variación continua en el fenotipo (**FIGURA 10-19b**).

Genes únicos tienen múltiples efectos en un fenotipo

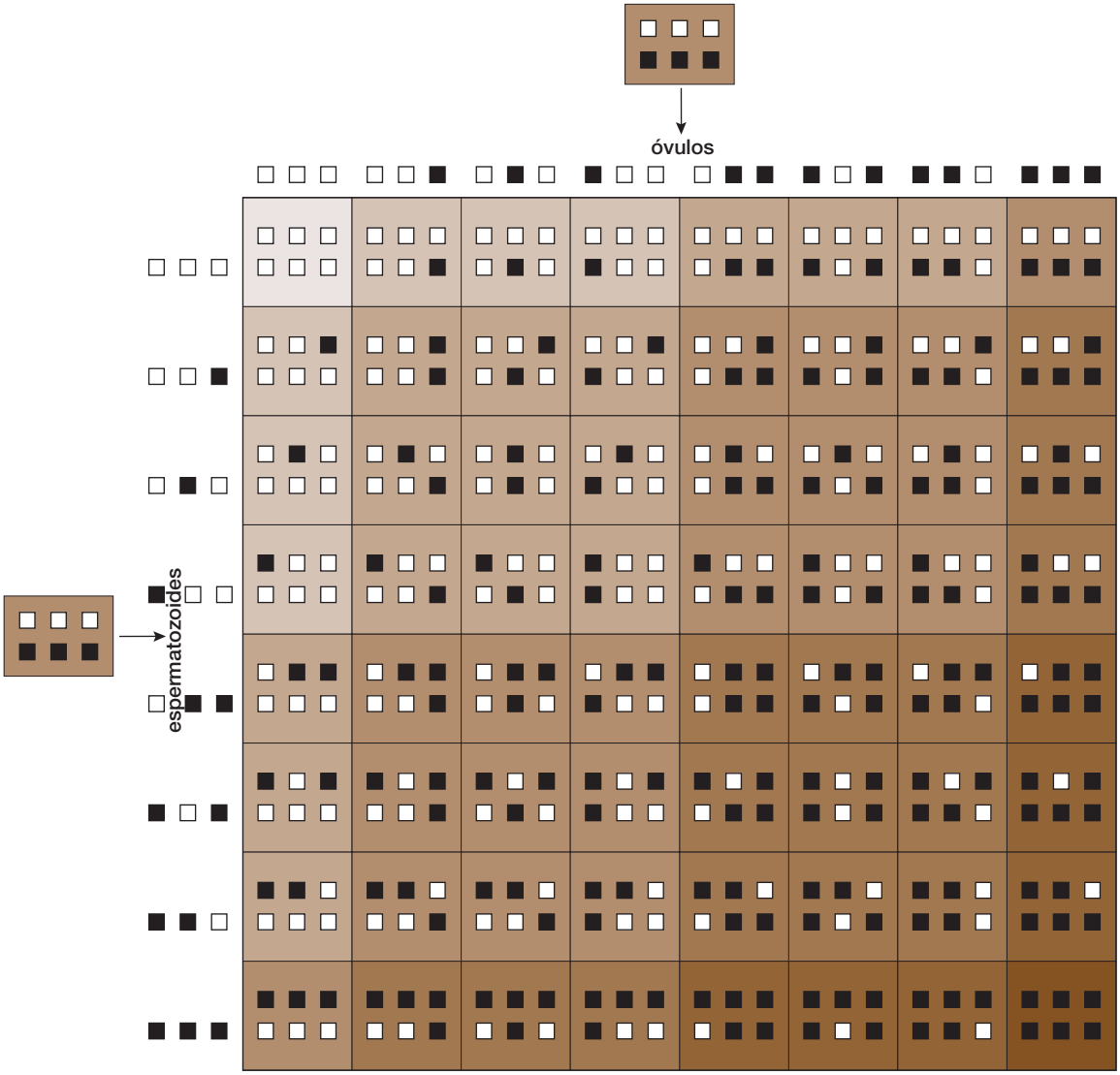
Acabamos de ver que un fenotipo único puede ser el resultado de la interacción de varios genes. Lo contrario también ocurre: es común que genes únicos tengan múltiples efectos fenotípicos, un fenómeno llamado **pleiotropía**. Un buen ejemplo es el gen *SRY* del cromosoma Y. El gen *SRY* codifica una proteína que activa otros genes, los cuales codifican proteínas que estimulan el desarrollo masculino de un embrión. Por la influencia de los genes que activa la proteína SRY, los órganos sexuales se convierten en testículos. A continuación, los testículos producen hormonas sexuales que estimulan el desarrollo de los órganos reproductores masculinos internos y externos, como la próstata y el pene.

El ambiente influye en la expresión de los genes

Un organismo no es únicamente la suma de sus genes. Además de su genotipo, el ambiente en el que vive afecta profundamente su genotipo. Un sorprendente ejemplo del efecto del ambiente en la acción de los genes se encuentra en los gatos siameses. Todos los gatos siameses nacen con el pelaje claro, pero en las primeras semanas, sus orejas, nariz, garras y cola se oscurecen (**FIGURA 10-20**). De hecho, un gato siamés puede tener el genotipo del pelaje oscuro en todo el cuerpo, pero la enzima que produce el pigmento oscuro se inactiva a temperaturas de más de 34 °C. Antes de nacer, las crías están tibias dentro del útero materno, así que los gatitos recién nacidos tienen todo el cuerpo cubierto de pelaje claro. Cuando nacen, las orejas, nariz, garras y cola se enfrían más que el resto del cuerpo y ahí se produce el pigmento.

Casi todas las influencias ambientales son más complicadas y sutiles que esto. Las influencias ambientales complejas son muy comunes en las características humanas. Los efectos ambientales de la exposición al Sol modifican el rasgo poligénico del color de la piel (*véase* la figura 10-19b). La nutrición influye en otro rasgo poligénico, el peso.

Las interacciones ambientales entre sistemas genéticos complejos y condiciones ambientales variadas pueden crear un continuo de fenotipos que dificultan la separación exacta entre los componentes genéticos y ambientales. El tiempo de la gestación humana es prolongado y el número de hijos por pareja es pequeño. Agréguense a estos factores las incontables y sutiles formas en que responden las personas a su entorno y puede verse por qué es tan difícil determinar la base genética precisa de rasgos humanos complejos como la inteligencia o las dotes para la música, la pintura o los deportes.



(a) Cuadrado de Punnett de la herencia del color de la piel

(b) Los seres humanos exhibimos una enorme gama de tonos de piel, de casi blanco a café muy oscuro.

▲ **FIGURA 10-19 Herencia poligénica del color de la piel en los seres humanos** **(a)** Por lo menos tres genes, cada uno con alelos de dominancia incompleta, determinan el color de la piel humana (en realidad, la herencia es mucho más compleja que esto). Los cuadros negros denotan alelos "de piel oscura" y los cuadros blancos, alelos de "piel clara". El fondo de las celdas del cuadrado de Punnett indica la intensidad del color de piel que se espera para cada genotipo. **(b)** La combinación de herencia poligénica completa y efectos ambientales (especialmente la exposición a la luz solar) produce una gama casi infinita de los colores de la piel humana.

▲ **FIGURA 10-20 Influencia ambiental en el fenotipo** La distribución del pelaje oscuro en el gato siamés es el resultado de la interacción entre el genotipo y el ambiente, que producen un fenotipo particular. Los siameses recién nacidos tienen pelaje claro en todo el cuerpo. En un gato siamés adulto, el alelo del pelaje oscuro se expresa únicamente en las partes más frías (nariz, orejas, garras y cola).

Estudio de caso continuación

Muerte súbita en la cancha

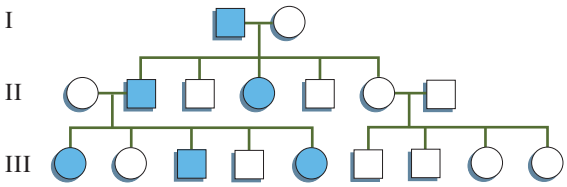
En el síndrome de Marfan, un alelo de fibrina defectuoso da por resultado estatura elevada, miembros, manos y pies largos, paredes débiles de la aorta y, muchas veces, el cristalino desplazado en uno o en ambos ojos, lo que es un ejemplo sorprendente de pleiotropía.

10.9 ¿CÓMO SE INVESTIGAN LOS TRASTORNOS GENÉTICOS HUMANOS?

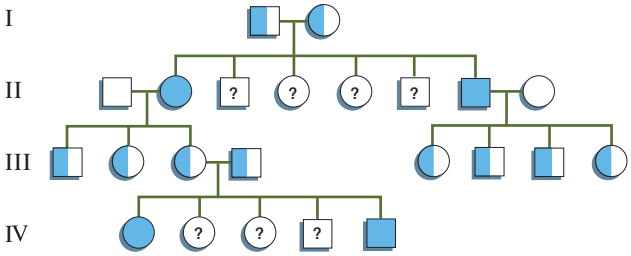
Muchas enfermedades humanas están influidas por la genética en mayor o menor medida. Como los cruces experimentales con seres humanos están fuera de toda cuestión, los genetistas indagan los registros médicos, históricos y familiares para estudiar los intercambios del pasado. Los registros que se extienden a varias generaciones pueden organizarse en la forma de **árboles genealógicos**, es decir, diagramas que muestran las relaciones genéticas entre un conjunto de individuos relacionados (**FIGURA 10-21**). El análisis cuidadoso de los árboles genealógicos puede revelar si un rasgo se hereda como dominante, recesivo o ligado a los cromosomas sexuales. Desde mediados de la década de 1960, el análisis de los árboles genealógicos humanos, combinado con la tecnología de la genética molecular, ha hecho grandes avances en la comprensión de las enfermedades genéticas humanas. Por ejemplo, ahora los genetistas conocen los genes que causan docenas de enfermedades hereditarias, incluyendo la anemia de células falciformes, hemofilia, distrofia muscular, síndrome de Marfan y fibrosis quística. La investigación de la genética molecular ha aumentado nuestra capacidad de predecir las enfermedades genéticas y, quizá, de llegar a curarlas, un tema en el que profundizaremos en el capítulo 13.

10.10 ¿CÓMO SE HEREDAN LOS TRASTORNOS GENÉTICOS HUMANOS ORIGINADOS POR GENES ÚNICOS?

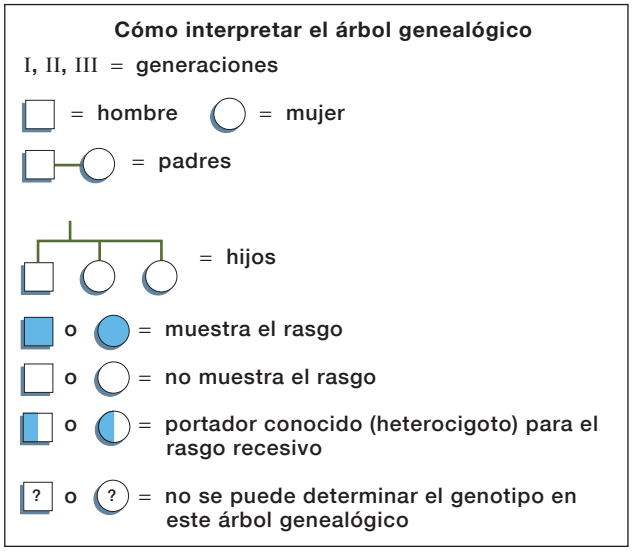
Muchos rasgos humanos comunes, como las pecas, las pestañas largas y el *pico de viuda* en la línea del cabello, se heredan a la manera mendeliana simple; es decir, cada rasgo está controlado por un gen único con un alelo dominante y uno recesivo. Por consiguiente, vamos a concentrarnos en algunos ejemplos de trastornos genéticos de importancia médica y de las formas en que se transmiten de generación en generación.



(a) Árbol genealógico de un rasgo dominante



(b) Árbol genealógico de un rasgo recesivo


Cómo interpretar el árbol genealógico
I, II, III = generaciones
= hombre
= mujer
= padres
= hijos
o = muestra el rasgo
o = no muestra el rasgo
o = portador conocido (heterocigoto) para el rasgo recesivo
? o ? = no se puede determinar el genotipo en este árbol genealógico

▲ **FIGURA 10-21 Árbol genealógico familiar (a)** Árbol genealógico de un rasgo dominante. Observa que todo descendiente que exhiba un rasgo dominante debe tener por lo menos un progenitor con el rasgo (*véanse* las figuras 10-8, 10-9 y 10-11). **(b)** Árbol genealógico de un rasgo recesivo. Todo individuo que muestre un rasgo recesivo debe ser homocigoto recesivo. Si los padres de esa persona no muestran el rasgo, ambos deben ser heterocigotos (portadores). Observa que el genotipo no puede ser determinado para algunos descendientes, que pueden ser portadores o bien homocigotos dominantes.

Algunos trastornos genéticos humanos son causados por alelos recesivos

El cuerpo humano depende de las acciones de miles de enzimas y otras proteínas. Una mutación en un alelo del gen que codifica una de estas proteínas puede alterar o interrumpir su función. Sin embargo, la presencia de un alelo normal puede generar suficiente

proteína funcional para que los heterocigotos sean fenotípicamente indistinguibles de los homocigotos con dos alelos normales. Por tanto, en muchos genes, un alelo normal que codifica una proteína funcional es dominante de un alelo mutante que codifica una proteína que no funciona. Dicho de otra manera, un alelo mutante de estos genes es recesivo respecto del alelo normal. Así, un fenotipo anormal ocurre únicamente en individuos que heredan dos copias del alelo mutante.

Un **portador** es un individuo heterocigoto para un rasgo genético recesivo: es fenotípicamente sano, pero puede transmitir su alelo recesivo a la descendencia. Los genetistas calculan que cada uno de nosotros lleva alelos recesivos de cinco a 15 genes que causarían defectos genéticos graves en los homocigotos. Cada vez que se engendra un hijo, hay una probabilidad de 50% de que herede el alelo defectuoso. Normalmente no pasa nada, porque es poco probable que un hombre y una mujer que no están emparentados posean un alelo defectuoso en el mismo gen, así que es improbable que procreen un hijo que es recesivo homocigoto de una enfermedad genética. Sin embargo, las parejas emparentadas (especialmente primos hermanos o más próximos) heredaron algunos de sus genes de antepasados recientes comunes y es más probable que lleven un alelo defectuoso en el mismo gen. Si son heterocigotos para el mismo alelo recesivo defectuoso, estas parejas tienen una probabilidad de una entre cuatro de tener un hijo afectado por un trastorno genético (*véase* la figura 10-21).

El albinismo es resultado de un defecto en la producción de melanina

Se necesita una enzima llamada tirosinasa para producir melanina, el pigmento oscuro de la piel, pelo e iris de los ojos. El gen que codifica la tirosinasa se llama *TYR*. Si un individuo es homocigoto para un alelo mutante *TYR* que codifica una enzima tirosinasa defectuosa, el resultado es el **albinismo** (FIGURA 10-22). En los seres humanos y otros mamíferos, el albinismo consiste en que la piel y el pelo son completamente blancos y los ojos, rosas (sin melanina en el iris, lo que se ve es el color de los vasos sanguíneos de la retina).

La anemia de células falciformes es causada por un alelo defectuoso para la síntesis de la hemoglobina

La **anemia de células falciformes** es el resultado de una mutación en el gen de la hemoglobina. La proteína hemoglobina, que le da a los glóbulos rojos su color, transporta oxígeno en la sangre. En la anemia de células falciformes, un cambio en un único nucleótido da por resultado un aminoácido incorrecto en una posición crucial de la molécula de hemoglobina, lo que altera sus propiedades (*véase* la sección 12.4 del capítulo 12). Cuando las concentraciones de oxígeno en la sangre son bajas (como al ejercitar los músculos), las moléculas de hemoglobina de los glóbulos falciformes se pegan unas con otras. Los amontonamientos que se producen deforman el disco normal de los glóbulos (FIGURA 10-23a), que se alarga y adopta una forma de hoz (FIGURA 10-23b). Las células falciformes son más frágiles que los glóbulos rojos normales, lo que hace probable que se rompan; también tienden a agruparse y obstruir los capilares. Se producen apoplejías paralizadoras si bloquean los vasos sanguíneos del cerebro. La condición también causa anemia, porque se destruyen muchos glóbulos antes de que concluyan su ciclo de vida.

Las personas homocigotas para el alelo de las células falciformes sólo sintetizan hemoglobina defectuosa; por tanto, muchos de sus glóbulos rojos se deforman. Sin embargo, aunque los heterocigotos tienen aproximadamente la mitad de la hemoglobina normal y la mitad anormal, por lo regular tienen menos glóbulos falciformes y no están muy afectados. De hecho, algunos deportistas de clase mundial son heterocigotos para el alelo de los glóbulos falciformes. Como sólo los que son homocigotos para el alelo de las células falciformes muestran síntomas, la anemia de células falciformes se considera un trastorno recesivo.

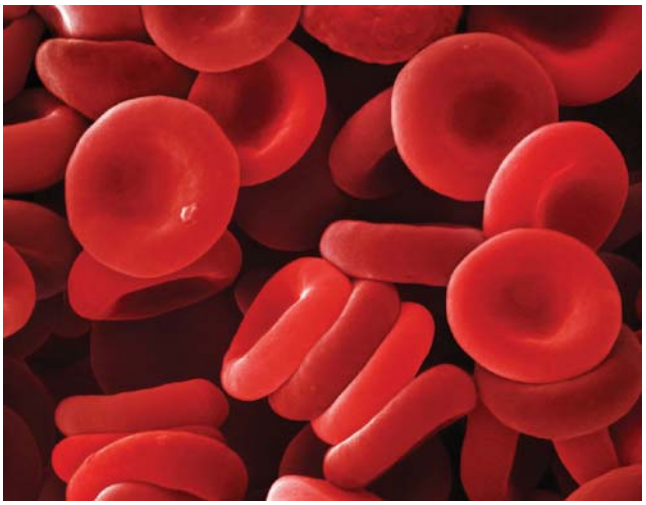
Alrededor de 20 a 40% de los africanos al sur del Sahara y 8% de los negros estadounidenses son heterocigotos para la anemia de células falciformes, pero el alelo es muy raro entre los blancos. ¿Por qué? La prevalencia del alelo de glóbulos falciformes en personas de origen africano se debe a que los heterocigotos tienen alguna resistencia al parásito que causa el paludismo, que es común en África y otros lugares de clima cálido, pero no en las regiones frías, como la mayor parte de Europa (*véase* la página 300).

Si dos portadores heterocigotos tienen hijos, cada fecundación tendrá una entre cuatro posibilidades de dar por resultado un hijo que es homocigoto para el alelo de las células falciformes y, por consiguiente, tendrá anemia de células falciformes. Las modernas técnicas de ADN pueden distinguir el alelo de hemoglobina normal del falciforme y el análisis de las células fetales permite

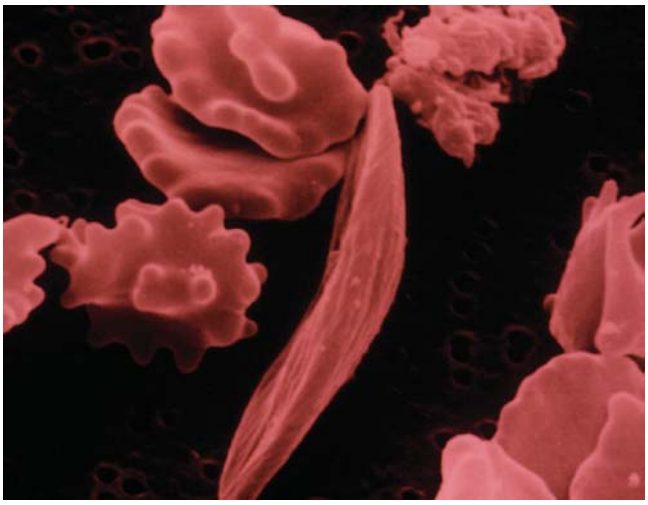
(a) Seres humanos

(b) Ualabí

▶ **FIGURA 10-22 Albinismo** **(a)** Estos hermanos muestran que el albinismo y la coloración normal pueden ocurrir en la misma familia. **(b)** El ualabí albino del primer plano está sano y salvo en el zoológico, pero su pelaje blanco lo haría muy notable para los depredadores en ambientes naturales.



(a) Glóbulos rojos normales



(b) Glóbulos rojos falciformes

▲ **FIGURA 10-23 Anemia de células falciformes** **(a)** Los glóbulos rojos normales son discos con el centro hundido. **(b)** Cuando el oxígeno de la sangre es poco, los glóbulos rojos de una persona con anemia de células falciformes adoptan una forma delgada y curva, a modo de una hoz. Cuando tienen esta forma, son frágiles y se amontonan, de modo que obstruyen los capilares.

a los médicos genetistas diagnosticar esta anemia en los fetos. En el capítulo 13 se describen algunos métodos de diagnóstico.

Algunos trastornos genéticos humanos son causados por alelos dominantes

Muchos trastornos genéticos graves, como la enfermedad de Huntington, son causados por alelos dominantes. Para que las enfermedades dominantes se transmitan a los descendientes, por lo menos un padre debe tener el padecimiento; es decir, por lo menos una persona con una enfermedad dominante debe conservar una salud de modo tal que pueda crecer y reproducirse. Otra posibilidad es que el alelo dominante sea el resultado de una nueva mutación en los óvulos o los espermatozoides de una persona no afectada. En esta situación, ninguno de los progenitores tiene la enfermedad.

¿Cómo es que un alelo mutante puede ser dominante respecto del alelo normal? Algunos alelos dominantes codifican una proteína anormal que interfiere con la función de otra que es normal. Por ejemplo, algunas proteínas deben unirse en largas cadenas para cumplir sus funciones en la célula. La proteína anormal puede insertarse en una cadena y evitar la adición de nuevos eslabones proteicos. Estos fragmentos acortados de una cadena pueden ser incapaces de desempeñar una función necesaria. Otros alelos dominantes pueden codificar proteínas que producen reacciones nuevas que son tóxicas. Por último, alelos dominantes pueden codificar una proteína que reacciona en exceso y cumple su función en los momentos y lugares inoportunos.

La enfermedad de Huntington es causada por una proteína defectuosa que mata células en partes específicas del cerebro

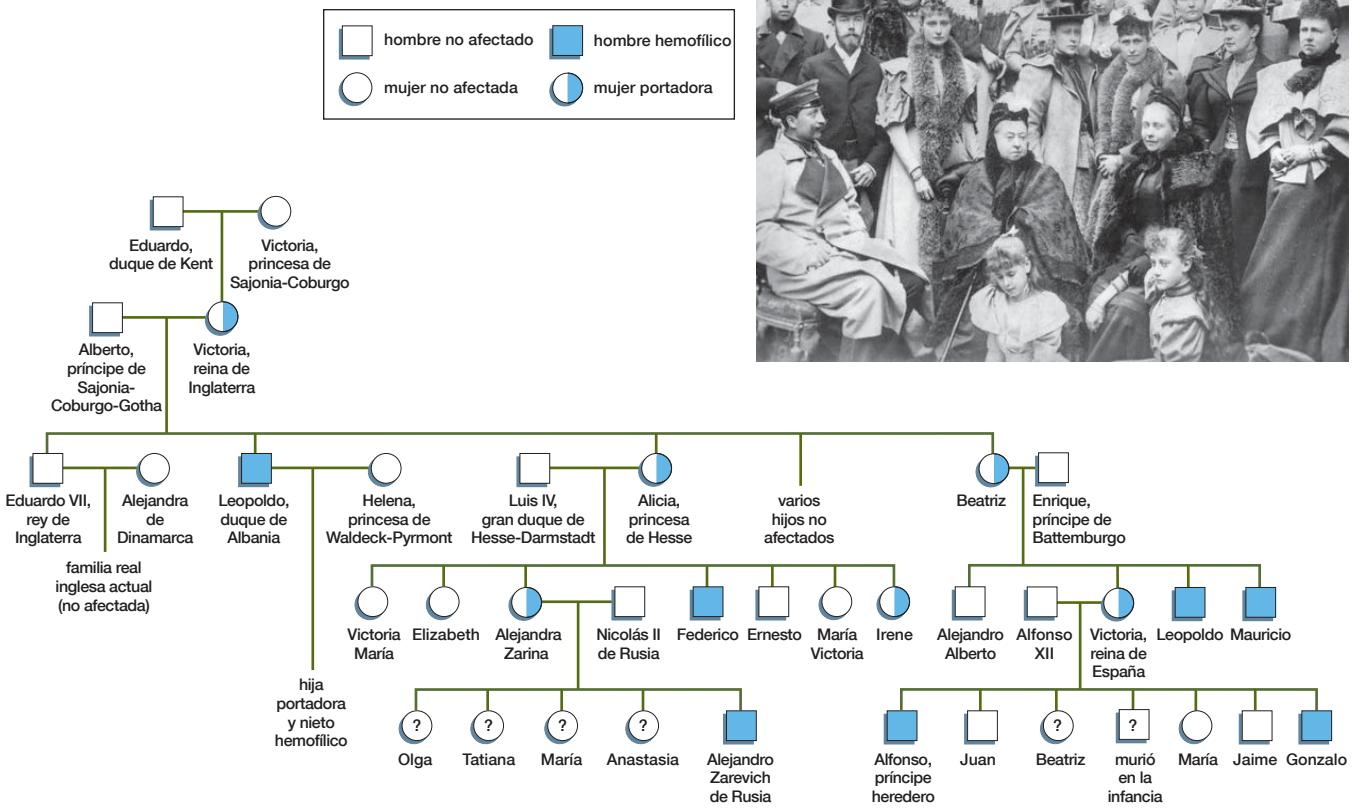
La **enfermedad de Huntington** es un trastorno dominante que causa un deterioro lento y progresivo de algunas partes del cerebro, lo que produce una pérdida de la coordinación, movimientos espasmódicos, trastornos de la personalidad y, finalmente, la muerte. Los síntomas de la enfermedad de Huntington aparecen entre los 30 y los 50 años. Por tanto, muchas personas pasan el alelo a sus hijos antes de sufrir los primeros síntomas. Los genetistas aislaron el gen de Huntington en 1993 y a los pocos años identificaron su producto, una proteína llamada "huntingtina". La función de la huntingtina normal sigue siendo desconocida. Al parecer, la huntingtina mutante interfiere con la acción de la huntingtina normal y forma acumulaciones en las células nerviosas que acaban por matarlas.

Algunos trastornos genéticos están ligados a los cromosomas sexuales

Como explicamos antes, el cromosoma X contiene muchos genes que no tienen un equivalente en el cromosoma Y. Como los hombres tienen sólo un cromosoma X, únicamente poseen un alelo para cada uno de estos genes. Este alelo único se expresará sin que haya ninguna posibilidad de que su actividad quede "oculta" por la expresión de otro alelo.

Un hijo varón recibe su cromosoma X de su madre y lo transmite exclusivamente a sus hijas. Así, los trastornos ligados a los cromosomas sexuales causados por un alelo recesivo tienen un esquema peculiar de herencia. Estos trastornos son mucho más frecuentes en los hombres y por lo regular saltan una generación. Un hombre afectado transmite el rasgo a una hija portadora fenotípicamente normal, que luego tiene hijos afectados. Los defectos genéticos familiares más conocidos debidos a alelos recesivos de genes del cromosoma X son la ceguera a los colores verde y rojo (*véase* la figura 10-17), la distrofia muscular y la **hemofilia** (FIGURA 10-24).

La hemofilia es causada por un alelo recesivo que se localiza en el cromosoma X que da lugar a una deficiencia en una de las proteínas necesarias para que se coagule la sangre. Las personas con hemofilia sufren moretones con facilidad y pueden sangrar mucho a causa de lesiones menores. Muchas veces, los hemofílicos tienen anemia por la pérdida de sangre. Sin embargo, aun antes del moderno tratamiento con factores de coagulación, algunos hemofílicos varones sobrevivían para heredar su alelo defectuoso a sus hijas, las cuales lo trasladaban a sus hijos. La distrofia muscular, una degeneración mortal de los músculos en varones jóvenes, es otro trastorno recesivo ligado a los cromo-



▲ **FIGURA 10-24 Hemofilia entre las familias reales de Europa** En este famoso árbol genealógico se muestra la transmisión de la hemofilia ligada al cromosoma sexual X a partir de la reina Victoria de Inglaterra (en el centro, sentada al frente con un bastón, en 1885), que la heredó a sus hijos y, al cabo del tiempo, a prácticamente toda la realeza de Europa, por la extensa costumbre de los matrimonios endogámicos de sus hijos con miembros de la realeza de otras naciones europeas. Como los antepasados de la reina Victoria no tenían hemofilia, este mal debe haber aparecido por una mutación en la propia Victoria o en uno de sus padres (o como resultado de una infidelidad).

PREGUNTA ¿Por qué no es posible que una mutación en el esposo de Victoria, Alberto, fuera la fuente original de la hemofilia en el árbol genealógico de esta familia?

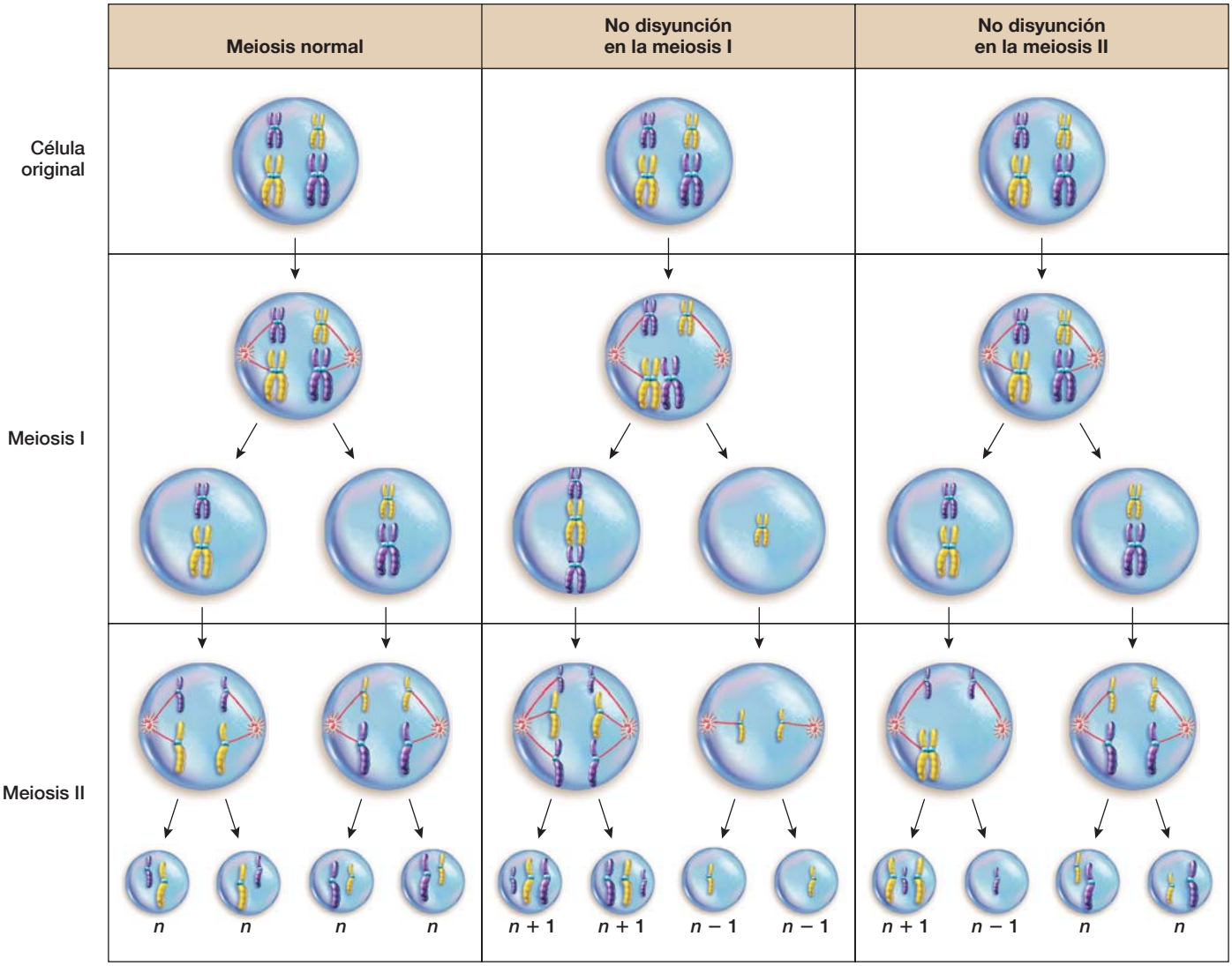
somas sexuales que describimos en el apartado "Guardián de la salud: Distrofia muscular", de las páginas 194 y 195.

10.11 ¿CÓMO AFECTAN A LOS SERES HUMANOS LOS ERRORES EN EL NÚMERO DE CROMOSOMAS?

En el capítulo 9 examinamos los intrincados mecanismos de la división meiótica, por la cual cada espermatozoide y cada óvulo reciben sólo un cromosoma de cada par homólogo. No es de sorprender que esta elaborada danza de los cromosomas pierda el ritmo ocasionalmente y que los gametos tengan cromosomas de más o de menos (**FIGURA 10-25**). Estos errores de la meiosis, que se llaman **no disyunción**, pueden afectar el número de cromosomas sexuales o de autosomas de cualquier sexo. La mayoría de los embriones que proceden de la fusión de gametos con un número anormal de cromosomas se abortan espontáneamente y suman de 20 a 50% de todos los abortos, pero algunos embriones con número anormal de cromosomas sobreviven hasta el nacimiento o incluso más.

Algunos trastornos genéticos son causados por números anormales de cromosomas sexuales

Como los cromosomas X y Y se emparejan durante la meiosis, el espermatozoide lleva un cromosoma X o uno Y. La no disyunción de los cromosomas sexuales en los hombres produce espermatozoides sin cromosoma sexual (llamado espermatozoide "O") o bien dos cromosomas sexuales (el espermatozoide puede ser XX, YY o XY, dependiendo de que la no disyunción ocurra en la meiosis I o la II). La no disyunción de los cromosomas sexuales en las mujeres produce óvulos O o bien XX en lugar de óvulos con un cromosoma X. Cuando los gametos normales se fusionan con un espermatozoide o un óvulo defectuoso, los cigotos tienen un número normal de autosomas, pero un número anormal de cromosomas sexuales (**Tabla 10-2**). Las anormalidades más comunes son XO, XXX, XXY y XYY (los genes del cromosoma X son esenciales para la supervivencia,



▲ **FIGURA 10-25 No disyunción en la meiosis** La no disyunción puede ocurrir durante la meiosis I o la meiosis II; se producen gametos con más cromosomas ($n + 1$) o mucho menos ($n - 1$).

Tabla 10-2 Efectos de la no disyunción de los cromosomas sexuales durante la meiosis

	No disyunción en el padre		
Cromosomas sexuales de espermatozoide defectuoso	**Cromosomas sexuales de óvulo normal**	**Cromosomas sexuales de los hijos**	**Fenotipo**
O (ninguno)	X	XO	Mujer: síndrome de Turner
XX	X	XXX	Mujer: trisomía X
XY	X	XXY	Hombre: síndrome de Klinefelter
YY	X	XYY	Hombre: síndrome de Jacob
	No disyunción en la madre		
Cromosomas sexuales de espermatozoide normal	**Cromosomas sexuales de óvulo defectuoso**	**Cromosomas sexuales de los hijos**	**Fenotipo**
X	O (ninguno)	XO	Mujer: síndrome de Turner
Y	O (ninguno)	YO	Muere como embrión
X	XX	XXX	Mujer: trisomía X
Y	XX	XXY	Hombre: síndrome de Klinefelter

Guardián de la salud

Distrofia muscular

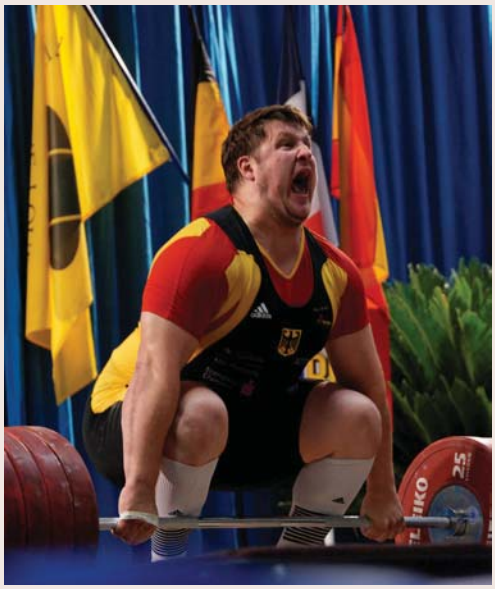
Cuando el pesista olímpico Matthias Steiner de Alemania ganó la medalla de oro en 2008, con un levantamiento en dos tiempos de casi 258 kilos, ejerció una fuerza tremenda sobre su cuerpo (**FIGURA E10-1**). ¿Cómo soportaron sus músculos las tensiones? Y para el caso, ¿por qué los músculos de tu cuerpo no se desgarran cuando saltas desde un tramo de escaleras?

Las células musculares están unidas firmemente por una proteína muy larga llamada distrofina. Los casi 3,700 aminoácidos de la distrofina forman una varilla flexible pero fuerte que conecta el citoesqueleto dentro de la célula muscular con proteínas de su membrana plasmática, la cual se une a las proteínas que forman un sostén fibroso alrededor de cada músculo. Así, cuando un músculo se contrae, las células musculares quedan intactas porque las fuerzas se distribuyen de manera uniforme por todas las células del músculo y por las proteínas del soporte extracelular.

Por desgracia, aproximadamente uno de cada 3,500 chicos sintetiza distrofina muy defectuosa. Cuando estos muchachos usan sus músculos, la falta de distrofina funcional significa que la contracción ordinaria de los músculos desgarra sus células. Las células mueren y son reemplazadas por grasa y tejido conectivo (**FIGURA E10-2**). A la edad de siete u ocho años, estos chicos ya no pueden caminar. Normalmente mueren poco después de los 20 años, por dificultades cardiacas y respiratorias.

Estos chicos sufren **distrofia muscular**, que literalmente significa "degeneración de los músculos". La forma más grave se llama distrofia muscular de Duchenne; un padecimiento menos grave, pero de todas formas mortal, es la distrofia muscular de Becker. Estos nombres se deben a los médicos que describieron el trastorno por primera vez. La distrofia muscular es causada por un alelo defectuoso del gen de la distrofina (llamado *gen DMD*, por las iniciales de ***D***istrofia ***M***uscular de ***D***uchenne).

Las niñas casi nunca tienen distrofia muscular. ¿Por qué? Porque el gen de la distrofina está en el cromosoma X y los alelos de la distrofia muscular son recesivos. Por tanto, un muchacho padecerá distrofia muscular si tiene un alelo defectuoso de distrofina en su único cromosoma X, pero una niña, que tiene dos cromosomas X, necesitaría dos copias defectuosas para sufrir el trastorno. Esto no ocurre nunca, porque una niña tendría que recibir un alelo de distrofina defectuoso de su madre (en uno de sus cromosomas X) y de su padre (en su cromosoma X). Como la discapacidad y la muerte se producen tan pronto, los niños con distrofia muscular casi nunca se reproducen.



▲ **FIGURA E10-1 Matthias Steiner gana la medalla de oro con un levantamiento de 258 kilos**

Esta situación es lógica desde el punto de vista genético, pero parece contraria al concepto de evolución por selección

así que un embrión sin por lo menos un cromosoma X se aborta espontáneamente muy al comienzo de la gestación).

Síndrome de Turner (XO)

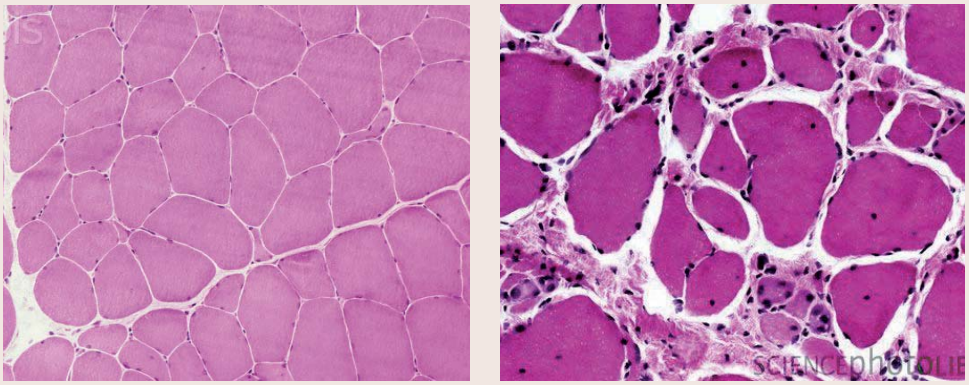
Aproximadamente una de cada 3,000 bebés fenotípicamente mujeres tienen sólo un cromosoma X, una condición conocida como **síndrome de Turner**. En la pubertad, la deficiencia de hormonas impide que las niñas XO menstrúen y desarrollen las características sexuales secundarias, como el crecimiento de las mamas. El tratamiento con estrógenos favorece el desarrollo físico; sin embargo, como casi todas las mujeres con el síndrome de Turner carecen de óvulos maduros, el tratamiento hormonal no permite que tengan hijos. Otras características de las mujeres con el síndrome de Turner son estatura baja, pliegues cutáneos alrededor del cuello, mayor riesgo de sufrir enfermedades cardiovasculares, defectos renales y pérdida del oído. Como las mujeres con síndrome de Turner tienen únicamente un cromosoma X, exhiben los trastornos recesivos ligados al cromosoma X, como hemofilia y ceguera al color, mucho más a menudo que las mujeres XX.

Trisomía X (XXX)

Alrededor de una de cada 1,000 mujeres tienen tres cromosomas X, una condición llamada **trisomía X** o triple X. La mayoría de estas mujeres no tienen defectos detectables, salvo por una tendencia a ser altas y mayor incidencia de problemas de aprendizaje. A diferencia de las mujeres con el síndrome de Turner, casi todas las mujeres que tienen trisomía X son fértiles y —dato muy interesante— por lo regular tienen hijos XX y XY normales. Debe operar algún mecanismo desconocido en la meiosis gracias al cual el cromosoma X adicional no pasa a los óvulos.

Síndrome de Klinefelter (XXY)

Aproximadamente uno de cada 1,000 hombres nace con dos cromosomas X y uno Y. Casi todos llevan una vida normal sin saber que tienen un cromosoma X de más, pero algunos, en la pubertad, muestran algunas características sexuales secundarias mixtas, como desarrollo parcial de mamas, ensanchamiento de las caderas y testículos pequeños. Estos síntomas se agrupan en el **síndrome de Klinefelter**. Por lo regular, los hombres XXY son estériles (por



(a) Músculo normal (b) Músculo degenerado en la distrofia muscular

▲ **FIGURA E10-2 La proteína distrofina defectuosa produce degeneración muscular** **(a)** Un músculo normal contiene células musculares especializadas, con muy poco espacio entre ellas. **(b)** En la distrofia muscular, las células se reparten entre grasa, leucocitos y tejido conectivo.

natural. Por qué es tan común un alelo mortal? ¿No debieron haber sido eliminados completamente los alelos defectuosos de distrofina por selección natural? De hecho, por selección natural sí se eliminan deprisa los alelos defectuosos; sin embargo, el gen de la distrofina es enorme: tiene unos 2.2 millones de nucleótidos, en comparación con los 27,000 nucleótidos del gen humano promedio.

¿Por qué es importante? Recuerda que los alelos surgen como mutaciones del ADN. Cuanto más largo es un gen, mayor es la probabilidad de que ocurra un error en la replicación del ADN. Es un tributo a la sorprendente exactitud de la capacidad de copia del ADN el que no todos suframos distrofia muscular y no te sorprenderá saber que la tasa de mutación del gen de la distrofina es cientos de veces mayor que el promedio. Por consiguiente, alrededor de una tercera parte de los chicos con distrofia muscular reciben una nueva mutación ocurrida en un cromosoma X de una célula reproductora de su madre y dos terceras partes lo heredan de un alelo que estaba en uno de los cromosomas X de su madre. La nueva mutación contrarresta la selección natural y el resultado es la incidencia en alrededor de uno en 3,500 muchachos.

Entonces, ¿la distrofia muscular es irremediable? Actualmente no hay cura, pero se cuenta con varios tratamientos que lentifican la progresión del trastorno, prolongan la vida y aumentan la comodidad de los muchachos afectados. Ahora bien, se ha descubierto una posibilidad atractiva basada en las células madre, en perros con un trastorno genético muy parecido a la distrofia muscular de Duchenne. Como vimos en el capítulo 9, las células madre se diferencian en muchos tipos de células maduras. Giulio Cossu y sus colaboradores del Instituto Científico San Rafael de Milán, Italia, descubrieron que al inyectar a estos perros con células madre tomadas de los vasos sanguíneos de perros sanos, podían sintetizar distrofina normal y conservar la función muscular mucho después del tiempo en que se hubieran vuelto incapaces de andar. La Asociación para la Distrofia Muscular financia investigaciones con células madre humanas, con el objetivo de tratar algún día pacientes humanos.

su bajo recuento de espermatozoides) pero no son impotentes. El diagnóstico se produce casi siempre cuando un hombre XXY y su pareja consultan al médico porque no pueden concebir.

Síndrome de Jacob (XYY)

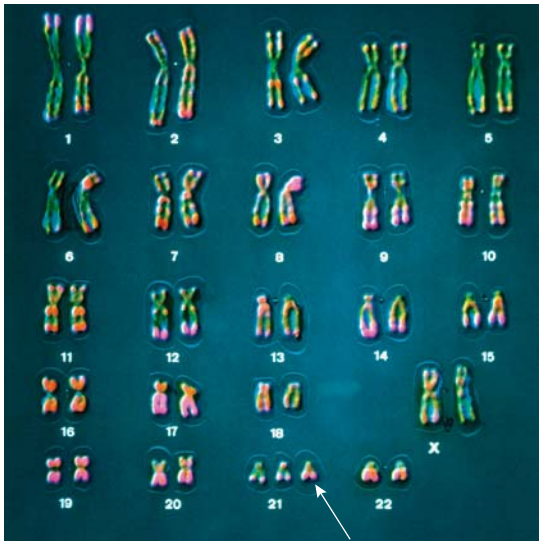
El **síndrome de Jacob** (XYY) se presenta más o menos en uno de cada 1,000 hombres. Sería de esperar que un cromosoma Y de más, que tiene pocos genes activos, no marque una gran diferencia y, en efecto, así pasa en la mayor parte de los casos. Sin embargo, los hombres XYY tienen concentraciones elevadas de testosterona, sufren acné grave y son muy altos (alrededor de dos tercios de los hombres XYY miden más de 1.83 metros, mientras que la estatura promedio es de 1.75).

Algunos trastornos genéticos son causados por números anormales de autosomas

Cuando ocurre una no disyunción de los autosomas, se producen óvulos o espermatozoides a los que les falta un autosoma o bien tienen dos copias de un autosoma. La fusión con un gameto normal (que lleva una copia de cada autosoma) crea un embrión con una o tres copias del autosoma afectado. Los embriones que tienen sólo una copia de uno de los autosomas se abortan tan al comienzo del desarrollo, que la mujer nunca se entera de que estuvo embarazada. Los embriones con tres copias de un autosoma (trisomía) también se abortan espontáneamente. Sin embargo, una pequeña fracción de los embriones con tres copias de los cromosomas 13, 18 o 21 sobrevive al nacimiento. En el caso de la trisomía 21, el hijo puede llegar a la adultez.

Trisomía 21 (síndrome de Down)

En aproximadamente uno de cada 900 nacimientos, el hijo hereda una copia de más del cromosoma 21, una condición llamada **trisomía 21** o **síndrome de Down**. Los niños con síndrome de Down tienen varias características físicas distintivas, como tono muscular débil, boca pequeña que se mantiene parcialmente abierta (porque no pueden acomodar la lengua) y una forma peculiar de los párpados (FIGURA 10-26). Defectos mucho más graves son: poca resistencia a las enfermedades infecciosas, malformaciones del corazón y grados diversos de retraso mental, muchas veces grave.



(a) Cariotipo con tres copias del cromosoma 21

(b) Niña con síndrome de Down

▲ **FIGURA 10-26 Trisomía 21 o síndrome de Down** **(a)** Este cariotipo de un niño con síndrome de Down revela tres copias del cromosoma 21 (flecha) **(b)** La menor de estas dos hermanas muestra las características faciales comunes en personas con síndrome de Down.

La frecuencia de la no disyunción aumenta con la edad de los padres, especialmente el de la madre; más de 3% de los hijos de mujeres de más de 45 años presentan síndrome de Down. La no disyunción de los espermatozoides suma alrededor de 10% de los casos de síndrome de Down, y sólo hay un aumento ligero de espermatozoides defectuosos conforme aumenta la edad del padre. Desde la década de 1970 se ha vuelto común que las parejas retarden la procreación, lo que incrementa las posibilidades de trisomía 21. La trisomía puede diagnosticarse antes del nacimiento examinando los cromosomas de las células fetales y, con menor certidumbre, mediante pruebas biológicas y examen de ultrasonido del feto (*véase* el apartado "Guardián de la salud: Examen genético prenatal", de las páginas 258-259).

Estudio de caso otro vistazo

Muerte súbita en la cancha

Los exámenes médicos revelaron que el padre y la hermana de Flo Hyman tenían el síndrome de Marfan, pero no así su madre ni su hermano. ¿Demuestra esto que Hyman heredó el alelo defectuoso de su padre? Por lo que aprendimos en este capítulo, sabemos que los organismos diploides, incluso los seres humanos, tienen en general dos alelos de cada gen, uno en cada cromosoma homólogo. Un alelo defectuoso de fibrilina basta para causar el síndrome de Marfan. ¿Qué se concluye de estos datos?

En primer lugar, aun si un alelo defectuoso de fibrina causa el síndrome de Marfan, la madre de Hyman debe portar dos alelos normales, porque ella no padece el síndrome. En segundo lugar, como el padre de Hyman tiene el síndrome, es muy probable que Hyman haya heredado de él un alelo defectuoso de fibrilina. El hecho de que su hermana tenga también el síndrome lo hace prácticamente seguro. Tercero, ¿el síndrome de Marfan se hereda como condición dominante o recesiva? Lo mismo: si sólo un alelo defectuoso basta para causar el síndrome, el alelo debe ser dominante y el alelo normal debe ser recesivo. Por último, si Hyman hubiera tenido hijos, ¿pudieron haber heredado de ella el síndrome? En el caso de un trastorno dominante, todo niño que hubiera heredado su alelo defectuoso lo habría padecido. Por tanto, en promedio, la mitad de sus hijos hubieran tenido el síndrome de Marfan (trata de resolverlo con un cuadrado de Punnett).

Al comienzo del capítulo dijimos que Lincoln, Rachmaninoff y Akenatón habían padecido el síndrome de Marfan. Te preguntarás cómo se puede tener la certeza de que sí sufrieron el trastorno. Pues bien, tienes razón: nadie lo sabe con seguridad. El "diagnóstico" se basa en fotografías y descripciones. Por ejemplo, las manos de Rachmaninoff tenían un alcance en el piano de 13 teclas blancas (¡haz la prueba con tu mano!). Muchos pianistas contemporáneos no pueden tocar la música de Rachmaninoff tal como está escrita, porque los acordes están demasiado abiertos. En cuanto a Lincoln, se dice que una visitante de la Casa Blanca comentó:

—Pero, señor presidente, ¡qué piernas tan largas tiene!

A lo que Lincoln supuestamente contestó:

—Sólo lo necesario para llegar al suelo, señora.

Otras condiciones genéticas pueden explicar la estatura elevada, piernas largas y manos grandes, mas el hecho es que estos hombres eran sanos, prósperos y fuertes, apunta al síndrome de Marfan.

BioÉtica Considera esto

En nuestros días, el síndrome de Marfan no puede ser detectado en el embrión, aunque los investigadores están en ello. Otros trastornos genéticos, como la fibrosis quística y la anemia de células falciformes, se detectan con facilidad en adultos, niños y embriones. En estas enfermedades recesivas, si dos heterocigotos procrean hijos, cada niño tiene 25% de probabilidades de sufrir el trastorno. Aunque no tiene cura, es posible que en unos años existan mejores tratamientos. Si tú y tu pareja fueran heterocigotos, ¿pedirías un examen diagnóstico del embrión? ¿Qué harías si tu embrión estuviera destinado a nacer con el síndrome de Marfan?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

10.1 ¿Cuál es la base física de la herencia?

Las unidades de la herencia son los genes, que son segmentos de ADN ubicados en lugares específicos (loci) de los cromosomas. Los genes pueden aparecer en dos o más formas ligeramente diferentes llamadas alelos. Cuando los dos cromosomas homólogos llevan el mismo alelo en un locus, el organismo es homocigoto para ese gen. Cuando dos cromosomas homólogos tienen diferentes alelos en un locus, el organismo es heterocigoto para ese gen.

10.2 ¿Cómo se descubrieron los principios de la herencia?

Gregorio Mendel postuló muchos principios de la herencia a mediados del siglo XIX, antes de que se descubrieran el ADN, los genes, los cromosomas o la meiosis. Para ello, escogió el objeto experimental correcto, diseñó cuidadosamente sus experimentos, siguió a la descendencia durante varias generaciones y analizó estadísticamente los datos.

10.3 ¿Cómo se heredan los rasgos únicos?

Un rasgo es un elemento observable o medible del fenotipo del organismo, como la textura del cabello o el tipo de sangre. Los rasgos son heredados en esquemas particulares que dependen de los alelos que los padres heredan a sus hijos. Cada progenitor aporta a su descendencia un alelo de cada gen, de modo que hereda un par de alelos para cada gen. La combinación de alelos en un hijo determina si exhibe un fenotipo particular. Los alelos dominantes enmascaran la expresión de los alelos recesivos. El enmascaramiento de los alelos recesivos puede dar por resultado organismos con el mismo fenotipo pero diferentes genotipos. Los organismos con dos alelos dominantes (homocigotos dominantes) tienen el mismo fenotipo que los organismos con un alelo dominante y otro recesivo (heterocigotos). Como cada alelo se segrega al azar durante la meiosis, podemos predecir las proporciones de los descendientes con un rasgo en particular mediante un cuadrado de Punnett o el cálculo de probabilidades.

10.4 ¿Cómo se heredan los rasgos múltiples?

Si los genes de dos rasgos se encuentran en cromosomas separados, sus alelos se distribuyen de forma independiente uno de otro en el óvulo o el espermatozoide; es decir, la distribución de los alelos de un gen en los gametos no afecta la distribución de los alelos del otro gen. Así, cruzar dos organismos que son heterocigotos en dos lugares de cromosomas separados produce descendientes con nueve genotipos diferentes. Si los alelos son característicamente dominantes o recesivos, esta progenie exhibirá únicamente cuatro fenotipos (*véase* la figura 10-11).

10.5 ¿Cómo se heredan los genes situados en el mismo cromosoma?

Los genes del mismo cromosoma (codificados en la misma doble hélice de ADN) están unidos y, por tanto, se heredan juntos. Sin embargo, por entrecruzamiento se produce alguna recombinación de los alelos de cada cromosoma. El entrecruzamiento es más frecuente cuanto más alejados estén los genes en los cromosomas.

10.6 ¿Cómo se determina genéticamente el sexo?

En muchos animales, el sexo está determinado por los cromosomas sexuales, muchas veces designados con X y Y. En los mamíferos, las hembras tienen dos cromosomas X, mientras que los machos tienen un cromosoma X y un cromosoma Y. Los demás cromosomas, idénticos en los dos sexos, se llaman *autosomas*. Los machos tienen un cromosoma X o Y en los espermatozoides, mientras que las hembras llevan siempre un cromosoma X en los óvulos. Por tanto, el sexo está determinado por el cromosoma sexual del espermatozoide que fecunda un óvulo.

10.7 ¿Cómo se heredan los genes ligados a los cromosomas sexuales?

Los genes ligados a los cromosomas sexuales se encuentran en el cromosoma X o en el cromosoma Y. En los mamíferos, el cromosoma Y tiene muchos menos genes que el cromosoma X, así que casi todos los genes ligados a los cromosomas sexuales se encuentran en el cromosoma X. Como los machos tienen sólo una copia de genes del cromosoma X, es más probable que los rasgos recesivos del cromosoma X se expresen fenotípicamente en los machos.

10.8 ¿Las leyes de la herencia de Mendel se aplican en todos los rasgos?

No toda la herencia sigue el simple esquema de dominantes y recesivos.

- En la dominancia incompleta, los heterocigotos tienen un fenotipo intermedio entre los dos fenotipos homocigotos.
- Si examinamos los genes de muchos miembros de una especie, vemos que muchos genes tienen más de dos alelos, es decir, hay múltiples alelos del gen.
- La codominancia es una relación entre los alelos de un gen único en el que dos alelos contribuyen de forma independiente al fenotipo observado.
- Muchos rasgos están determinados por varios genes diferentes que contribuyen al fenotipo, un fenómeno llamado herencia poligénica.
- Ocurre la pleiotropía cuando un gen único tiene muchos efectos en el fenotipo de un organismo.
- El ambiente influye en la expresión fenotípica de todos los rasgos.

10.9 ¿Cómo se investigan los trastornos genéticos humanos?

La genética de los seres humanos es semejante a la genética de otros animales, pero es más difícil de estudiar porque no es viable hacer cruzamientos experimentales. Se recurre al análisis de los árboles genealógicos familiares y, más recientemente, a las técnicas de la genética molecular para determinar el modo de herencia de los rasgos humanos.

10.10 ¿Cómo se heredan los trastornos genéticos humanos originados por genes únicos?

Algunos trastornos genéticos se heredan como rasgos recesivos; por tanto, sólo los recesivos homocigotos muestran síntomas de las enfermedades. Los heterocigotos se llaman portadores; llevan el alelo recesivo pero no expresan el rasgo. Otras enfermedades se heredan como rasgos dominantes. En estos casos, sólo se necesita una copia del alelo dominante para causar los síntomas de la enfermedad. Algunos trastornos genéticos humanos están ligados a los cromosomas sexuales.

10.11 ¿Cómo afectan a los seres humanos los errores en el número de cromosomas?

Los errores en la meiosis pueden dar por resultado gametos con un número anormal de cromosomas sexuales o autosomas. Muchas personas con un número anormal de cromosomas sexuales tienen características físicas distintivas. Un número anormal de au-

tosomas lleva por lo regular a un aborto espontáneo al comienzo del embarazo. En casos raros, el feto sobrevive al nacimiento, pero siempre hay deficiencias mentales y físicas, como en el caso del síndrome de Down (trisomía 21). La probabilidad de tener un número anormal de cromosomas aumenta con la edad de la madre y, en menor medida, del padre.

Términos clave

albinismo *190*
alelo *174*
alelos múltiples *186*
anemia de células falciformes *190*
árbol genealógico *189*
autopolinización *176*
autosoma *184*
codominancia *186*
cromosoma sexual *184*
cromosoma X *184*
cromosoma Y *184*
cruza de prueba *180*
de raza pura *176*
distrofia muscular *194*
dominancia incompleta *186*
dominante *177*
enfermedad de Huntington *191*
fecundación cruzada *176*
fenotipo *178*
gen *174*
genotipo *178*
hemofilia *191*
herencia *174*
herencia poligénica *187*
heterocigoto *175*
híbrido *175*
homocigoto *175*
ley de la distribución independiente *181*
ley de la segregación *177*
ligados a los cromosomas sexuales *184*
ligamiento *182*
locus (plural *loci*) *174*
método de los cuadrados de Punnett *178*
no disyunción *192*
pleiotropía *187*
portador *190*
recesivo *177*
recombinación genética *183*
síndrome de Down *195*
síndrome de Jacob *195*
síndrome de Klinefelter *194*
síndrome de Turner *194*
trisomía 21 *195*
trisomía X *194*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. La posición física de un gen en un cromosoma se llama _____. Las formas alternativas de un gen son _____. Estas formas alternativas de los genes surgen como _____, que son cambios en la secuencia de nucleótidos de un gen.
2. Se describe un organismo como *Rr:* rojo. *Rr* es el _____ del organismo, mientras que el color rojo es su _____. Este organismo será (homocigoto/heterocigoto) para este gen.
3. La herencia de los rasgos múltiples depende de la ubicación de los genes que controlan dichos rasgos. Si los genes están en cromosomas diferentes, los rasgos se heredan (en grupo/por separado). Si los genes se encuentran situados juntos en el mismo cromosoma, los rasgos tienden a heredarse (en grupo/por separado). Se dice que los genes del mismo cromosoma son _____.
4. Muchos organismos, incluso los mamíferos, tienen autosomas y cromosomas sexuales. En los mamíferos, los machos tienen _____ cromosomas sexuales y las hembras _____. El sexo de la descendencia depende de qué cromosoma esté presente en el (óvulo/espermatozoide).
5. Los genes que están presentes en un cromosoma sexual pero no en el otro se llaman _____.
6. Si el fenotipo de los heterocigotos es intermedio entre los fenotipos de dos homocigotos, el esquema de la herencia se llama _____. Si los heterocigotos expresan fenotipos de ambos homocigotos (no intermedio, sino que exhibe ambos rasgos) se llama _____. En _____, muchos genes con efectos semejantes en el fenotipo controlan la herencia de un rasgo.

Preguntas de repaso

1. Define los siguientes términos: gen, alelo, dominante, recesivo, de raza pura, homocigoto, heterocigoto, fecundación cruzada y autopolinización.
2. Explica por qué se dice que los genes situados en el mismo cromosoma están ligados. ¿Por qué dos alelos de genes ligados a veces se separan en la meiosis?
3. Define herencia poligénica. ¿Por qué a veces, por herencia poligénica, los progenitores tienen hijos con un color de piel notablemente diferente a la de ellos?
4. ¿Qué es el ligamiento a los cromosomas sexuales? En los mamíferos, ¿qué sexo tiene más probabilidades de mostrar rasgos recesivos ligados a los cromosomas sexuales?
5. ¿Cuál es la diferencia entre un fenotipo y un genotipo? ¿Conocer el fenotipo de un organismo permite determinar siempre el genotipo? ¿Qué experimento realizarías para determinar el genotipo de un individuo fenotípicamente dominante?
6. En la parte del árbol genealógico (a) de la figura 10-21, ¿crees que los individuos que muestran los rasgos son homocigotos o heterocigotos? ¿Cómo se deduce del árbol genealógico?
7. Define no disyunción y describe los síndromes comunes causados por la no disyunción de autosomas y cromosomas sexuales.

Aplicación de conceptos

1. En ocasiones, el término gen se usa con poco rigor. Compara los términos alelo y gen.
2. **BioÉtica** Las cifras de Mendel parecen demasiado perfectas para ser reales; algunos piensan que quizá hizo algo de trampa con sus datos. Tal vez siguió reuniendo datos hasta que las cifras correspondieron a las proporciones previstas y luego se detuvo. Recientemente se ha dado mucha publicidad a la falta de ética de científicos, como investigadores que plagian el trabajo de otros, aplicar los métodos de otros científicos para desarrollar patentes lucrativas o simplemente inventar los datos. ¿Cuál es la importancia de este tema para la sociedad? ¿Cuáles son los límites del comportamiento ético de los científicos? ¿Cómo debe vigilar la comunidad científica o la sociedad a los investigadores? ¿Qué castigos serían apropiados para las faltas a la ética científica?
3. Aunque se repite que la sociedad estadounidense es un "crisol", mucha gente practica un "aparejamiento selectivo" por el cual se casa con personas parecidas en cuanto a estatura, posición socioeconómica, raza y coeficiente intelectual. Comenta las consecuencias para la sociedad del emparejamiento selectivo entre seres humanos. ¿La sociedad estaría mejor si la gente se uniera más al azar? Explica.

Problemas de genética

1. En ciertas reses, el color del pelaje puede ser rojo (homocigoto, R_1R_1), blanco (homocigoto, R_2R_2) y ruano (pelaje mixto, rojo y blanco, R_1R_2).
   a. Cuando un toro rojo se aparea con una vaca blanca, ¿qué genotipos y qué fenotipos de los descendientes se obtienen?
   b. Si uno de los becerros de la parte (a) se apareara con una vaca blanca, ¿qué genotipos y fenotipos de células hijas produciría? ¿En qué proporción?
2. El caballo palomino tiene pelaje dorado. Por desgracia para los amantes del hipismo, los palominos no son de raza pura. En una serie de apareamientos entre palominos, se obtuvieron los siguientes descendientes.

   65 palominos
   32 acremados
   34 zainos

   ¿Cuál es el modo probable de herencia de la coloración del palomino?
3. En la planta de chícharo comestible, largo (*T*) es dominante de corto (*t*) y las vainas verdes (*G*) son dominantes de las amarillas (*g*). Anota el tipo de gametos y descendientes que se producirían en los cruces siguientes.
   a. *TtGg* × *TtGg*
   b. *TtGg* × *TTGG*
   c. *TtGg* × *Ttgg*
4. En los jitomates, el tipo bola (*R*) es dominante del saladet (*r*) y la piel lisa (*S*) es dominante de la asurcada (*s*). Un jitomate bola liso de cría verdadera (*RRSS*) se cruzó con un jitomate saladet asurcado de raza pura (*rrss*). Toda la descendencia F_1 fue redonda y lisa (*RrSs*). Cuando estas plantas F_1 se cruzaran, se obtendría la siguiente generación F_2:

   Bola, liso: 43
   Saladet, asurcado: 13

   ¿Es probable que los genes de la textura de la piel y la forma del fruto estén en el mismo cromosoma o están en cromosomas diferentes? Explica tu respuesta.
5. En los jitomates del problema 4, un descendiente F_1 (*RrSs*) fue cruzado con un homocigoto recesivo (*rrss*). Se obtuvieron los siguientes descendientes:

   Bola, liso: 583
   Saladet, asurcado: 602
   Bola, asurcado: 21
   Saladet, liso: 16

   ¿Cuál es la explicación más viable de esta distribución de fenotipos?
6. En los seres humanos, el color del pelo está controlado por la interacción de dos genes. El mismo pigmento, la melanina, está presente en personas de pelo castaño y de pelo rubio, pero los castaños tienen mucho más. El pelo castaño (*B*) es dominante del rubio (*r*). Que se sintetice la melanina depende de otro gen. La forma dominante de este segundo gen (*M*) permite la síntesis de la melanina; la forma recesiva (*m*) impide dicha síntesis. Los homocigotos recesivos (*mm*) son albinos. ¿Cuál será la proporción esperada de fenotipos de los hijos de los padres siguientes?
   a. *BBMM* × *BrMm*
   b. *BrMm* × *BrMm*
   c. *BrMm* × *rrmm*
7. En los seres humanos, uno de los genes que determinan la visión cromática se encuentra en el cromosoma X. La forma dominante (*C*) produce la visión cromática normal; la ceguera al rojo y verde es recesiva (*c*). Si un hombre con visión cromática normal se casa con una mujer con ceguera al color, ¿cuál es la probabilidad de que tengan un hijo varón ciego al color?, ¿y una hija ciega al color?
8. En la pareja del problema 7, la mujer da a luz una hija ciega al color pero normal por lo demás. El esposo interpone una demanda de divorcio por adulterio. ¿Esta acusación se sostendría en los tribunales? Explica tu respuesta.

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

ADN: la molécula de la herencia

Capítulo 11

▲ ¿Toro común o el increíble Hulk? Un cambio diminuto del ADN marca toda la diferencia.

Estudio de caso

Músculos, mutaciones y miostatina

NO, EL TORO que aparece en la parte superior de la fotografía no levanta pesas: es un toro de raza Belgian Blue, una raza que tiene músculos prominentes. ¿A qué se debe que un Belgian Blue parezca un fisicoconstructivista en comparación con las reses ordinarias, como el Herford de la parte inferior de la fotografía?

Cuando un mamífero se desarrolla, sus células se dividen muchas veces, se agrandan y se especializan para una función determinada. El tamaño, forma y tipo de las células de los órganos están regulados con precisión durante el desarrollo, de modo que uno no adquiere una cabeza del tamaño de una pelota de basquetbol ni le crece pelo en el hígado. El desarrollo muscular no es la excepción. Cuando eras pequeño, las células destinadas a formar tus músculos se dividieron, se unieron y formaron células largas y relativamente gruesas con numerosos núcleos y sintetizaron las proteínas especializadas que hacen que los músculos se contraigan para mover el esqueleto. Una proteína llamada miostatina, que se encuentra en todos los mamíferos, detiene este proceso. La palabra "miostatina" significa de forma literal "hacer que los músculos se queden iguales" y eso es exactamente lo que hace. Cuando los músculos se desarrollan, la miostatina lentifica y al final detiene las divisiones de estas células premusculares. La miostatina regula también el tamaño definitivo de las células musculares y, por tanto, su fuerza. Un fisicoconstructivista aumenta su volumen muscular levantando pesas, lo cual *agranda* sus células musculares pero, por lo regular, no adiciona muchas células nuevas.

El Belgian Blue tiene más células musculares que son más grandes que las de las reses comunes. ¿Por qué? Es posible que ya lo hayas imaginado: porque no producen miostatina normal. ¿Y por qué no? Como veremos en este capítulo, las proteínas se sintetizan según las instrucciones genéticas contenidas en el **ácido desoxirribonucleico (ADN)**. El ADN del Belgian Blue es significativamente diferente del ADN del ganado común: tiene un cambio, una mutación en el ADN del gen de la miostatina. Por consiguiente, produce miostatina defectuosa. Las células premusculares del Belgian Blue se dividen más de lo normal y se hacen muy grandes a medida que se diferencian, lo que produce este ganado de gran tamaño.

¿Cómo es que el ADN contiene las instrucciones de rasgos como el tamaño de los músculos, color de las flores o la determinación del sexo? ¿Cómo se transmiten estas instrucciones de generación en generación sin alterarse? ¿Por qué a veces estas instrucciones cambian? Las respuestas se encuentran en la estructura y la función del ADN.

De un vistazo

Estudio de caso Músculos, mutaciones y miostatina

11.1 ¿Cómo descubrieron los científicos que los genes están hechos de ADN?

Bacterias transformadas revelaron el vínculo entre genes y ADN

11.2 La estructura del ADN

El ADN está compuesto por cuatro nucleótidos

El ADN es una doble hélice con dos hebras de nucleótidos

Investigación científica El ADN es la molécula de la herencia de los bacteriófagos

Enlaces de hidrógeno entre bases complementarias mantienen unidas las dos cadenas de ADN en la doble hélice

11.3 ¿Cómo codifica la información el ADN?

Investigación científica El descubrimiento de la doble hélice

Estudio de caso continuación Músculos, mutaciones y miostatina

11.4 ¿Cómo es que la replicación del ADN garantiza la constancia genética durante la división celular?

La replicación del ADN es un acontecimiento fundamental en el ciclo celular

La replicación del ADN produce dos dobles hélices de ADN, cada una con la hebra original y una nueva

Estudio de caso continuación Músculos, mutaciones y miostatina

De cerca Estructura y replicación del ADN

BioFlix™ DNA Replication (disponible en inglés)

11.5 ¿Cómo ocurren las mutaciones?

La replicación precisa y la revisión producen ADN casi sin errores

Los errores pueden ocurrir

Las mutaciones van de cambios en pares de nucleótidos simples a desplazamientos de grandes piezas de cromosomas

Las mutaciones tienen efectos diversos en las funciones

Estudio de caso otro vistazo Músculos, mutaciones y miostatina

11.1 ¿CÓMO DESCUBRIERON LOS CIENTÍFICOS QUE LOS GENES ESTÁN HECHOS DE ADN?

A finales del siglo XIX, los científicos habían aprendido que la información genética se encuentra en unidades individuales que llamaron genes. Sin embargo, no sabían qué eran los genes; sólo sabían que los genes determinan muchas diferencias hereditarias en los organismos de una especie. Por ejemplo, los genes del color de las flores determinan si las rosas son rojas, rosas, amarillas o blancas. A comienzos del siglo XX, los estudios sobre la división celular proporcionaron evidencias sólidas de que los genes son parte de los cromosomas (*véanse* las páginas 149-150, 174-175). Poco después, los bioquímicos encontraron que los cromosomas eucariontes están compuestos únicamente de proteínas y ADN. Uno de estos compuestos debía llevar el plano hereditario de las células, pero ¿cuál?

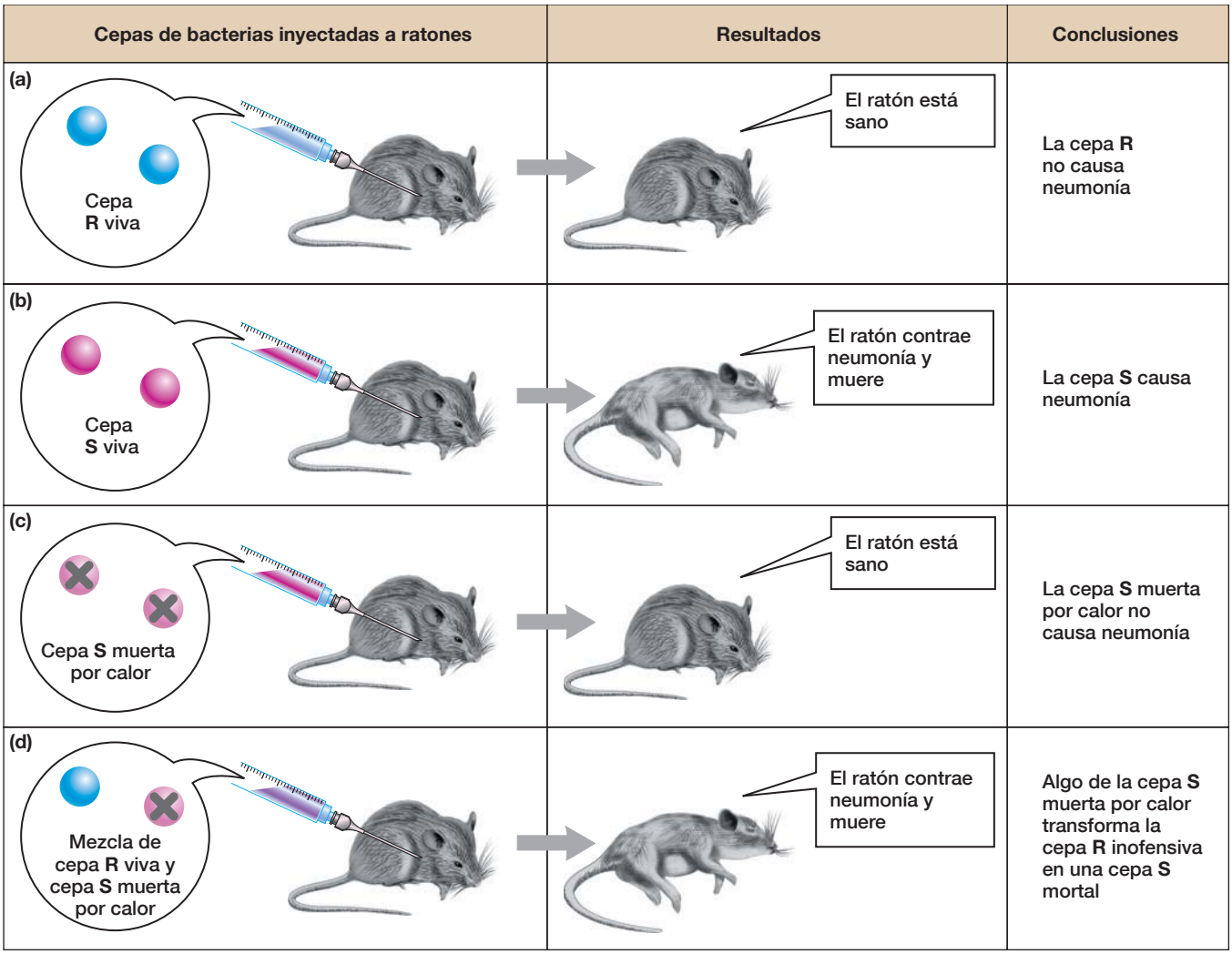
Bacterias transformadas revelaron el vínculo entre genes y ADN

A finales de la década de 1920, un científico inglés de nombre Frederick Griffith trataba de elaborar una vacuna para prevenir la neumonía bacteriana, una de las principales causas de muerte en la época. Es muy difícil preparar una vacuna contra ciertos tipos de bacterias infecciosas (por ejemplo, las vacunas modernas contra el ántrax no son totalmente seguras ni eficaces por completo), pero esto no se sabía en 1920. Algunas vacunas antibacterianas constan de una cepa debilitada de las bacterias, que no causan la enfermedad. Al inyectar esta cepa debilitada pero viva en un animal, se estimula la inmunidad contra el patógeno. Otras vacunas están hechas de bacterias virulentas que fueron muertas mediante exposición al calor o a compuestos químicos.

Griffith trataba de hacer una vacuna con dos cepas de la bacteria *Streptococcus pneumoniae*. Una cepa, R, no causó neumonía al inyectarla en ratones (**FIGURA 11-1a**). La otra cepa, S, resultó mortal al inyectarla: causó neumonía y mató a los ratones en uno o dos días (**FIGURA 11-1b**). Como era de esperarse, cuando se mató a las bacterias de la cepa S y se inyectaron en los ratones, no causaron la enfermedad (**FIGURA 11-1c**). Por desgracia, ni la cepa viva R ni la cepa muerta S proporcionaron inmunidad contra las bacterias vivas de la cepa S.

Griffith trató igualmente de mezclar bacterias de la cepa R con bacterias de la cepa S muertas por calor e inyectar la mezcla a ratones (**FIGURA 11-1d**). Como ninguna de estas cepas causaba neumonía por sí misma, esperaba que los ratones conservaran la salud. Para su sorpresa, los ratones se enfermaron y murieron. Cuando hizo la autopsia de los animales, obtuvo bacterias vivas de la cepa S. Griffith planteó la hipótesis de que algo de las bacterias muertas por calor de la cepa S había cambiado las bacterias vivas e inofensivas de la cepa R y las había convertido en la mortífera cepa S, por un proceso llamado transformación. A continuación, las células de la cepa S transformadas se multiplicaron y causaron neumonía.

Griffith nunca descubrió una vacuna eficaz contra la neumonía y, en ese sentido, sus experimentos fueron un fracaso (de hecho, hasta finales de la década de 1970 no se desarrolló una vacuna eficaz y segura contra la mayor parte de las formas de *Streptococcus pneumoniae*). Sin embargo, los experimentos de Griffith fueron un punto de inflexión en nuestra comprensión de la genética, porque otros investigadores sospechaban que aquello que causó la transformación podía ser la muy buscada molécula de la herencia.


Cepas de bacterias inyectadas a ratones
Resultados
Conclusiones
(a)
Cepa R viva
El ratón está sano
La cepa R no causa neumonía
(b)
Cepa S viva
El ratón contrae neumonía y muere
La cepa S causa neumonía
(c)
Cepa S muerta por calor
El ratón está sano
La cepa S muerta por calor no causa neumonía
(d)
Mezcla de cepa R viva y cepa S muerta por calor
El ratón contrae neumonía y muere
Algo de la cepa S muerta por calor transforma la cepa R inofensiva en una cepa S mortal

▲ **FIGURA 11-1 La transformación "bacteriana"** El descubrimiento de Griffith de que las bacterias pueden transformarse de inofensivas en mortales estableció las bases para el hallazgo de que los genes están compuestos de ADN.

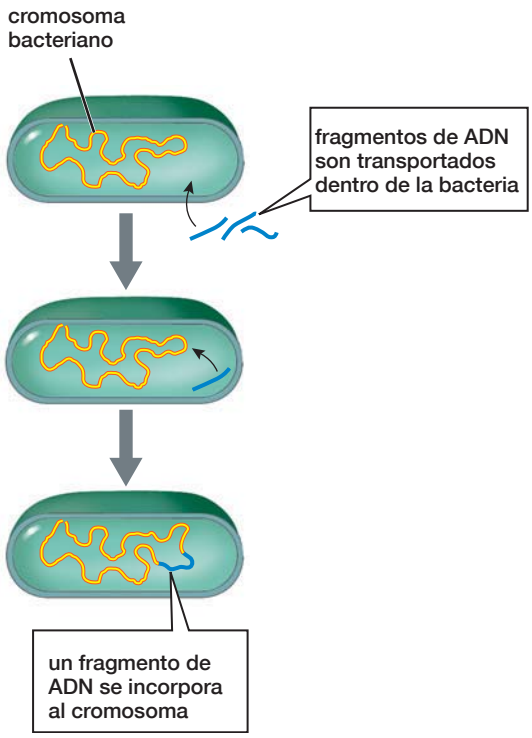
La molécula de la transformación es el ADN

En 1933, J.L. Alloway descubrió que los ratones no desempeñaron ninguna función en la transformación, como lo que ocurrió en las cajas de Petri de cultivo, cuando las bacterias vivas de la cepa R se mezclaron con las bacterias muertas de la cepa S. Una década más tarde, Oswald Avery, Colin MacLeod y Maclyn McCarty descubrieron que la molécula de la transformación es el ADN. Avery, MacLeod y McCarty aislaron el ADN de bacterias de la cepa S, mezcladas con bacterias de la cepa R y produjeron bacterias vivas de la cepa S. Para mostrar que la transformación era causada por ADN y no por restos de proteínas que hubieran contaminado el ADN, trataron algunas muestras con enzimas que destruyeron las proteínas. Estas enzimas no evitaron la transformación; en cambio, al tratar las muestras con enzimas que destruyen el ADN, se impidió la transformación.

Este descubrimiento nos sirve para interpretar los resultados de los experimentos de Griffith. Al calentar las células de la cepa S, murieron, pero no se destruyó completamente su ADN. Cuando las bacterias muertas de la cepa S se mezclaron con bacterias vivas de la cepa R, fragmentos del ADN de las células muertas de la cepa S pasaron a algunas células de la cepa R y se incorporaron al cromosoma de las bacterias de la cepa R (**FIGURA 11-2**). Si estos fragmentos de ADN contenían los genes necesarios para causar la enfermedad, una célula de la cepa R se transformaría en una célula de la cepa S. Así, Avery, MacLeod y McCarty concluyeron que los genes están hechos de ADN.

El ADN, no la proteína, es la molécula de la herencia

Ahora bien, no todos se sintieron convencidos. Algunos pensaban todavía que los genes estaban hechos de proteínas y que la transformación de las moléculas de ADN de bacterias de la cepa S habían causado una mutación en los genes de las bacterias de la cepa R. Otros formularon la hipótesis de que el ADN podría ser la molécula de la herencia de las bacterias, pero no de otros organismos. Sin embargo, se siguieron acumulando las evidencias de que el ADN es el material genético de muchos, o quizá de todos los organismos. Por ejemplo, antes de dividirse, una célula eucarionte duplica sus cromosomas (*véanse* las páginas 151-152) y replica exactamente el contenido de ADN, como sería de esperar si los genes están hechos de ADN. Por último, casi todos los escépticos que quedaban se


cromosoma bacteriano
fragmentos de ADN son transportados dentro de la bacteria
un fragmento de ADN se incorpora al cromosoma

▲ **FIGURA 11-2 Mecanismo molecular de la transformación**
Casi todas las bacterias tienen un único cromosoma circular hecho de ADN. Ocurre la transformación cuando una bacteria viva toma parte del ADN de su ambiente y lo incorpora en su cromosoma.

convencieron con un grupo soberbio de experimentos de Alfred Hershey y Martha Chase, en los cuales demostraron en forma concluyente que el ADN es la molécula de la herencia de ciertos virus (*véase* el apartado "Investigación científica: "El ADN es la molécula de la herencia de los bacteriófagos", en las páginas 204-205).

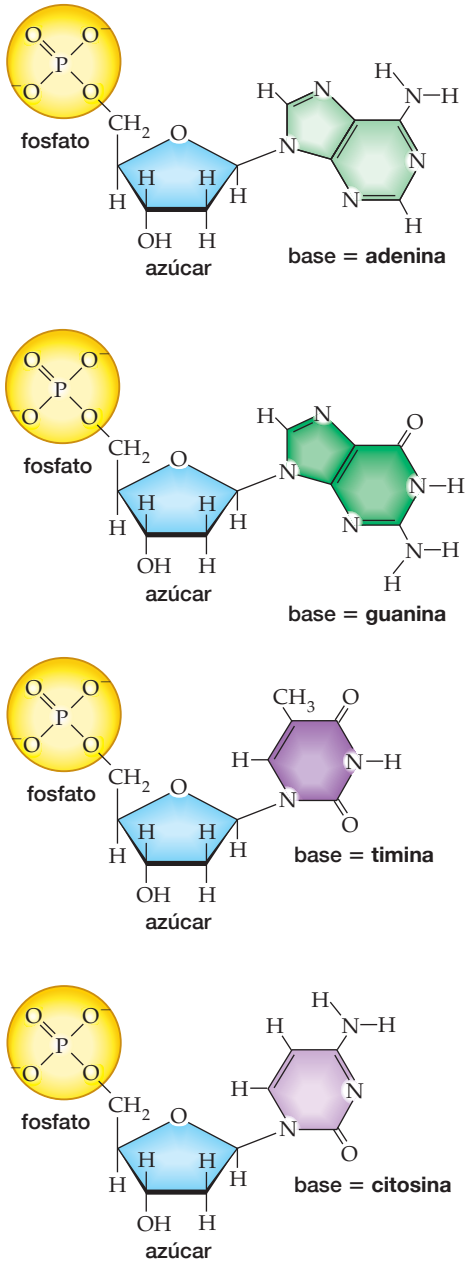
11.2 LA ESTRUCTURA DEL ADN

Saber que los genes están hechos de ADN no responde preguntas cruciales sobre la herencia. ¿Cómo codifica la información el ADN? ¿Cómo se replica el ADN de modo que la célula transmita la información hereditaria a sus células hijas? Los secretos del funcionamiento del ADN y, por consiguiente, de la herencia en sí, se encuentran en la estructura tridimensional de la molécula de ADN.

El ADN está compuesto por cuatro nucleótidos

Como vimos en el capítulo 3, el ADN consta de cuatro pequeñas unidades llamadas **nucleótidos**. Cada nucleótido del ADN tiene tres partes: un grupo fosfato, un azúcar llamado desoxirribosa y una de cuatro **bases** nitrogenadas: **adenina (A)**, **guanina (G)**, **timina (T)** o **citosina (C)** (FIGURA 11-3).

En la década de 1940, cuando el bioquímico Erwin Chargaff de la Columbia University (Universidad Columbia) analizó las cantidades de las cuatro bases del ADN de organismos tan diversos como bacterias, morsas, peces y seres humanos, vio que mostraban una curiosa constancia. El ADN de cualquier especie tenía las mismas cantidades de adenina y timina, así como las mismas cantidades de guanina y citosina. Esta constancia, que suele llamarse la "regla de Chargaff", pareció ser importante, pero pasaría casi otra década hasta que alguien entendiera lo que significaba con respecto a la estructura del ADN.



▲ **FIGURA 11-3 Nucleótidos de ADN**

El ADN es una doble hélice con dos cadenas de nucleótidos

No es tarea fácil determinar la estructura de cualquier molécula biológica, ni siquiera para los científicos contemporáneos. Sin embargo, a finales de la década de 1940 varios científicos comenzaron a investigar la estructura del ADN. Los científicos ingleses Maurice Wilkins y Rosalind Franklin aplicaron el método de la difracción por rayos X al estudio de la molécula de ADN. Bombardearon cristales de ADN purificado con rayos X y tomaron nota de cómo re-

Investigación científica

El ADN es la molécula de la herencia de los bacteriófagos

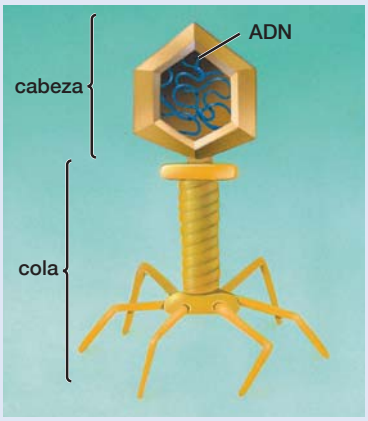
Ciertos virus infectan sólo bacterias y se llaman **bacteriófagos**, lo que significa "comedores de bacterias" (**FIGURA E11-1**). Un bacteriófago ("fago" para abreviar) depende de su bacteria huésped para cubrir todos los aspectos de su ciclo de vida (**FIGURA E11-1b**). Cuando un fago encuentra una bacteria, se adhiere a la pared celular de ésta y le inyecta su material genético. La envoltura externa del fago queda fuera de la pared celular. La bacteria no distingue los genes del fago de sus propios genes, así que "interpreta" los genes del fago y usa la información para producir más fagos. Por último, uno de los genes del fago dirige la síntesis de una enzima que rompe la bacteria, lo que deja en libertad a los fagos recién constituidos.

Aunque muchos bacteriófagos tienen estructuras intrincadas (*véase* la **FIGURA E11-1a**), químicamente son muy simples, pues sólo constan de ADN y proteína. Por tanto, una de estas dos moléculas debe ser el material genético del fago. A comienzos de la década de 1950, Alfred Hershey y Martha Chase aprovecharon la sencillez química de los bacteriófagos para deducir que su material genético es el ADN.

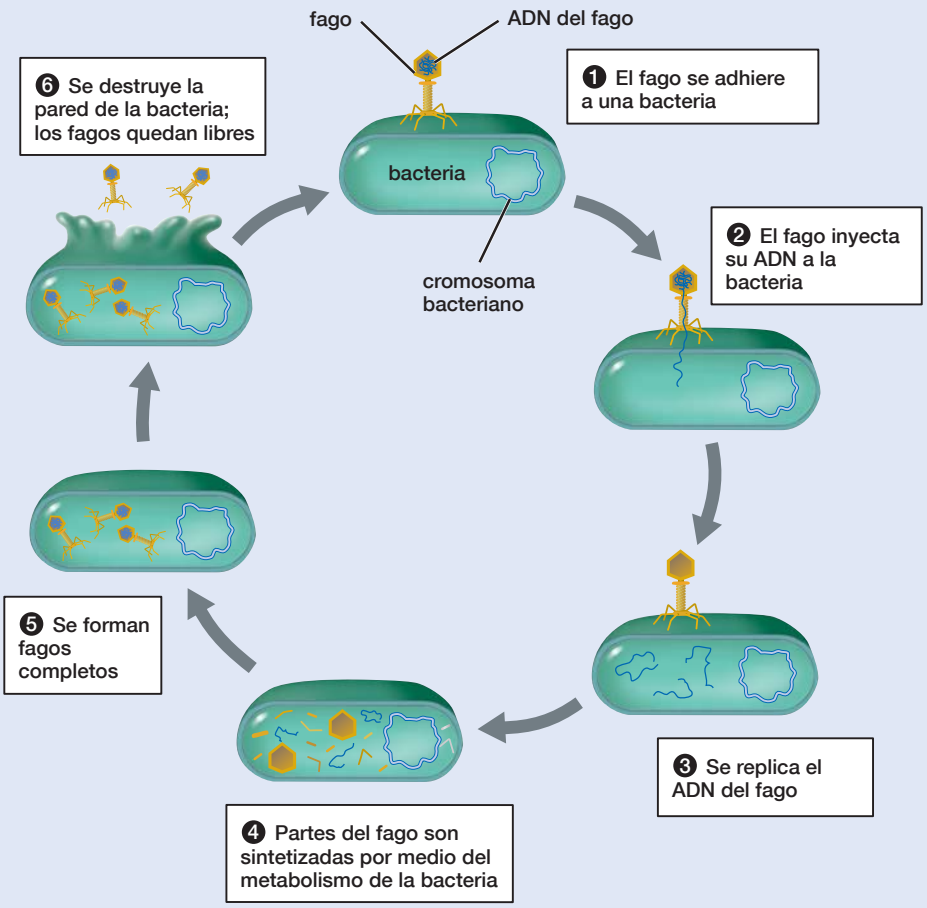
Hershey y Chase sabían que las bacterias infectadas deben contener material genético del fago, así que si pudieran "marcar" el ADN y la proteína del fago, y separar las bacterias infectadas de la envoltura del fago que queda fuera, podrían ver qué molécula entra en la bacteria (**FIGURA E11-2**). Como vimos en el capítulo 3, tanto el ADN como las proteínas contienen carbono, oxígeno, hidrógeno y nitrógeno. El ADN contiene también fósforo, pero no azufre, mientras que las proteínas contienen azufre (en los aminoácidos metionina y cisteína), pero no fósforo.

Hershey y Chase forzaron a una población de fagos a sintetizar ADN usando fósforo radiactivo, con lo cual marcaron su ADN. Otra población fue forzada a sintetizar proteínas con azufre radiactivo y así quedaron marcadas. Cuando las bacterias fueron infectadas por los fagos que contenían proteínas marcadas radiactivamente, las bacterias no se volvieron radiactivas. En cambio, cuando las bacterias fueron infectadas por los fagos que contenían ADN radiactivo, las bacterias se hicieron radiactivas. Hershey y Chase concluyeron que el ADN, no las proteínas, es el material genético de los fagos.

Hershey y Chase también infirieron que parte del material genético marcado de los fagos "originales" podría incorporarse en el material genético de los fagos "descendientes" (veremos más sobre este tema en la sección 11.4). En un segundo grupo de experimentos, los investigadores volvieron a marcar el ADN de una población de fagos y las proteínas en otra población, y dejaron que los fagos infectaran bacterias. Cuando transcurrió el tiempo suficiente para que los fagos se reprodujeran, los investigadores abrieron las bacterias y los fagos descendientes fueron separados de entre los restos bacterianos. En los fagos descendientes encontraron ADN radiactivo, pero no las proteínas radiactivas. El segundo experimento confirmó los resultados del primero: el ADN es la molécula de la herencia.



(a) Estructura de un bacteriófago


fago
ADN del fago
❶ El fago se adhiere a una bacteria
bacteria
cromosoma bacteriano
❷ El fago inyecta su ADN a la bacteria
❸ Se replica el ADN del fago
❹ Partes del fago son sintetizadas por medio del metabolismo de la bacteria
❺ Se forman fagos completos
❻ Se destruye la pared de la bacteria; los fagos quedan libres

(b) Ciclo de vida de un bacteriófago

▲ FIGURA E11-1 Bacteriófagos **(a)** Muchos bacteriófagos tienen una estructura compleja que comprende una cabeza con material genético y fibras caudales con las que se adhieren a la superficie de una bacteria, así como un elaborado aparato para inyectar en la bacteria su material genético. **(b)** Ciclo de vida de un bacteriófago. El bacteriófago usa el metabolismo de la bacteria para producir más fagos.

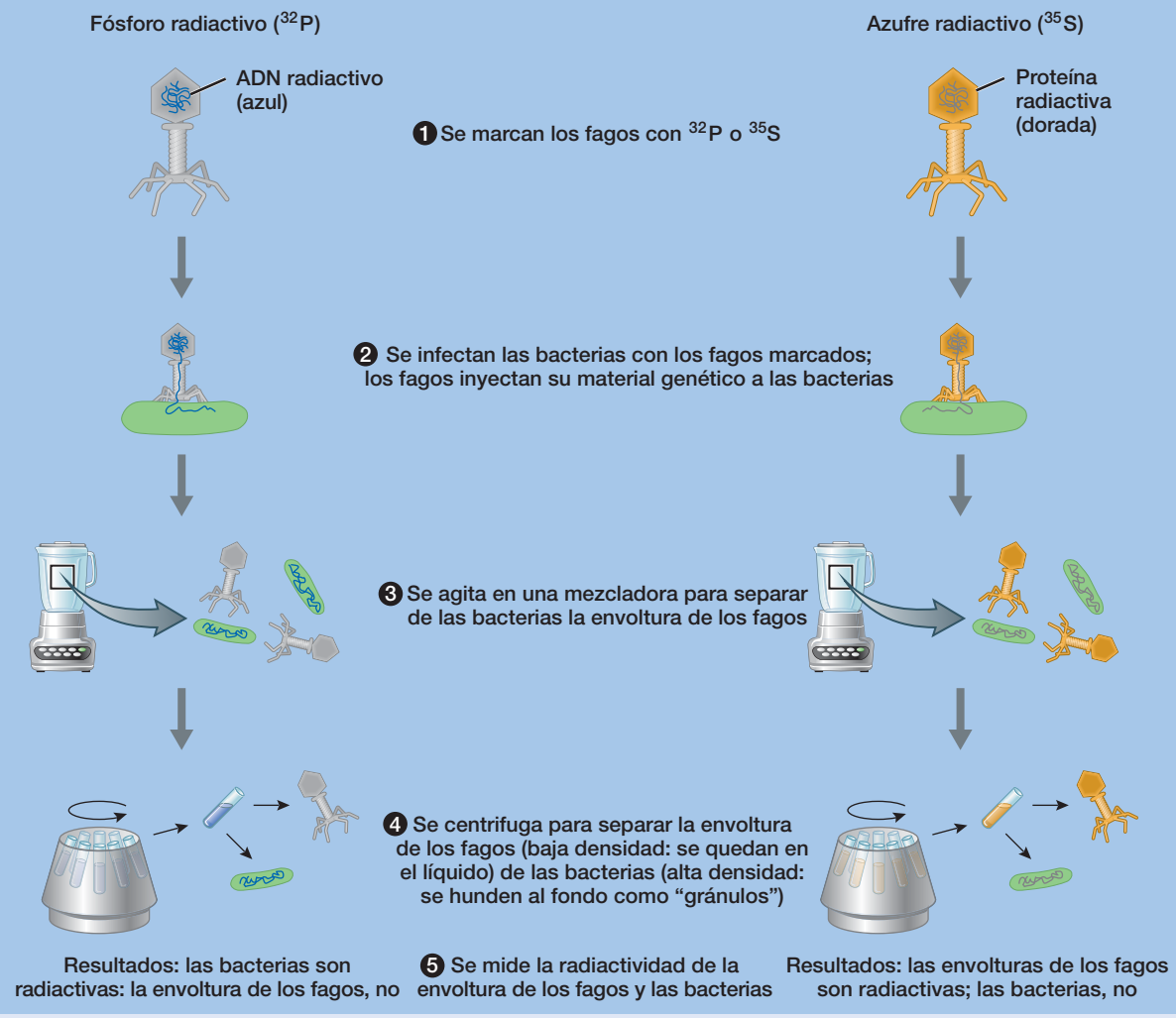
Observaciones:
1. Los virus bacteriófagos constan únicamente de ADN y proteínas
2. Los bacteriófagos inyectan el material genético a las bacterias y las obligan a sintetizar más fagos
3. La envoltura exterior de los bacteriófagos se queda fuera de las bacterias
4. El ADN contiene fósforo pero no azufre
   a. El ADN se puede marcar con fósforo radiactivo
5. Las proteínas contienen azufre, pero no fósforo
   a. Las proteínas se pueden marcar con azufre radiactivo

Pregunta: ¿El ADN o las proteínas son el material genético de los bacteriófagos?

Hipótesis: El ADN es el material genético.

Predicción:
1. Si las bacterias son infectadas por los bacteriófagos que contienen ADN marcado radiactivamente, se volverán radiactivas
2. Si las bacterias son infectadas con bacteriófagos que contienen proteínas marcadas radiactivamente, no se volverán radiactivas

Experimento:


Fósforo radiactivo (^{32}P)
Azufre radiactivo (^{35}S)
ADN radiactivo (azul)
Proteína radiactiva (dorada)
1 Se marcan los fagos con ^{32}P o ^{35}S
2 Se infectan las bacterias con los fagos marcados; los fagos inyectan su material genético a las bacterias
3 Se agita en una mezcladora para separar de las bacterias la envoltura de los fagos
4 Se centrifuga para separar la envoltura de los fagos (baja densidad: se quedan en el líquido) de las bacterias (alta densidad: se hunden al fondo como "gránulos")
Resultados: las bacterias son radiactivas; la envoltura de los fagos, no
5 Se mide la radiactividad de la envoltura de los fagos y las bacterias
Resultados: las envolturas de los fagos son radiactivas; las bacterias, no

Conclusión: Las bacterias infectadas quedan marcadas con fósforo radiactivo, pero no con azufre radiactivo, lo que apoya la hipótesis de que el material genético de los bacteriófagos es el ADN, no las proteínas.

▲ **FIGURA E11-2 Experimento de Hershey-Chase** Al marcar radiactivamente el ADN o las proteínas de bacteriófagos, Hershey y Chase comprobaron si el material genético de los fagos está en el ADN (lado izquierdo del experimento) o en las proteínas (lado derecho).

botaban los rayos en la molécula de ADN (FIGURA 11-4a). Como se ve, el patrón de "difracción" no suministra una imagen directa de la estructura del ADN. Sin embargo, expertos como Wilkins y Franklin (FIGURA 11-4b,c) supieron extraer del patrón mucha información sobre el ADN. En primer lugar, una molécula de ADN es larga y delgada, con un diámetro uniforme de unos dos nanómetros (dos mil millonésimas de metro). Segundo, el ADN es helicoidal, es decir, está torcido como un sacacorchos o una escalera de caracol. Tercero, la molécula del ADN consta de unidades que se repiten.

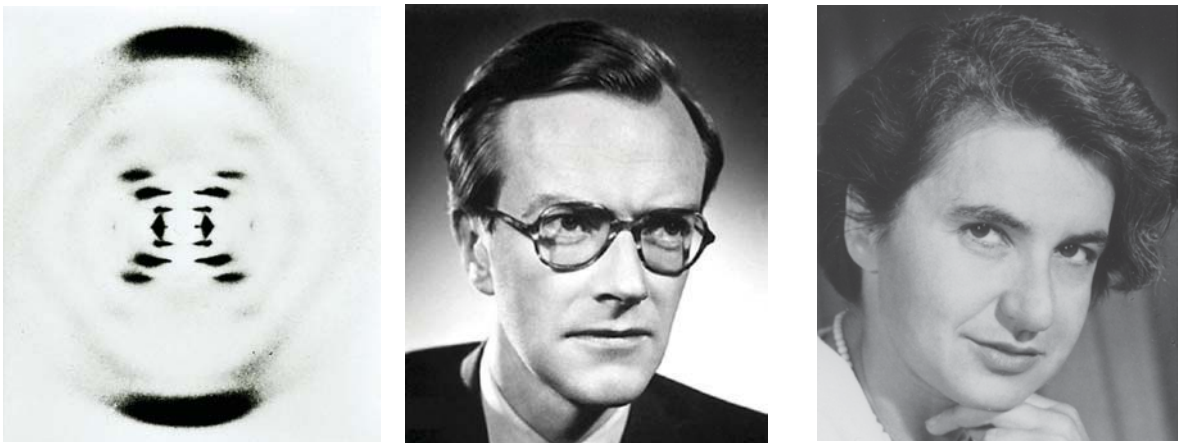
Los datos químicos y de difracción de rayos X no proporcionaron suficiente información a los investigadores para dilucidar la estructura del ADN; también hicieron falta algunas conjeturas afortunadas. Al combinar los datos de Wilkins y Franklin con un conocimiento de cómo se unen las moléculas orgánicas complejas y la intuición de que "los objetos biológicos importantes se presentan en pares", James Watson y Francis Crick propusieron un modelo de la estructura del ADN (*véase* la sección "Investigación científica: El descubrimiento de la doble hélice" en la página 208). Propusieron que la molécula de ADN consta de dos polímeros de nucleótidos enlazados llamados **hebras** (FIGURA 11-5). En cada hebra de ADN, el grupo fosfato de un nucleótido se une con el azúcar del siguiente nucleótido en la misma hebra. Esta sucesión de enlaces produce una "columna vertebral" en que alternan azúcares y fosfatos unidos por enlaces covalentes. De esta **columna de azúcar y fosfato** se proyectan bases de nucleótidos.

Todos los nucleótidos de una hebra de ADN tienen la misma orientación; por tanto, los dos extremos de la hebra son diferentes: un extremo tiene un azúcar "libre", es decir, que no está enlazada, y el otro extremo tiene un fosfato "libre", sin enlazar (*véase* la figura 11-5a). Imagínate una fila larga de automóviles detenidos una noche en una concurrida calle de un sentido. Los faros delanteros de los coches (fosfatos libres) apuntan siempre al frente y las luces traseras (azúcares libres) apuntan hacia atrás. Si los coches están muy embotellados, un peatón situado adelante de la fila sólo vería los faros delanteros del primer vehículo, pero si estuviera situado atrás, sólo vería las luces traseras del último.

Enlaces de hidrógeno entre bases complementarias mantienen unidas las dos cadenas de ADN en la doble hélice

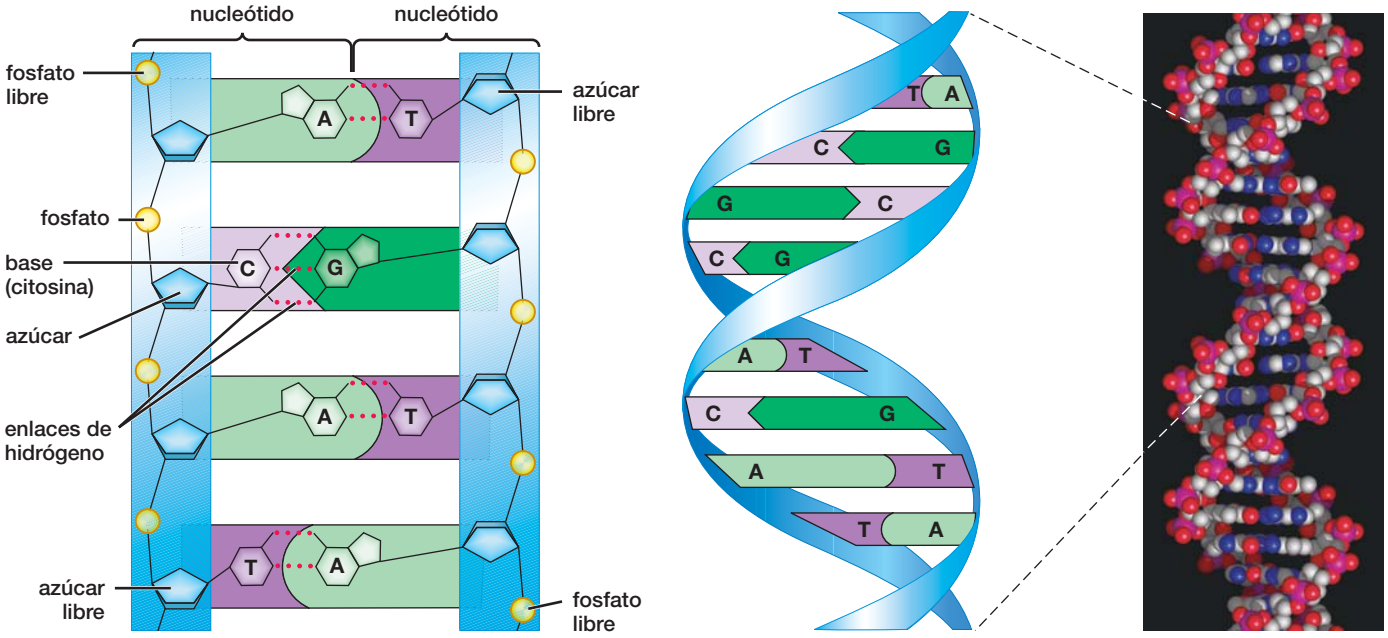
Watson y Crick propusieron que dos hebras de ADN se mantienen unidas por enlaces de hidrógeno que se forman entre las bases que se proyectan de cada hebra (*véase* la figura 11-5a). Estos enlaces confieren al ADN la estructura de escalera, con las columnas de azúcar y fosfato en la parte exterior (formando los verticales de la escalera) y las bases de nucleótidos en el interior (haciendo los escalones de la escalera). Ahora bien, las hebras del ADN no son rectas, sino que giran una alrededor de la otra de modo que forman una **doble hélice** que asemeja una escala doblada a lo largo, con el aspecto de una escalera de caracol (*véase* la FIGURA 11-5b). Además, las dos hebras de la doble hélice de ADN están orientadas en direcciones opuestas o antiparalelas. En el diagrama de la figura 11-5a, observa que la hebra a mano izquierda tiene un grupo fosfato libre en la parte superior y un azúcar libre en la inferior, mientras que ocurre lo contrario en la hebra a mano derecha. Imagina de nuevo el embotellamiento, pero esta vez en una calle congestionada de doble sentido. El piloto de un helicóptero de tránsito que sobrevolara la calle vería únicamente los faros delanteros de los automóviles de un carril y las luces traseras de los vehículos del carril contrario.

Veamos más de cerca los pares de bases que forman los peldaños de la escalera de la doble hélice. La adenina forma enlaces de hidrógeno únicamente con la timina, y la guanina forma enlaces de hidrógeno sólo con la citosina (*véanse* las figuras 11-5a y 11-5b). Estos pares A-T y C-G se llaman **pares de bases complementarias**. Todas las bases de las dos hebras de una doble hélice de ADN son complementarias unas de las otras. Por ejemplo, si una hebra está organizada A-T-T-C-C-A-G-G-C-T, la otra hebra debe ir T-A-A-G-G-T-C-C-G-A.



(a) Patrón de difracción del ADN (b) Maurice Wilkins (c) Rosalind Franklin

▲ **FIGURA 11-4 Estudios del ADN por difracción de rayos X** **a)** La *X* formada por manchas oscuras es característica de las moléculas helicoidales, como el ADN. Las mediciones de varios aspectos del patrón indican las dimensiones de la doble hélice; por ejemplo, la distancia entre las manchas oscuras corresponde a la distancia entre los giros de la hélice. **(b)** Maurice Wilkins y **(c)** Rosalind Franklin descubrieron muchas características del ADN por medio del examen meticuloso de los patrones de difracción de los rayos X. Wilkins compartió el premio Nobel de Fisiología y Medicina con Watson y Crick en 1962. Franklin murió en 1958. Como los premios Nobel no se conceden póstumamente, muchas veces las aportaciones de Franklin no reciben el reconocimiento que se merecen.



(a) Enlaces de hidrógeno sostienen las bases de pares complementarios del ADN

(b) Las dos hebras del ADN forman una doble hélice

(c) Cuatro giros de la doble hélice de ADN

▲ **FIGURA 11-5 El modelo de Watson y Crick de la estructura del ADN** **(a)** Enlaces de hidrógeno entre pares de bases complementarias unen las dos hebras del ADN. Tres enlaces de hidrógeno unen la guanina con la citosina y dos enlaces unen la adenina con la timina. Observa que cada hebra tiene un fosfato libre en un extremo y un azúcar libre en el extremo opuesto. Además, las dos hebras corren en direcciones opuestas. **(b)** Las hebras del ADN se enrollan una sobre la otra en una doble hélice, como una escalera de caracol, con la columna de fosfato y azúcar que forma las verticales y los pares de bases complementarias, los peldaños. **(c)** Modelo volumétrico de la estructura del ADN.

PREGUNTA ¿Qué crees que sería más difícil de romper, un par de bases A-T o uno C-G?

Los pares de bases complementarias explican la "regla de Chargaff: que el ADN de una especie contiene cantidades iguales de adenina y timina, así como cantidades iguales de citosina y guanina. Como una A de una hebra de ADN se empareja siempre con una T de la otra hebra, la cantidad de A es igual a la cantidad de T. Del mismo modo, como una G de una hebra se une siempre con una C de la otra hebra de ADN, la cantidad de G siempre es igual a la cantidad de C.

Por último, observa el tamaño de las bases. Como la adenina y la guanina constan de dos anillos fusionados, son grandes, mientras que la timina y la citosina, formadas por un solo anillo, son pequeñas. Como la doble hélice tiene únicamente pares A-T y G-C, todos los peldaños de la escalera del ADN tienen el mismo ancho; por tanto, la doble hélice tiene un diámetro constante, como lo había predicho el patrón de difracción de rayos X.

La estructura del ADN quedó dilucidada. El 7 de marzo de 1953, en el Bar Eagle de Cambridge, en Inglaterra, Francis Crick proclamó ante la multitud que se había reunido para comer: "Descubrimos el secreto de la vida". Esta afirmación no estaba lejos de la verdad. Aunque se necesitaban más datos para confirmar los detalles, en apenas unos años el modelo del ADN revolucionó la biología, incluidas la genética, la evolución y la medicina. Como veremos en capítulos posteriores, la revolución continúa al día de hoy.

11.3 ¿CÓMO CODIFICA LA INFORMACIÓN EL ADN?

Volvamos a la estructura del ADN que se muestra en la figura 11-5. ¿Ves por qué tantos científicos tenían problemas para creer que el ADN pudiera ser el portador de la información genética? Piensa en todas las características de un solo organismo. ¿Cómo es posible que el color de las plumas de un pájaro, el tamaño y la forma de su pico, su habilidad para construir un nido, su canto y su capacidad de emigrar estén determinados por una molécula con cuatro unidades simples?

La respuesta es que lo importante no es el *número* de unidades, sino la *secuencia*. En una hebra de ADN, las cuatro bases pueden disponerse en cualquier orden, y cada peculiar secuencia de bases representa un conjunto único de instrucciones genéticas. Una analogía será útil para comprender esto. No se necesitan muchas letras para conformar una lengua. El idioma castellano tiene 27 letras, el hawaiano tiene 12 y el lenguaje binario de las computadoras tiene sólo dos "letras" (0 y 1, o "apagado" y "encendido"). Sin embargo, los tres idiomas pueden formar miles de palabras diferentes. Un tramo de ADN de sólo 10 nucleótidos tiene más de un millón de secuencias posibles de las cuatro bases. Como un organismo tiene desde millones de nucleótidos (en las bacterias) hasta miles de millones (en las plantas o los animales), las moléculas del ADN pueden codificar una cantidad asombrosa de información.

Investigación científica

El descubrimiento de la doble hélice

A comienzos de la década de 1950, muchos biólogos se dieron cuenta de que la clave para entender la herencia se encontraba en la estructura del ADN. También sabían que quien dedujera la estructura correcta del ADN recibiría reconocimientos que quizá incluyeran el premio Nobel. Linus Pauling, del California Institute of Technology (Instituto de Tecnología de California), era la persona que más probabilidades tenía de resolver el misterio de la estructura del ADN. Es de creer que Pauling sabía más que cualquier otra persona con vida acerca de la química de las moléculas orgánicas grandes. Como Rosalind Franklin y Maurice Wilkins, Pauling era experto en técnicas de difracción de rayos X. En 1950 se valió de estas técnicas para mostrar que muchas proteínas estaban enrolladas en hélices de una hebra (*véase* la figura 3-20b). Pero Pauling tenía dos grandes desventajas. En primer lugar, durante años se había concentrado en la investigación de las proteínas y, por tanto, tenía pocos datos sobre el ADN. En segundo lugar, participaba activamente en el movimiento pacifista. En ese entonces, algunos funcionarios del gobierno estadounidense consideraban que tales actividades podían ser subversivas y amenazar la seguridad de aquel país. Esta segunda desventaja resultaría decisiva.

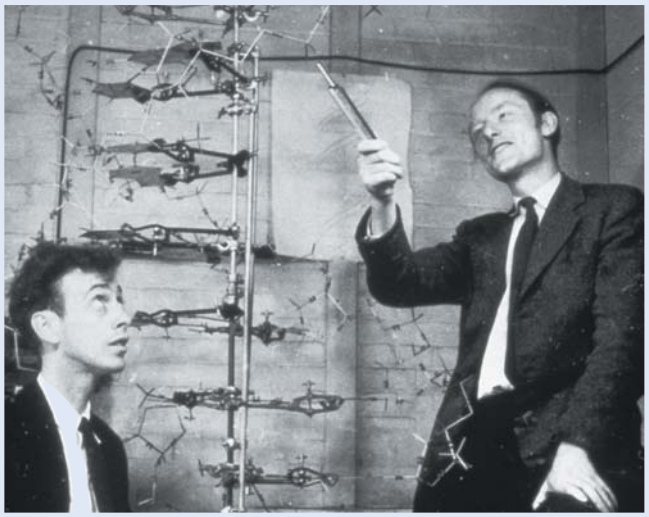
Los siguientes competidores con más probabilidades eran Wilkins y Franklin, los científicos ingleses que se habían dado a la tarea de determinar la estructura del ADN mediante patrones de difracción de rayos X. De hecho, eran los únicos científicos que tenían buenos datos sobre la forma general de la molécula de ADN. Por desgracia para ellos, su abordaje metodológico era lento.

La puerta se abrió para los que finalmente descubrieron la doble hélice: James Watson y Francis Crick, dos científicos que no tenían los extensos conocimientos de los enlaces químicos que tenía Pauling ni la experiencia de Franklin y Wilkins en el análisis por rayos X. Watson y Crick no experimentaban en el sentido ordinario de la palabra, sino que pasaban el tiempo pensando en el ADN, mientras trataban de construir un modelo molecular que fuera lógico y en el que se acomodaran los datos. Como trabajaban en Inglaterra y como Wilkins les mostró los datos de Franklin (quizá contra sus deseos), Watson y Crick estaban familiarizados con toda la información radiográfica relacionada con el ADN.

Los datos de rayos X eran lo que le hacía falta a Pauling. En virtud de sus tendencias supuestamente subversivas, el Departamento de Estado de Estados Unidos se negó a expedir un pasaporte para que Pauling pudiera salir de dicho país, así que no pudo asistir a las reuniones en las que Wikins presentó los datos de rayos X ni fue a Inglaterra a hablar directamente con Wilkins y Franklin. Watson y Crick sabían que Pauling trabajaba en la estructura del ADN y los impulsaba el miedo de que pudiera vencerlos. En su libro *The Double Helix* (*La doble hélice*), Watson cuenta que estaba convencido de que Pauling había visto las imágenes de rayos X, de modo que "cuando mucho en una semana, Linus habría desentrañado la estructura".

Quizá estás pensando que eso no es justo, que la meta de la ciencia es avanzar en el conocimiento y que todos deberían tener acceso a todos los datos. Tal vez, pero después de todo, los científicos también son personas. Prácticamente todos los científicos quieren ver que su disciplina progresa y que derrama beneficios a la humanidad, pero a la vez cada individuo quiere ser el factor principal de ese progreso y recibir el crédito y la fama. Linus Pauling se quedó a oscuras sobre los datos de los rayos X y fue abatido en la carrera por encontrar la estructura correcta.

Poco después de que Watson y Crick propusieran la doble hélice (**FIGURA E11-3**), Watson la describió en una carta a Max Delbruck, amigo y consejero del California Institute of Technology (Instituto de Tecnología de California). Cuando Delbruck le contó a Pauling sobre el modelo de la doble hélice para el ADN, Pauling felicitó gentilmente a Watson y Crick por su brillante solución. La carrera había terminado.



▲ **FIGURA E11-3 El descubrimiento del ADN** James Watson y Francis Crick con un modelo de la estructura del ADN.

Desde luego, para que tengan algún sentido, las letras de un idioma deben estar en el orden correcto. Del mismo modo, un gen debe tener las bases indicadas, en la secuencia precisa. Así como "huésped" y "hostil" significan cosas diferentes y "huopli" no quiere decir nada, diferentes secuencias de bases del ADN codifican información muy diferente o no codifican ninguna información.

En el capítulo 12 vamos a explicar cómo se toma la información del ADN para formar la estructura de las células vivas. En el resto del capítulo, examinaremos cómo se replica el ADN durante la división celular para que se copie correctamente esta información genética.

Estudio de caso continuación

Músculos, mutaciones y miostatina

Todos los mamíferos "normales" tienen una secuencia de ADN que codifica una proteína miostatina funcional que limita el crecimiento de los músculos. El ganado *Belgian Blue* tiene una mutación que cambia un gen leve por uno absurdo que ya no codifica una proteína funcional, de modo que sufre un desarrollo muscular excesivo.

11.4 ¿CÓMO ES QUE LA REPLICACIÓN DEL ADN GARANTIZA LA CONSTANCIA GENÉTICA DURANTE LA DIVISIÓN CELULAR?

La replicación del ADN es un acontecimiento fundamental en el ciclo celular

En 1850, el patólogo austriaco Rudolf Virchow se daba cuenta de que "todas las células vienen de células". Los billones de células de tu cuerpo son descendientes de otras células, que se remontan al momento en que fuiste un óvulo fecundado. Además, casi todas las células de tu cuerpo contienen información genética idéntica, la misma información presente en el óvulo fecundado. Cuando las células se reproducen por división mitótica, cada célula hija recibe una copia casi perfecta de la información genética de la célula original. Por consiguiente, antes de la división, la célula original debe sintetizar dos copias exactas de su ADN. Un proceso llamado **replicación del ADN** produce estas dos dobles hélices idénticas.

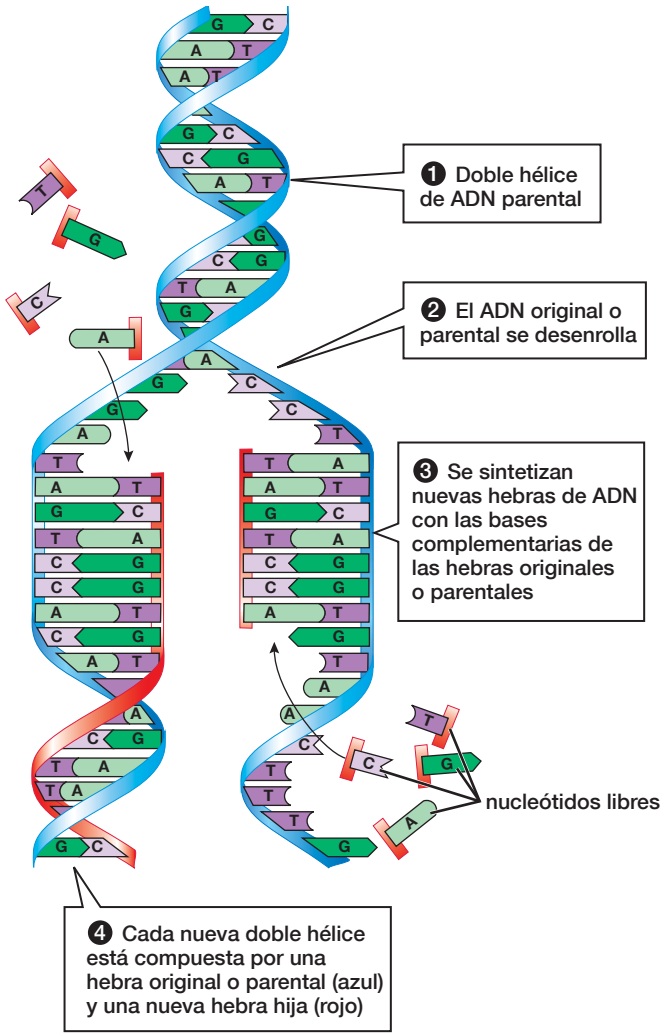
La replicación del ADN produce dos dobles hélices de ADN, cada una con la hebra original y una nueva

¿Cómo copia exactamente la célula su ADN? En el documento en el que describieron la estructura del ADN, Watson y Crick escribieron una de las frases más insuficientes de la ciencia: "No se nos ha escapado que el emparejamiento específico [de las bases] que hemos postulado sugiere inmediatamente un posible mecanismo de copia del material genético". De hecho, el emparejamiento de las bases es la base de la replicación del ADN. Recuerda que las reglas para el emparejamiento de bases son que la adenina de una hebra debe unirse con una timina en la otra hebra y que la citosina debe emparejarse con una guanina. Si una de las hebras tiene, por ejemplo, A-T-G, la otra hebra debe tener T-A-C. Por tanto, la secuencia de bases de cada hebra contiene toda la información necesaria para replicar la otra hebra.

En teoría, la replicación del ADN es bastante simple (FIGURA 11-6). Los componentes esenciales son: (1) las hebras de ADN originales, (2) **nucleótidos libres** sintetizados previamente en el citoplasma e introducidos en el núcleo, y (3) diversas enzimas que desenrollan y abren la doble hélice de ADN original y que sintetizan nuevas hebras de ADN.

Primero, las enzimas llamadas **ADN helicasas** (lo que significa "enzimas que separan la doble hélice") abren la doble hélice de ADN original, de modo que las bases de las dos hebras de ADN ya no forman pares de bases una con la otra. Hay que sintetizar hebras complementarias de las originales. Otras enzimas, llamadas **ADN polimerasas** ("enzimas que sintetizan un polímero de ADN"), avanzan por cada hebra separada del ADN original y emparejan sus bases con los nucleótidos libres complementarios. Por ejemplo, la ADN polimerasa empareja una adenina expuesta en la hebra original con una timina. La ADN polimerasa también conecta estos nucleótidos libres unos con otros para formar dos nuevas hebras de ADN, cada una complementaria de una de las hebras del ADN original. Así, si una hebra de ADN original lleva T-A-G, la ADN polimerasa sintetiza una nueva hebra de ADN con la secuencia complementaria A-T-C. Para más información sobre cómo se replica el ADN, consulta el apartado "De cerca: Estructura y replicación del ADN" en las páginas 210-212.

Al terminar la replicación, una hebra del ADN original y su hebra de ADN hija recién formada se enredan en una doble hélice. Al mismo tiempo, la otra hebra original y su hebra hija se enredan en una segunda doble hélice. Al formar las nuevas dobles hélices, la replicación del ADN conserva una hebra del


1 Doble hélice de ADN parental
2 El ADN original o parental se desenrolla
3 Se sintetizan nuevas hebras de ADN con las bases complementarias de las hebras originales o parentales
nucleótidos libres
4 Cada nueva doble hélice está compuesta por una hebra original o parental (azul) y una nueva hebra hija (rojo)

▲ **FIGURA 11-6 Elementos básicos de la replicación del ADN** En la replicación se separan las dos hebras de la doble hélice del ADN parental. Los nucleótidos libres que son complementarios de los que se encuentran en cada hebra se unen para hacer hebras hijas. Cada hebra original y su nueva hebra hija forman una nueva doble hélice.

Estudio de caso continuación

Músculos, mutaciones y miostatina

Gracias a un complejo mecanismo que abarca muchas otras moléculas, la miostatina evita que las células premusculares repliquen su ADN. Por consiguiente, las células dejan de dividirse y se limita el número de células maduras. La miostatina mutada del ganado Belgian Blue no inhibe la replicación del ADN, así que las células premusculares siguen dividiéndose y producen mayor masa muscular.

De cerca *Estructura y replicación del ADN*

Estructura del ADN

Para entender la replicación del ADN, tenemos que regresar a su estructura. Los bioquímicos siguen el rastro de los átomos de una molécula compleja numerándolos. En el caso de un nucleótido, los átomos que forman las "esquinas" de la base están numerados del 1 al 6 para citosina y timina que tienen un solo anillo, y del 1 al 9 para adenina y guanina que llevan un anillo doble. Los átomos de carbono del azúcar se numeran del 1′ al 5′. Se usa el símbolo de prima (′) para distinguir los átomos del azúcar de los átomos de la base. Los carbonos del azúcar se llaman "1 prima" a "5 prima" (**FIGURA E11-4**).

El azúcar de un nucleótido tiene dos "extremos" que pueden participar en la síntesis de la columna de azúcar y fosfato de la hebra de ADN, un extremo 3′ que tiene un grupo libre —OH (hidroxilo) unido al carbono 3′ del azúcar, y un extremo 5′ que tiene un grupo fosfato unido al carbono 5′. Cuando se sintetiza una hebra de ADN, el fosfato de un nucleótido se une con el grupo hidroxilo del azúcar del siguiente nucleótido (**FIGURA E11-5**).

Con esto queda todavía un grupo hidroxilo libre en el extremo 3′ de un nucleótido y un grupo fosfato libre en el extremo 5′ del otro nucleótido. No importa cuántos nucleótidos se unan, siempre queda un hidroxilo libre en el extremo 3′ de la hebra y un fosfato libre en el extremo 5′.

Las columnas de azúcar y fosfato de las dos hebras de una doble hélice son antiparalelas, lo que significa que corren en direcciones opuestas. Por tanto, en un extremo de una doble hélice una hebra tiene un hidroxilo libre en el azúcar (el extremo 3′), mientras que la otra hebra tiene un fosfato libre (el extremo 5′). En el otro extremo de la doble hélice, los extremos de la hebra están invertidos (**FIGURA E11-6**).

Replicación del ADN

La replicación del ADN consta de tres acciones principales (**FIGURA E11-7**). En primer lugar, la doble hélice del ADN debe abrirse para que sea posible interpretar la secuencia de bases. Enseguida, es necesario sintetizar nuevas hebras de ADN con la secuencia de bases complementaria de las dos hebras originales. En las células eucariontes, estas nuevas hebras de ADN se sintetizan en secciones muy cortas. Por tanto, el tercer paso de la replicación del ADN es unir las secciones para formar una nueva hebra continua de ADN. Cada paso es realizado por un conjunto diferente de enzimas.

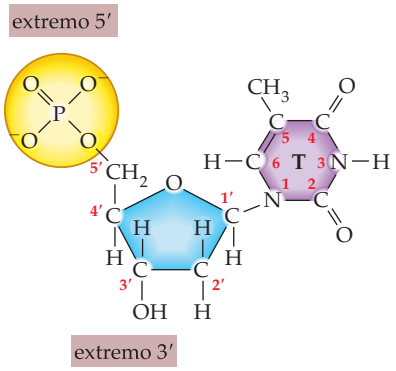
La ADN helicasa separa las hebras del ADN original o parental

En sintonía con otras enzimas, la ADN helicasa rompe los enlaces de hidrógeno entre pares de bases complementarias que mantienen unidas las dos hebras del ADN original. Con esto se separa y desenrolla la doble hélice original y se forma una "burbuja" de replicación (**FIGURA E11-7** ❶ y ❷). La burbuja de replicación contiene una "horquilla" de replicación en cada extremo, donde las dos hebras del ADN original apenas comienzan a desenrollarse. En la burbuja de replicación, las bases de las hebras del ADN original dejan de estar emparejadas.

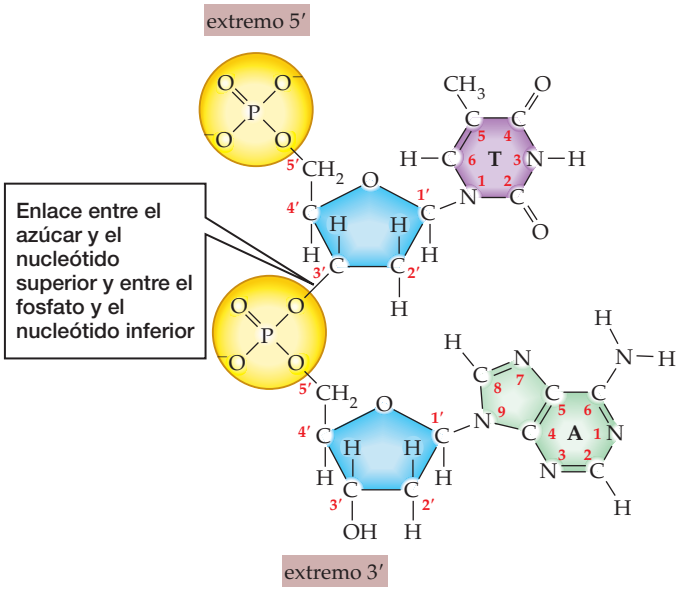
La ADN polimerasa sintetiza nuevas hebras de ADN

Las burbujas de replicación son esenciales porque permiten que una segunda enzima, la ADN polimerasa, pase a las bases de cada hebra de ADN (**FIGURA E11-7** ❸). En cada horquilla de replicación, un complejo de ADN polimerasa y otras proteínas se unen a cada hebra original. Por tanto, habrá dos complejos de ADN polimerasa, uno en cada hebra original. La ADN polimerasa reconoce una base sin par de la hebra original y la une a una base complementaria en un nucleótido libre. Luego, la ADN polimerasa cataliza la formación de nuevos enlaces covalentes que unan el fosfato del nucleótido libre nuevo (el extremo 5′) con el azúcar del nucleótido añadido más recientemente (el extremo 3′) de la hebra hija que va creciendo. De esta manera, la ADN polimerasa sintetiza la columna de azúcar y fosfato de la hebra hija.

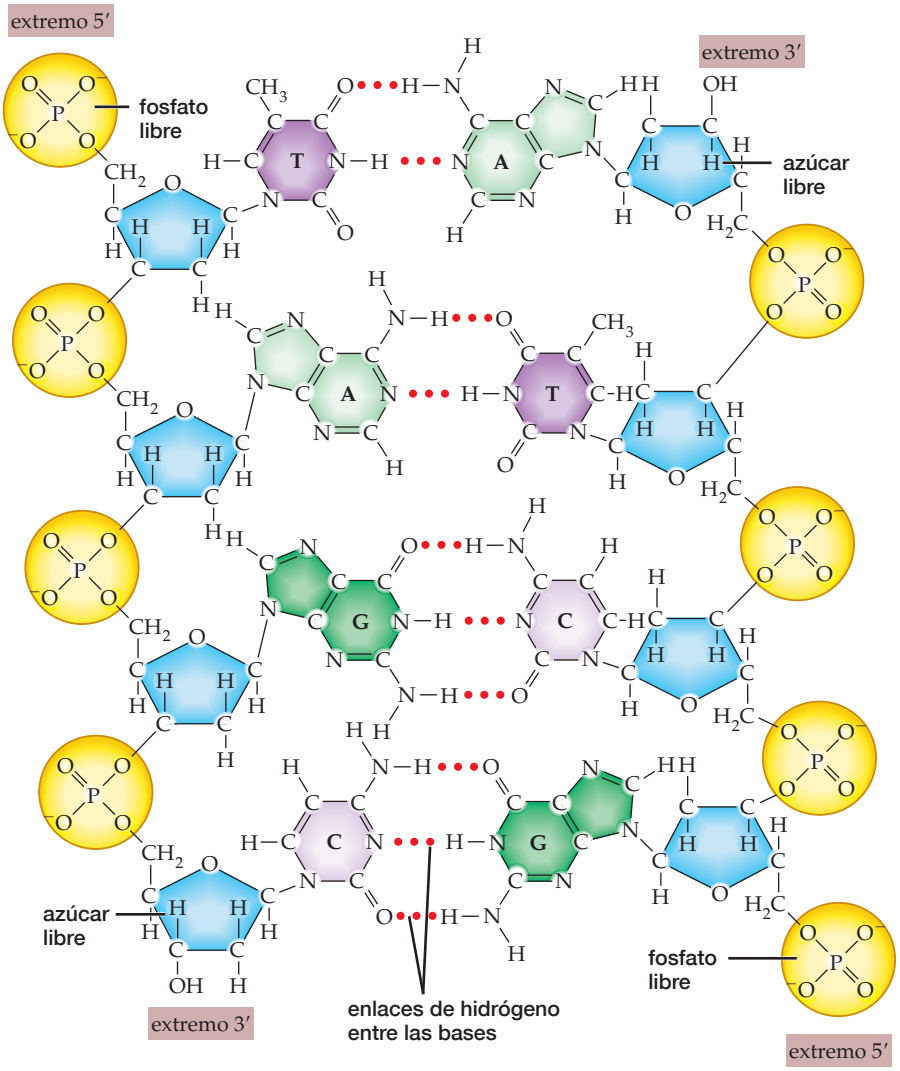
¿Por qué se forman burbujas de replicación en lugar de simplemente empezar en un extremo de la doble hélice y



▲ **FIGURA E11-4 Numeración de los átomos de carbono en un nucleótido**



▲ **FIGURA E11-5 Numeración de los átomos de carbono en un dinucleótido**



▲ **FIGURA E11-6 Las dos hebras de una doble hélice de ADN son antiparalelas**

dejar que una molécula de ADN polimerasa copie el ADN de una sección continua hasta el otro extremo? Bueno, los cromosomas eucariontes son muy largos: los cromosomas humanos van de unos 23 millones de bases en el diminuto cromosoma Y a unos 246 millones de bases en el cromosoma 1. El ADN eucarionte se copia a un ritmo de unos 50 nucleótidos por segundo, así que se necesitarían de cinco a 57 días para copiar los cromosomas humanos en una sección continua. Para replicar un cromosoma entero en un tiempo razonable, muchas enzimas de ADN helicasa abren muchas burbujas de replicación, a modo de que las enzimas de ADN polimerasa copien las hebras originales en secciones muy pequeñas. Las burbujas crecen conforme avanza la replicación del ADN y se unen cuando entran en contacto unas con otras.

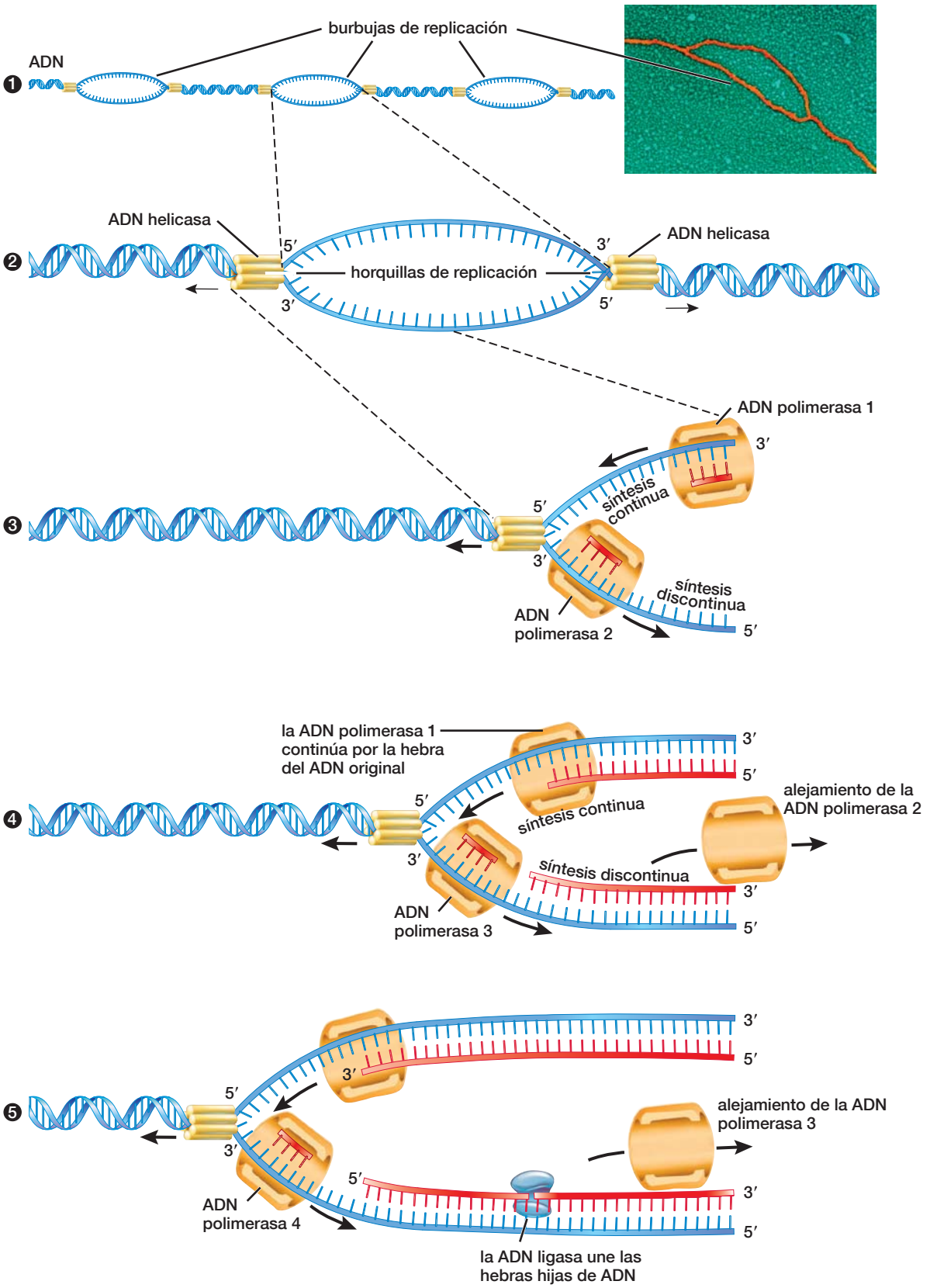
La ADN polimerasa siempre se aleja del extremo 3′ de una hebra de ADN original (es decir, del extremo con el grupo hidroxilo libre del azúcar). Siempre se agregan nuevos nucleótidos al extremo 3′ de la hebra hija. En otras palabras, la ADN polimerasa mueve 3′ → 5′ en una hebra original y, simultáneamente, mueve 5′ → 3′ en la hebra hija. Por último, como las dos hebras de la doble hélice de ADN original están orientadas en direcciones opuestas, las moléculas de la ADN polimerasa se mueven igualmente en sentido contrario en las dos hebras originales (véase la figura E11-7 ❸).

La ADN helicasa y la ADN polimerasa colaboran (**FIGURA E11-7 ❹**). Una ADN helicasa "aterriza" en la doble hélice y la recorre para desenrollarla y separar las hebras. Como las dos hebras de ADN corren en direcciones opuestas, conforme una enzima de ADN helicasa se mueve hacia el extremo 5′ de una hebra original, avanza simultáneamente hacia el extremo 3′ de la otra hebra original. Ahora visualicemos dos ADN polimerasas que se depositan en las dos hebras separadas de ADN. Una ADN polimerasa (llamémosla polimerasa 1) puede seguir a la helicasa hacia el extremo 5′ de la hebra original y puede sintetizar una hebra de ADN hija de forma continua hasta que entra en otra burbuja de replicación. Esta hebra hija de ADN que se sintetiza de forma continua se llama hebra líder. Ahora bien, en la otra hebra original, la polimerasa 2 se aleja de la helicasa: en ❸ de la figura E11-7, observa que la helicasa se mueve a la izquierda, mientras que la ADN polimerasa 2 lo hace a la derecha. Por tanto, la síntesis del ADN en esta hebra será discontinua: la ADN polimerasa 2 sintetizará una nueva hebra corta de ADN llamada hebra rezagada, pero entre tanto, la helicasa sigue su movimiento a la izquierda y desenrollando más de la doble hélice (*véase* figura E11-7 ❹ y ❺). Otras ADN polimerasas (número 3, 4, etc.) deben depositarse en esta hebra y sintetizar más hebras rezagadas cortas.

La ADN ligasa une los segmentos de ADN

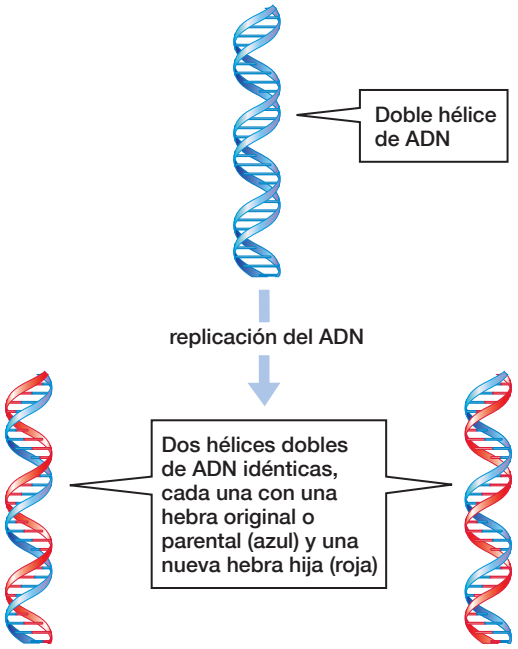
Numerosas ADN polimerasas sintetizan secciones de ADN de diversa longitud. Cada cromosoma puede formar cientos de burbujas de replicación. En cada burbuja habrá una hebra líder, de cientos de miles de pares de nucleótidos, y de docenas a miles de hebras rezagadas, cada una con alrededor de 100 a 200 pares de nucleótidos. Por tanto, una célula puede sintetizar millones de secciones de ADN cuando replica un único cromosoma. ¿Cómo se unen todos estos fragmentos? Es lo que hace la tercera enzima importante, la **ADN ligasa** ("enzima que une el ADN"; **FIGURA E11-7 ❺**). Muchas enzimas de ADN ligasa zurcen los fragmentos de ADN hasta que la hebra hija consta de un único polímero largo y continuo de ADN.

(continúa)



▲ **FIGURA E11-7 Replicación del ADN** ❶ Las enzimas de ADN helicasa separan las hebras originales de un cromosoma para formar burbujas de replicación. ❷ Cada burbuja de replicación consta de dos horquillas de replicación entre las cuales hay hebras de ADN desenrolladas. ❸ Las enzimas de ADN polimerasa sintetizan nuevas secciones de ADN. ❹ La ADN helicasa avanza por la doble hélice del ADN original, la desenrolla y ensancha la burbuja de replicación. Las ADN polimerasas de la burbuja de replicación sintetizan hebras de ADN hijas. ❺ La ADN ligasa une los pequeños fragmentos de ADN en una única hebra hija.

PREGUNTA Durante la síntesis, ¿por qué la ADN polimerasa se aleja de la horquilla de replicación en las dos hebras?


Doble hélice de ADN
replicación del ADN
Dos hélices dobles de ADN idénticas, cada una con una hebra original o parental (azul) y una nueva hebra hija (roja)

▲ **FIGURA 11-7 Replicación semiconservativa de ADN**

ADN original y sintetiza una hebra nueva. Por tanto, el proceso se llama **replicación semiconservativa** (FIGURA 11-7).

Si no se cometieron errores, la secuencia de bases de las dos hélices dobles de ADN es idéntica a la secuencia de bases de la doble hélice de ADN original y, desde luego, una a la otra.

BioFlix™ DNA Replication (disponible en inglés)

11.5 ¿CÓMO OCURREN LAS MUTACIONES?

Nada es perfecto, ni siquiera el ADN de tus células. Los cambios en la secuencia de bases del ADN suele dar por resultado un gen defectuoso, lo que se llama una **mutación**. En la mayor parte de las células, las mutaciones se reducen al mínimo por la replicación extremadamente precisa del ADN, la "revisión de originales" del ADN recién sintetizado y la reparación de todos los cambios del ADN que puedan ocurrir aun cuando no se replica el ADN.

La replicación precisa y la revisión producen ADN casi sin errores

La especificidad de los enlaces de hidrógeno entre pares de bases complementarias hace que la replicación del ADN sea muy exacta. La ADN polimerasa incorpora bases incorrectas aproximadamente una vez en cada mil a 100 mil pares de bases; sin embargo, las hebras completas de ADN contienen apenas alrededor de un error cada 100 a mil millones de pares de bases (en los seres humanos, es menos de uno por cromosoma por replicación). Esta tasa de error fenomenalmente baja es obra de una variedad de enzimas de reparación del ADN que revisan cada hebra hija durante y después de la síntesis. Por ejemplo, algunas formas de ADN polimerasa reconocen un error en el emparejamiento de una base cuando se comete. Este tipo de ADN polimerasa se detiene, corrige el error y continúa con la síntesis del ADN.

Los errores pueden ocurrir

Pese a esta sorprendente exactitud, ni los seres humanos ni otros organismos tienen ADN exento de errores. Además de los raros errores cometidos durante la replicación normal del ADN, diversas condiciones ambientales pueden dañar el ADN. Por ejemplo, ciertos compuestos químicos (como los que conforman el humo del cigarro) y algunas formas de radiación (como los rayos ultravioleta de la luz solar y los rayos X) aumentan la frecuencia de errores en el emparejamiento de las bases durante la replicación o aun inducen cambios en la composición del ADN entre replicaciones. Casi todos estos cambios en la secuencia del ADN los arreglan enzimas reparadoras de las células. Sin embargo, es inevitable que queden algunos.

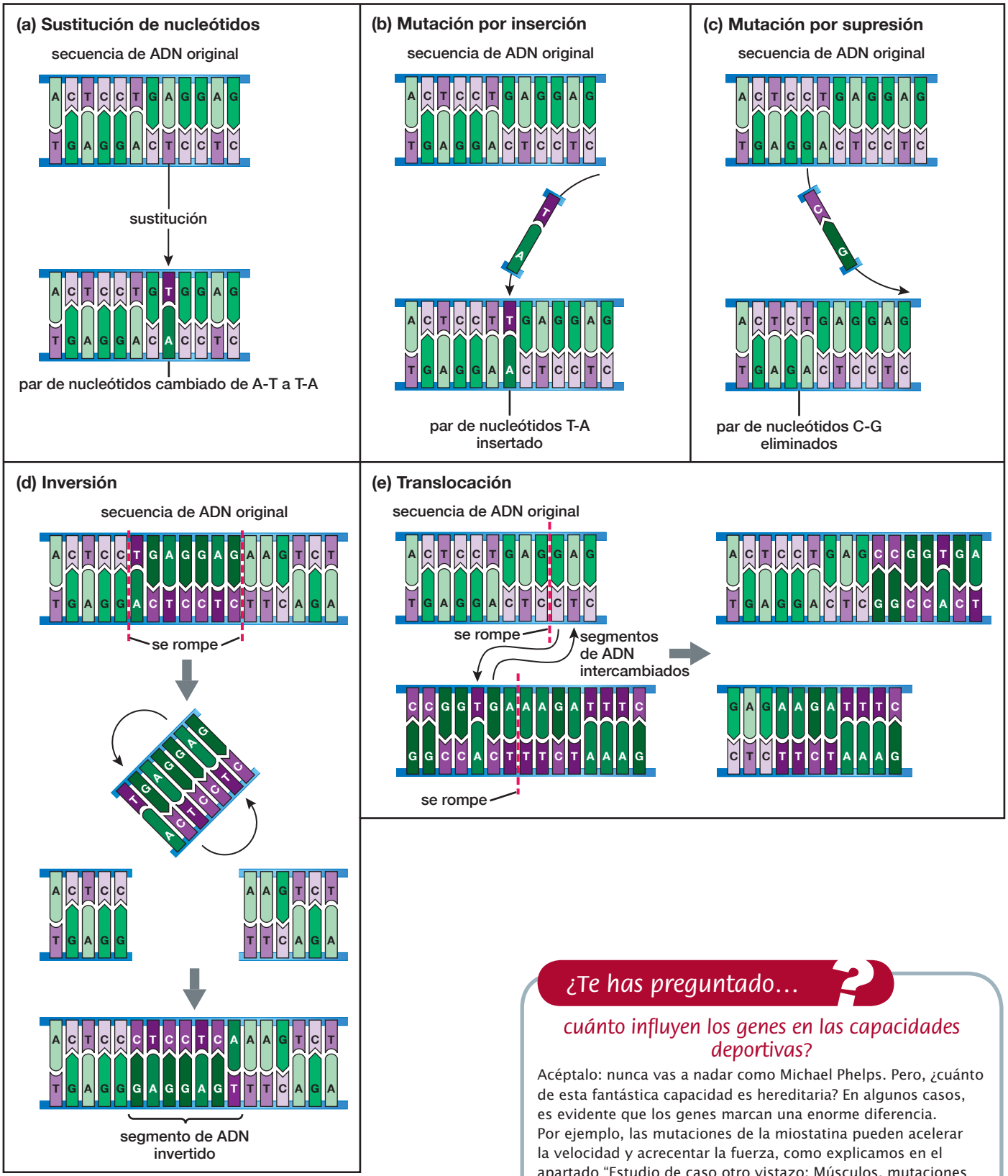
Las mutaciones van de cambios en pares de nucleótidos simples a desplazamientos de grandes piezas de cromosomas

En la replicación, ocasionalmente no concuerda un par de bases. Por lo general, las enzimas de reparación reconocen el desajuste, cortan el nucleótido equivocado y lo sustituyen con un nucleótido que lleva una base complementaria. Sin embargo, a veces, las enzimas reemplazan el nucleótido original en lugar del equivocado. El par de bases que se produce es complementario, pero es incorrecto. Estas **sustituciones de nucleótidos** también se llaman **mutaciones puntuales** porque cambian nucleótidos individuales de la secuencia del ADN (FIGURA 11-8a). Ocurre una **mutación por inserción** cuando uno o más pares de nucleótidos se insertan en la doble hélice de ADN (FIGURA 11-8b). Se produce una **mutación por supresión** cuando se eliminan uno o más pares de nucleótidos de la doble hélice (FIGURA 11-8c).

También ocurre que se reorganicen secciones de un cromosoma con tamaño variable de un único nucleótido a secciones enormes del ADN. Ocurre una **inversión** cuando una sección de ADN se corta de un cromosoma, se invierte y se reinserta en el espacio (FIGURA 11-8d). Por último, hay una **translocación** cuando se remueve un segmento de ADN, por lo regular muy grande, de un cromosoma y se inserta en otro (FIGURA 11-8e).

Las mutaciones tienen efectos diversos en las funciones

Las mutaciones suelen ser nocivas, tal como algunos cambios azarosos a la mitad de *Hamlet* de Shakespeare interrumpirían el curso de la obra. Si una mutación es muy perjudicial, es posible que la célula del organismo que la hereda muera rápidamente. Pero algunas mutaciones no tienen efecto o, en casos muy raros, son benéficas, como veremos en el capítulo 12. Las mutaciones que son benéficas, al menos en ciertos ambientes, pueden ser favorecidas por la selección natural y son el fundamento de la evolución de la vida en la Tierra (*véase* la unidad 3).



▲ **FIGURA 11-8 Mutaciones** **(a)** Sustitución de nucleótidos. **(b)** Mutación por inserción. **(c)** Mutación por supresión. **(d)** Mutación por inversión. **(e)** Translocación de secciones de ADN entre dos cromosomas diferentes. En las partes (a) a (d), las bases del ADN original se muestran con colores pálidos y letras negras; las mutaciones aparecen con colores oscuros y letras blancas.

¿Te has preguntado…

cuánto influyen los genes en las capacidades deportivas?

Acéptalo: nunca vas a nadar como Michael Phelps. Pero, ¿cuánto de esta fantástica capacidad es hereditaria? En algunos casos, es evidente que los genes marcan una enorme diferencia. Por ejemplo, las mutaciones de la miostatina pueden acelerar la velocidad y acrecentar la fuerza, como explicamos en el apartado "Estudio de caso otro vistazo: Músculos, mutaciones y miostatina". Sin embargo, el efecto de la mayor parte de los genes es pequeño. Más de 240 genes contribuyen al rendimiento deportivo. ¿Los superdeportistas tienen los mejores "alelos atléticos"? ¿Cuántos alelos atléticos tiene Phelps y cuántos tienes tú? Por ahora, nadie lo sabe.

Estudio de caso otro vistazo

Músculos, mutaciones y miostatina

Las reses Belgian Blue tienen una mutación por supresión en el gen de la miostatina. El resultado es que sus células dejan de sintetizar la proteína miostatina aproximadamente a la mitad (en el capítulo 12 explicaremos por qué algunas mutaciones hacen que se sinteticen proteínas cortas o truncas). Otras razas de ganado con "músculos dobles" tienen la misma mutación, pero algunas tienen mutaciones completamente diferentes. Además, otros animales, como ciertas razas de perros (**FIGURA 11-9**) también tienen mutaciones en la miostatina. En general, son diferentes de las mutaciones ocurridas en las razas de ganado, pero producen efectos fenotípicos semejantes.

▲ **FIGURA 11-9 Mutación de la miostatina en un perro** Como las reses Belgian Blue, los galgos "toro" tienen miostatina defectuosa, lo que da por resultado músculos enormes.

Lo que tienen en común es que su miostatina no funciona. Es una característica importante del lenguaje del ADN. Las palabras nucleótidos deben estar bien escritas o por lo menos con bastante aproximación, para que las proteínas producidas funcionen. En contraste, un error entre un número enorme volverá inútil a la proteína.

Los seres humanos también tenemos miostatina y no es de sorprender que puedan ocurrir mutaciones en el gen humano de esta proteína. Como sabes, un niño hereda dos copias de la mayor parte de los genes, uno de cada padre. Hace unos años, en Alemania nació un niño que heredó una mutación puntual en el gen de miostatina de ambos padres. Esta mutación en particular dio por resultado proteínas de miostatina cortas e inactivas. A los siete meses, el niño ya tenía músculos bien desarrollados en pantorrillas, muslos y glúteos. A los cuatro años, podía cargar una pesa de más de tres kilos en cada mano y con los brazos completamente extendidos a los lados en sentido horizontal (haz la prueba, incluso para muchos adultos no es fácil hacerlo).

Considera esto

Las mutaciones pueden ser neutras, dañinas o benéficas. ¿En qué categoría entran las mutaciones de la miostatina? Las reses Belgian Blue nacen tan musculosas y, por tanto, tan grandes, que normalmente las vacas tienen que parir por cesárea. Los ratones con deficiencia de miostatina tienen tendones pequeños y quebradizos, así que sus músculos de tamaño excesivo están débilmente unidos a los huesos. Por otro lado, los galgos heterocigotos, con un alelo de miostatina normal y uno defectuoso, corren más deprisa que los galgos comunes. La madre del chico alemán y otros familiares, presumiblemente heterocigotos para la mutación de la miostatina, eran atletas de alto rendimiento o inusitadamente fuertes. ¿Es posible que las mutaciones de miostatina sean dañinas en los homocigotos pero benéficas en los heterocigotos? ¿Cómo crees que opera la selección natural en esta situación?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

11.1 ¿Cómo descubrieron los científicos que los genes están hechos de ADN?

Cuando comenzó el siglo XX, los científicos sabían que los genes debían estar hechos de proteínas o bien de ADN. Griffith mostró con sus estudios que los genes pueden transferirse de una cepa bacteriana a otra. Esta transferencia puede transformar esa cepa de inofensiva en mortífera. Avery, MacLeod y McCarty demostraron que el ADN era la molécula que podía transformar a las bacterias. Hershey y Chase encontraron que el ADN es también el material hereditario de los virus bacteriófagos. Así, los genes deben estar hechos de ADN.

11.2 La estructura del ADN

El ADN consta de nucleótidos que están unidos en hebras largas. Cada nucleótido consta de un grupo fosfato, el azúcar desoxirribosa de cinco carbonos y una base nitrogenada. En el ADN se presentan cuatro bases: adenina, guanina, timina y citosina. El azúcar de un nucleótido se une con el fosfato del siguiente nucleótido para formar una columna de azúcar y fosfato para cada hebra. Las bases se proyectan de esta columna. Dos hebras de nucleótidos giran una alrededor de la otra y componen la doble hélice de ADN, que tiene el aspecto de una escalera de caracol. La columna de azúcar y fosfato forma los lados de la escalera. Las bases de cada hebra se emparejan a la mitad de la hélice, sostenidas por enlaces de hidrógeno; equivalen a los peldaños de la escalera. En la hélice, únicamente pueden unirse pares de bases complementarias. La adenina se enlaza con la timina y la guanina se une a la citosina.

11.3 ¿Cómo codifica la información el ADN?

La información genética está codificada como la secuencia de bases de una molécula de ADN, así como un idioma puede formar miles de palabras y frases complejas con pocas letras variando la secuencia y el número de letras de cada palabra y frase, el ADN codifica grandes cantidades de información con variaciones en la secuencia y número de bases de los diferentes genes. Como las moléculas de ADN tienen de millones a miles de millones de nucleótidos, el ADN puede codificar cantidades enormes de información en su secuencia de bases.

11.4 ¿Cómo es que la replicación del ADN garantiza la constancia genética durante la división celular?

Cuando las células se reproducen, deben replicar su ADN de modo que cada célula hija reciba toda la información genética original. En la replicación del ADN, las enzimas desenrollan y separan las dos hebras del ADN original. Luego, enzimas ADN polimerasa se unen a cada hebra de ADN original. Nucleótidos libres forman enlaces de nitrógeno con las bases complementarias de las hebras originales y la ADN polimerasa une los nucleótidos libres para formar nuevas hebras de ADN. Por consiguiente, la secuencia de nucleótidos de cada hebra recién formada es complementaria de la secuencia de una hebra original. La replicación es semiconservativa porque, cuando concluye la replicación del ADN, las dos nuevas hélices constan de una hebra de ADN original y una hebra hija, complementaria, recién sintetizada. Así, las dos nuevas hélices dobles de ADN son replicadas de la doble hélice de ADN original.

BioFlix™ DNA Replication (disponible en inglés)

11.5 ¿Cómo ocurren las mutaciones?

Las mutaciones son cambios en la secuencia de bases del ADN. La ADN polimerasa y otras enzimas de reparación "revisan" el ADN y reducen al mínimo los errores producidos en la replicación, pero pueden llegar a ocurrir otros cambios en las bases como resultado de la radiación o del daño de ciertos compuestos químicos. Las mutaciones son por: sustitución, inserción, supresión, inversión y translocación. Casi todas las mutaciones son perjudiciales o neutras, pero algunas son benéficas y pueden ser favorecidas por selección natural.

Términos clave

ácido desoxirribonucleico (ADN) *200*
adenina (A) *203*
ADN helicasa *209*
ADN ligasa *211*
ADN polimerasa *209*
bacteriófago *204*
base *203*
citosina (C) *203*
columna de azúcar y fosfato *206*
doble hélice *206*
guanina (G) *203*
hebra *206*
inversión *213*
mutación *213*
mutación por inserción *213*
mutación por supresión *213*
mutación puntual *213*
nucleótido *203*
nucleótidos libres *209*
par de bases complementarias *206*
replicación del ADN *209*
replicación semiconservativa *213*
sustitución de nucleótidos *213*
timina (T) *203*
translocación *213*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. El ADN consta de unidades llamadas _____. Cada unidad está compuesta por tres partes: _____, _____ y _____.
2. Las unidades de ADN se unen enlazando _____ de un nucleótido con _____ del siguiente. En los cromosomas, dos polímeros de ADN están unidos en una estructura llamada _____.
3. La "regla de las bases pareadas" del ADN es que la adenina se empareja con _____ y la guanina con _____. Las bases que forman pares en el ADN se llaman _____.
4. Cuando el ADN se replica, se forman dos nuevas hélices dobles de ADN, cada una compuesta de una hebra original y una hebra hija nueva. Por este motivo, la replicación del ADN se llama _____.
5. La doble hélice de ADN es desenrollada por una enzima llamada _____. La enzima _____ sintetiza las hebras hijas de ADN. En las células eucariontes, las hebras hijas de ADN se sintetizan en secciones; estas secciones se unen por la enzima _____.
6. A veces se cometen errores durante la replicación del ADN. Si no se corrigen, estos errores se llaman _____. Cuando cambia un único nucleótido se llama _____ o _____.

Preguntas de repaso

1. Elabora un diagrama de la estructura general de un nucleótido. ¿Qué partes son idénticas en todos los nucleótidos y cuáles varían?
2. Anota las cuatro bases nitrogenadas del ADN.
3. ¿Qué bases son complementarias unas de otras? ¿Cómo se mantienen unidas en la doble hélice de ADN?
4. Describe la estructura del ADN. ¿En qué parte se encuentran las bases, azúcares y fosfatos?
5. Describe la replicación del ADN.
6. ¿Cómo ocurren las mutaciones? Describe los principales tipos de mutaciones.

Aplicación de conceptos

1. Como vimos en el apartado "Investigación científica: El descubrimiento de la doble hélice", científicos de laboratorios diferentes compitieron por hacer nuevos descubrimientos. ¿Crees que esta competencia promueve los descubrimientos científicos? A veces, investigadores de diferentes laboratorios colaboran. ¿Qué ventajas tiene la colaboración sobre la competencia? ¿Qué factores serían una barrera a la colaboración y llevarían a la competencia?
2. La información genética está codificada en la secuencia de nucleótidos del ADN. Supongamos que la secuencia de nucleótidos de una hebra de una doble hélice codifica la información necesaria para sintetizar una molécula de hemoglobina. ¿Crees que la secuencia de nucleótidos de la otra hebra que forma parte de la doble hélice también codifica información útil? ¿Por qué? (Sería de utilidad hacer una analogía. Supongamos que el castellano fuera un "idioma complementario" en el que las letras de los extremos opuestos del alfabeto se complementaran; es decir, que la A fuera complemento de la Z, la B de la Y, la C de la X, etc. ¿Tendría sentido una frase compuesta por las letras complementarias de "Ser o no ser"?) Por último, ¿por qué crees que el ADN tiene dos hebras?
3. BioÉtica En la actualidad, la ciencia avanza a una velocidad asombrosa y en ninguna otra parte es más evidente que en nuestra comprensión de la biología de la herencia. Tomando el ADN como punto de partida, ¿crees que hay límites a los conocimientos que debemos adquirir? Defiende tu respuesta.

MB *Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).*

Expresión y regulación de los genes

Capítulo 12

▲ Aunque fue diagnosticado a temprana edad con fibrosis quística, Grégory Jean-Paul Lemarchal esperaba que "cuando la gente escuchara la música, se diera cuenta de que era un cantante y compositor que por casualidad estaba enfermo".

Estudio de caso

Fibrosis quística

SI TODO LO QUE CONOCIERAS de él fuera su música, pensarías que Grégory Jean-Paul Lemarchal alcanzó el éxito: un joven cantante y compositor que saltó a la fama al ganar en 2003 el programa musical "Star Academy" en Francia, que lo llevó a firmar un contrato de grabación con Universal Music Group. Pero la genética le endilgó un revés por partida doble: dos copias de un alelo recesivo defectuoso que codifica una proteína crucialmente importante llamada CFTR. Lemarchal, lo mismo que unos 30 mil estadounidenses, tres mil canadienses y 20 mil europeos, tenía fibrosis quística. Antes de la moderna atención médica, la mayoría de la gente con fibrosis quística moría a los cuatro o cinco años; todavía hoy, la esperanza de vida promedio es de 35 a 40 años.

La CFTR es una proteína de canal que es permeable al cloro y se encuentra en muchas partes del cuerpo, como glándulas sudoríparas, pulmones e intestinos. Veamos su función en la transpiración. Cuando las glándulas de partes profundas de la piel producen el sudor, éste contiene muchas sales (cloruro de sodio), aproximadamente tantas como la sangre. Pero casi todas estas sales se recuperan a medida que el sudor pasa por los conductos que llevan de las células productoras a la superficie de la piel. Los investigadores no entienden por completo el mecanismo, pero se requiere la CFTR para la reabsorción del cloro y el sodio. Entonces, las mutaciones en el gen *CFTR* producen proteínas CFTR defectuosas que impiden la reabsorción del cloro y el sodio, así que estas sales se quedan en el sudor.

El sudor salino en general no es muy perjudicial, pero lamentablemente, las células que revisten las vías respiratorias de los pulmones tienen las mismas proteínas CFTR. Generalmente, las vías respiratorias están recubiertas por una capa delgada de moco aguado, que atrapa bacterias y desechos. Proteínas que son "antibióticos naturales" en el líquido matan muchas bacterias que luego son expulsadas de los pulmones por los cilios del revestimiento celular de dichas vías. Las proteínas CFTR defectuosas hacen que el moco se "deshidrate" y que se espese tanto que los cilios no pueden desalojarlo de los pulmones. Por tanto, las vías respiratorias quedan parcialmente obstruidas y las bacterias se multiplican, causando infecciones pulmonares crónicas. Las personas con fibrosis quística tosen a menudo, tratando de despejarlas. Grégory Lemarchal pensaba que la tos fortaleció sus cuerdas vocales y le ayudaba a producir su tono fuerte y profundo.

En este capítulo se examinarán los procesos por los cuales las instrucciones de los genes se convierten en proteínas. Cuando un gen muta, ¿qué efecto tiene en la estructura y función de la proteína codificada, como la CFTR? ¿Por qué diferentes mutaciones del mismo gen tienen consecuencias distintas?

De un vistazo

Estudio de caso Fibrosis quística

12.1 ¿Cómo se utiliza la información del ADN en la célula?

La mayoría de los genes contiene la información necesaria para la síntesis de una sola proteína

El ADN proporciona las instrucciones para la síntesis de las proteínas a través de intermediarios ARN

Investigación científica Un gen, una proteína

Resumen: la información genética se transcribe en el ARN y se traduce en proteínas

El código genético usa tres bases para especificar un aminoácido

12.2 ¿Cómo se transcribe la información de un gen en ARN?

La transcripción comienza cuando la ARN polimerasa se enlaza al promotor de un gen

La elongación produce una cadena de ARN alargada

La transcripción se detiene cuando la ARN polimerasa llega a la señal de terminación

12.3 ¿Cómo se transcribe la secuencia de bases del ARN mensajero en proteínas?

La síntesis del ARN mensajero difiere entre procariontes y eucariontes

Guardián de la salud: Genética, evolución y medicina

En la traducción, el ARNm, el ARNt y los ribosomas cooperan para sintetizar proteínas

Estudio de caso continuación Fibrosis quística

BioFlix™ Protein Synthesis (disponible en inglés)

12.4 ¿Cómo afectan las mutaciones el funcionamiento de las proteínas?

Las mutaciones pueden tener diversos efectos en la estructura y funcionamiento de las proteínas

Las mutaciones producen la materia prima de la evolución

Estudio de caso continuación Fibrosis quística

12.5 ¿Cómo se regulan los genes?

Regulación de los genes en los procariontes

Regulación de los genes en los eucariontes

Las células eucariontes regulan la transcripción de genes individuales, regiones de cromosomas o cromosomas completos

Investigación científica ARN, ya no es un simple mensajero

Guardián de la salud Sexo, envejecimiento y mutaciones

Estudio de caso otro vistazo Fibrosis quística

12.1 ¿CÓMO SE UTILIZA LA INFORMACIÓN DEL ADN EN LA CÉLULA?

La información, por sí misma, no hace nada. Por ejemplo, un plano puede describir la estructura de una casa con gran detalle, pero si los trabajadores no transforman esa información en acción, no existirá ninguna casa. Del mismo modo, aunque la secuencia de bases del ADN —el "plano molecular" de toda célula— contiene una cantidad increíble de información, el ADN por sí mismo no puede realizar ninguna acción. Entonces, ¿cómo determina el ADN si tienes cabello negro, rubio o rojo o si tienes pulmones normales o con fibrosis quística?

La mayoría de los genes contiene la información necesaria para la síntesis de una sola proteína

Mucho antes de que se descubriera que los genes están hechos de ADN, los biólogos trataron de determinar cómo es que los genes afectan el fenotipo de las células de organismos enteros. A partir de los estudios sobre la herencia de trastornos metabólicos en seres humanos a comienzos del siglo XX —los cuales culminaron con una serie de experimentos brillantes con moho de pan común en la década de 1940—, los biólogos descubrieron que casi todos los genes contienen la información necesaria para dirigir la síntesis de una sola proteína (*véase* la sección "Investigación científica: Un gen, una proteína" en las páginas 220-221). Las proteínas son los "trabajadores moleculares" de la célula, que construyen muchas de sus estructuras celulares y las enzimas que catalizan sus reacciones químicas. Por tanto, debe existir un flujo de información del ADN a las proteínas.

El ADN proporciona las instrucciones para la síntesis de las proteínas a través de intermediarios ARN

El ADN de una célula eucarionte se alberga en el núcleo, pero la síntesis de las proteínas ocurre en los ribosomas del citoplasma (*véanse* las páginas 66-67). Por tanto, el ADN no puede guiar directamente la síntesis de proteínas: necesita un intermediario, una molécula que lleve la información del ADN del núcleo a los ribosomas del citoplasma. Esta molécula es el **ácido ribonucleico**, o **ARN**.

El ARN es parecido al ADN pero tiene tres diferencias estructurales: (1) tiene usualmente una sola hebra, (2) tiene el azúcar ribosa en lugar de desoxirribosa en la hebra, y (3) tiene la base uracilo en lugar de la base timina (**Tabla 12-1**).

El ADN codifica la síntesis de muchos tipos de ARN, tres de los cuales cumplen funciones específicas en la síntesis de proteínas: **ARN mensajero (ARNm)**, **ARN ribosómico (ARNr)** y **ARN de transferencia (ARNt)** (**FIGURA 12-1**). Existen otros tipos de ARN, como el ARN que usan como material genético algunos virus, como el VIH; ARN enzimático, llamado ribozima, que cataliza diversas reacciones incluyendo la separación de las

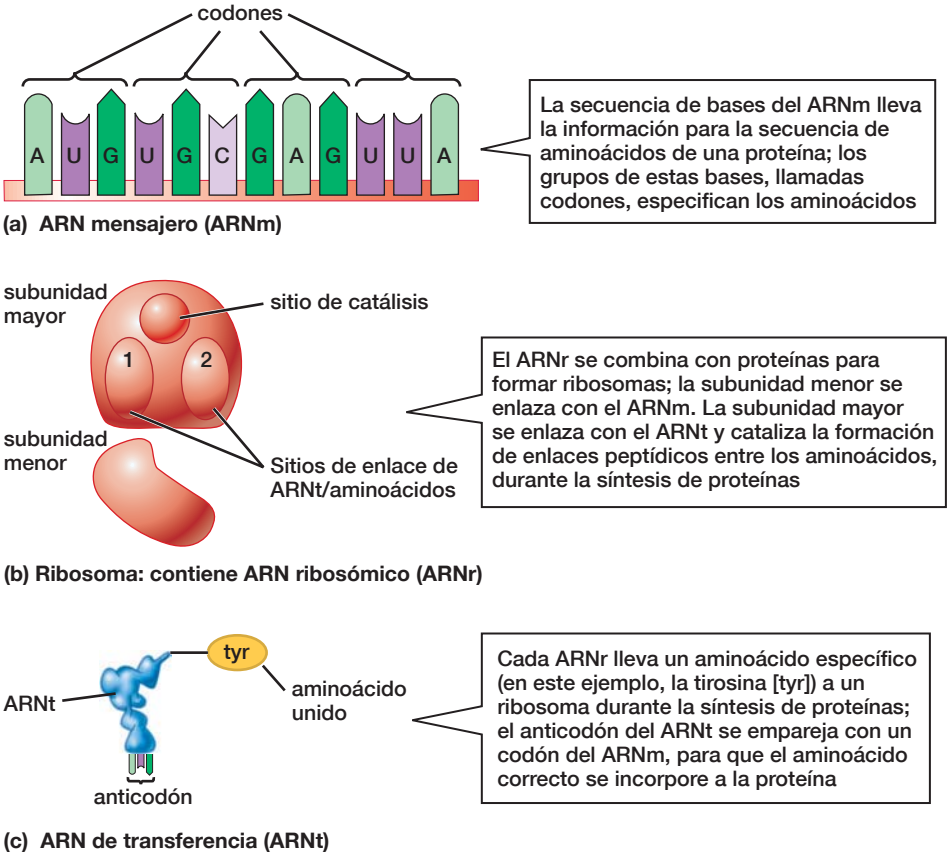
Tabla 12-1 Comparación del ADN y el ARN

	ADN	ARN	
Hebras	2	1	
Azúcar	Desoxirribosa	Ribosa	
Tipos de bases	adenina (A), timina (T) citosina (C), guanina (G)	adenina (A), uracilo (U) citosina (C), guanina (G)	
Pares de bases	ADN-ADN A-T T-A C-G G-C	ARN-ADN A-T U-A C-G G-C	ARN-ARN A-U U-A C-G G-C
Función	Contiene genes: la secuencia de las bases en la mayor parte de los genes determina la secuencia de aminoácidos de una proteína	ARN mensajero (ARNm): transporta el código del gen codificador de proteínas del ADN a los ribosomas ARN ribosómico (ARNr): se combina con proteínas para formar ribosomas, las estructuras que enlazan los aminoácidos para formar una proteína ARN de transferencia (ARNt): lleva los aminoácidos a los ribosomas	

moléculas del ARN; y dos tipos de ARN que más adelante abordaremos brevemente: ARN Xista, que evita que se use la mayor parte de la información genética de uno de los cromosomas X de los mamíferos hembra (*véase* la sección 12.5) y microARN, que cumple la función de regular el desarrollo y el combate de las enfermedades (*véase* la sección "Investigación científica: ARN, ya no es un simple mensajero" de la página 234). Aquí nos enfocaremos en las funciones del ARNm, ARNr y ARNt en la síntesis de las proteínas.

El ARN mensajero transporta el código de la síntesis de proteínas del ADN a los ribosomas

El ARN mensajero lleva el código de la secuencia de aminoácidos de una proteína del ADN a los ribosomas, los cuales sintetizan la


codones
A U G U G C G A G U U A
La secuencia de bases del ARNm lleva la información para la secuencia de aminoácidos de una proteína; los grupos de estas bases, llamadas codones, especifican los aminoácidos
(a) ARN mensajero (ARNm)
subunidad mayor
sitio de catálisis
1
2
subunidad menor
Sitios de enlace de ARNt/aminoácidos
El ARNr se combina con proteínas para formar ribosomas; la subunidad menor se enlaza con el ARNm. La subunidad mayor se enlaza con el ARNt y cataliza la formación de enlaces peptídicos entre los aminoácidos, durante la síntesis de proteínas
(b) Ribosoma: contiene ARN ribosómico (ARNr)
tyr
ARNt
aminoácido unido
anticodón
Cada ARNr lleva un aminoácido específico (en este ejemplo, la tirosina [tyr]) a un ribosoma durante la síntesis de proteínas; el anticodón del ARNt se empareja con un codón del ARNm, para que el aminoácido correcto se incorpore a la proteína
(c) ARN de transferencia (ARNt)

◀ FIGURA 12-1 Las células sintetizan tres tipos principales de ARN que se requieren para la síntesis de las proteínas

Investigación científica

Un gen, una proteína

En el capítulo 10 se estudió que los genes pueden determinar o cuando menos influir en rasgos tan diferentes como la textura del pelo y el color de las flores o heredar enfermedades como la anemia de células falciformes. Pero, ¿cómo? Así como Mendel descubrió los principios de la herencia con las plantas de chícharos comestibles como un "sistema modelo" comprensible, biólogos posteriores trataron de averiguar cómo funcionan los genes usando sistemas modelos con fenotipos claros y fáciles de medir. Estos sistemas modelo fueron las vías metabólicas por los cuales las células sintetizan moléculas complejas (*véanse* las páginas 105-106).

Muchas vías metabólicas sintetizan moléculas en una serie de pasos concatenados que catalizan, cada uno, una enzima proteica específica. En una vía metabólica, el producto de una enzima se convierte en el sustrato de la siguiente, como una línea de montaje molecular (*véase* la figura 6-12). ¿Cómo codifican los genes la información necesaria para producir estas rutas?

La primera pista se obtuvo de bebés que nacieron con vías metabólicas deficientes. Por ejemplo, los defectos en el metabolismo de dos aminoácidos, como la fenilalanina y la tirosina, pueden causar albinismo (falta de pigmentación en la piel o el pelo; *véase* la figura 10-22) o diversas enfermedades con síntomas tan variados como orina que se vuelve marrón cuando se expone al aire (alcaptonuria) o acumulación de fenilalanina en el cerebro, que causa retraso mental (fenilcetonuria). A principios de la década de 1900, el médico inglés Archibald Garrod estudió la herencia de estos errores congénitos del metabolismo. Formuló las hipótesis de que (1) estos errores fueron causados por una versión defectuosa de una enzima; (2) cada enzima defectuosa es causada por un alelo defectuoso de un único gen, y (3) por consiguiente, cuando menos algunos genes deben codificar la información necesaria para la síntesis de las proteínas.

Dada la tecnología de aquel entonces y las limitaciones de los estudios genéticos humanos, Garrod no pudo probar de forma concluyente sus hipótesis y fueron ignoradas en gran medida. Sin embargo, a inicios de la década de 1940, los genetistas George Beadle y Edward Tatum tomaron las vías metabólicas de un moho de pan común, *Neurospora crassa*, para demostrar que Garrod tenía razón.

Aunque normalmente encontramos el crecimiento de la *Neurospora* en pan duro, este moho puede sobrevivir con una dieta mucho más simple. Lo único que necesita es una fuente de energía, como carbohidratos, algunos minerales y vitamina B_6. Por tanto, la *Neurospora* elabora las enzimas necesarias para hacer prácticamente todas sus moléculas orgánicas, incluyendo aminoácidos (en contraste, los seres humanos no podemos sintetizar muchas vitaminas ni nueve de los 20 aminoácidos comunes; tenemos que obtenerlos de los alimentos). Beadle y Tatum usaron la *Neurospora* para someter a prueba su hipótesis de que muchos de los genes de un organismo codifican información necesaria para sintetizar enzimas.

Si la hipótesis era correcta, una mutación en un gen particular trastornaría la síntesis de una enzima concreta, lo que suspendería una de las vías metabólicas del moho. Así, un moho mutante no podría sintetizar parte de sus moléculas orgánicas, como los aminoácidos, que necesita para sobrevivir. La *Neurospora* mutante crece en un medio ambiente simple de carbohidratos, minerales y vitamina B_6, sólo si se le suministran las moléculas orgánicas faltantes.

Beadle y Tatum indujeron mutaciones exponiendo la *Neurospora* a rayos X y luego estudiaron la herencia de las vías metabólicas que sintetizan el aminoácido arginina (**FIGURA E12-1**). En los mohos normales, la arginina se sintetiza a partir de la citrulina, la cual es sintetizada por la ornitina (**FIGURA E12-1a**). El mutante A crecía únicamente si recibía un complemento de arginina, pero no con un complemento de citrulina ni ornitina (**FIGURA E12-1b**). Por tanto, esta hebra tenía un defecto en la enzima que convierte la citrulina en arginina. El mutante B sólo crecía si se le suministraba arginina o citrulina, pero no si se le suministraba ornitina (*véase* la figura E12-1b). Este mutante tenía un defecto en la enzima que convertía la ornitina en citrulina. Como una mutación de un único gen afecta nada más a una enzima de una sola vía metabólica, Beadle y Tatum concluyeron que un gen codifica la información de una enzima. La importancia de esta observación fue reconocida en 1958 con un premio Nobel, que Beadle y Tatum compartieron con Joshua Linderberg, uno de los estudiantes de Tatum.

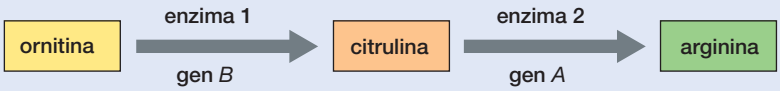
Casi todas las enzimas son proteínas, pero muchas proteínas no son enzimas. Por ejemplo, la queratina es una proteína estructural de pelo y uñas, pero no cataliza ninguna reacción química. Además, muchas enzimas están compuestas por más de una unidad proteica. Por ejemplo, la ADN polimerasa consta de más de una docena de proteínas. Así, la relación "un gen, una enzima" propuesta por Beadle y Tatum fue corregida como "un gen, una proteína".

proteína especificada por la secuencia de bases del ARNm (**FIGURA 12-1a**). En las células eucariontes, el ADN queda guardado de modo seguro en el núcleo, tal como un documento valioso en una biblioteca; mientras que el ARNm, como una fotocopia molecular, lleva la información del citoplasma que se va a usar en la síntesis de proteínas. Como veremos pronto, grupos de tres bases del ARNm, llamadas *codones*, especifican qué aminoácidos se van a incorporar a la proteína.

El ARN ribosómico y las proteínas forman ribosomas

Los **ribosomas** son estructuras que realizan la traducción, están compuestos de ARNr y muchas proteínas diferentes. Cada ribosoma consta de dos subunidades: una pequeña y una grande. La subunidad menor tiene sitios de enlace para el ARNm, un ARNt de inicio (metionina; *véase* en la siguiente sección la descripción del ARNt) y otras proteínas que forman colectivamente el "complejo de preiniciación", que es esencial para ensamblar el ribosoma y comenzar la síntesis de las proteínas (*véase* la figura 12-7 ❶). La subunidad mayor tiene sitios de enlace para dos moléculas de ARNt y un sitio catalítico para unir los aminoácidos unidos a las moléculas de ARNt. Salvo que sean proteínas activas de síntesis, las dos subunidades quedan separadas (**FIGURA 12-1b**). En la síntesis de proteínas, las subunidades se unen y constriñen entre ellas una molécula de ARNm (*véase* la figura 12-7 ❸).

(Como recordarás del capítulo 3, una proteína es una cadena de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos. Dependiendo de su longitud, las proteínas pueden llamarse *péptidos* [cadenas cortas] o *polipéptidos* [cadenas largas]. En este texto, normalmente llamamos a toda cadena de aminoácidos, independientemente de su tamaño, péptido de proteínas.) Hay excepciones a la regla "un gen, una proteína", entre ellas varias en las que el producto final de un gen no es proteína, sino ácido ribonucleico (ARN). Sin embargo, casi todos los genes codifican la secuencia de aminoácidos de una proteína.



(a) Vía metabólica para sintetizar el aminoácido arginina

Genotipo de *Neurospora*		Complementos agregados al medio				Conclusiones
		ninguno	ornitina	citrulina	arginina	
Neurospora normal						La *Neurospora* normal sintetiza arginina, citrulina y ornitina.
Mutantes con un gen defectuoso	A					El gen mutante A crece únicamente si se añade arginina. No puede sintetizar la arginina porque tiene un defecto en la enzima 2; se necesita el gen *A* para sintetizar la arginina.
	B					El gen mutante B crece si se agregan arginina y citrulina. No puede sintetizar arginina porque tiene un defecto en la enzima 1. Se requiere el gen *B* para sintetizar la citrulina.

(b) Crecimiento de *Neutrospora* normal y genes mutantes en un medio simple, con diferentes complementos

▲ **FIGURA E12-1 Experimentos de Beadle y Tatum con genes mutantes de *Neurospora* (a)** Cada paso de la vía metabólica de la síntesis de arginina es catalizada por una enzima diferente. **(b)** Al analizar qué complementos favorecen el crecimiento de los mohos mutantes en medio de nutrimentos simples, Beadle y Tatum concluyeron que un único gen codifica la síntesis de una sola enzima.

PREGUNTA ¿Qué resultado esperarías de un mutante que no tiene una enzima necesaria para producir ornitina?

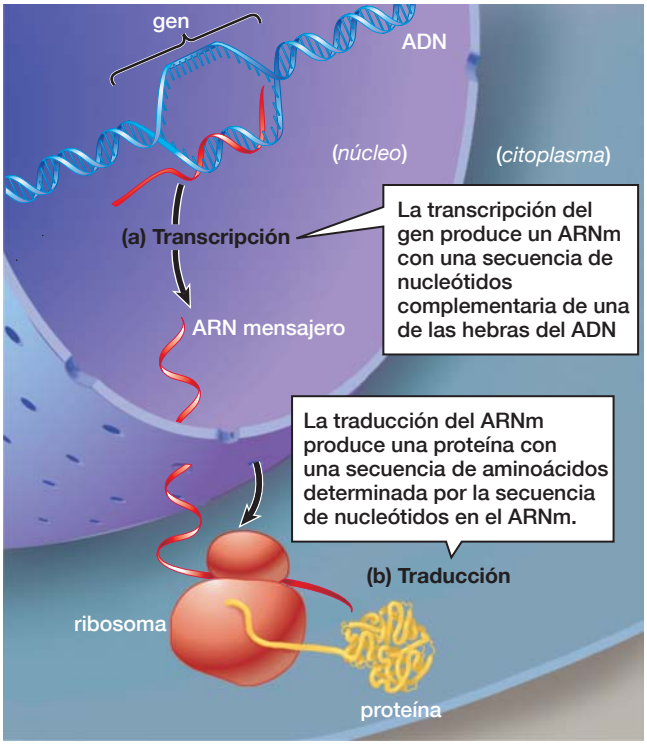
El ARN de transferencia transporta aminoácidos a los ribosomas

El ARN de transferencia entrega los aminoácidos apropiados al ribosoma, para que se incorporen en una proteína. Cada célula sintetiza por lo menos un ARNt (y a veces varios) por cada aminoácido. Veinte enzimas del citoplasma, una por cada aminoácido, reconocen las moléculas del ARNt y usan energía del ATP para unir el aminoácido correcto a un extremo (**FIGURA 12-1c**). Estas moléculas de ARNt "cargadas" transportan sus aminoácidos a un ribosoma. Un grupo de tres bases, llamado *anticodón*, se proyecta de cada ARNt. El emparejamiento de bases complementarias entre codones de ARNm y anticodones de ARNt dirige los aminoácidos correctos que se van a utilizar para sintetizar una proteína (*véase* la sección 12.3).

Resumen: la información genética se transcribe en el ARN y se traduce en proteínas

La información del ADN se usa para dirigir la síntesis de proteínas en dos procesos llamados *transcripción* y *traducción* (**FIGURA 12-2** y **Tabla 12-2**).

1. En la **transcripción** (**FIGURA 12-2a**), la información contenida en el ADN de un gen particular es copiada en el ARN mensajero (ARNm), ARN de transferencia (ARNt) o el ARN ribosómico (ARNr). Así, un gen es un segmento de ADN que puede ser copiado o transcrito en ARN. En las células eucariontes, la transcripción ocurre en el núcleo.


gen
ADN
(núcleo)
(citoplasma)
(a) Transcripción
La transcripción del gen produce un ARNm con una secuencia de nucleótidos complementaria de una de las hebras del ADN
ARN mensajero
La traducción del ARNm produce una proteína con una secuencia de aminoácidos determinada por la secuencia de nucleótidos en el ARNm.
(b) Traducción
ribosoma
proteína

▲ **FIGURA 12-2 La información genética pasa del ADN al ARN y las proteínas (a)** En la transcripción, la secuencia de nucleótidos de un gen especifica una secuencia de nucleótidos de una molécula de ARN complementario. Para los genes que codifican genes, el producto es una molécula de ARNm que sale del núcleo y entra en el citoplasma. **(b)** En la traducción, la secuencia en una molécula de ARNm que especifica la secuencia de aminoácidos de una proteína.

2. La secuencia de bases del ARNm codifica la secuencia de aminoácidos de una proteína. En la síntesis de proteínas, o **traducción** (FIGURA 12-2b), se descifra esta secuencia de bases de ARNm. El ARN ribosómico se combina con docenas de proteínas para formar un ribosoma. Las moléculas de ARN de transferencia llevan los aminoácidos al ribosoma. El ARN mensajero se enlaza al ribosoma, donde el emparejamiento de bases entre el ARNm y el ARNt convierte la secuencia de bases del ARNm en la secuencia de aminoácidos de una proteína. En las células eucariontes, los ribosomas se encuentran en el citoplasma y, por tanto, ahí también ocurre la traducción.

Es fácil confundir los términos transcripción y traducción. Comparar su significado común en español con el significado en biología será útil para recordar la diferencia. En castellano, "transcribir" significa hacer una copia escrita de algo, casi siempre en el mismo idioma. Por ejemplo, en los tribunales de muchos países, los testimonios ofrecidos de palabra se transcriben en un documento por escrito; tanto el testimonio como el texto están en el mismo idioma. En biología, la transcripción es el acto de copiar información del ADN en el ARN con el "idioma" común de los nucleótidos. En cambio, el significado común en castellano de "traducción" es el paso de un registro a otro, como cuando se interpretan las palabras de un idioma para escribirlas en las de otro. En biología, la traducción consiste en convertir la información del "idioma nucleótido" del ARN al "idioma aminoácido" de las proteínas.

El código genético usa tres bases para especificar un aminoácido

Investigaremos con mayor detalle la transcripción y la traducción en las secciones 12.2 y 12.3. Ahora, revisemos la forma en que los genetistas derribaron la barrera del idioma: ¿cómo se traduce el lenguaje de las secuencias de nucleótidos del ADN y el ARN mensajero en el lenguaje de las secuencias de aminoácidos de las proteínas? Esta "traducción" depende de un "diccionario" llamado *código genético*.

El **código genético** traduce la secuencia de las bases de los ácidos nucleicos a la secuencia de aminoácidos de las proteínas. ¿Qué combinaciones de bases codifican cuáles aminoácidos? Tanto el ADN como el ARN contienen cuatro bases diferentes: A, T (o U en el ARN), G y C (*véase* la Tabla 12-1). Sin embargo, las proteínas están compuestas por 20 aminoácidos diferentes, de modo que una base no puede codificar un aminoácido: no hay suficientes bases. Si una secuencia de dos bases codifica un aminoácido, habría 16 posibles combinaciones (las cuatro primeras bases emparejadas con las cuatro segundas bases: $4 \times 4 = 16$). Todavía no es suficiente para codificar los 20 aminoácidos. Una tercera secuencia de bases resulta en 64 posibles combinaciones ($4 \times 4 \times 4 = 64$), que es más que suficiente. A partir de este ejercicio matemático, el físico George Gamow formuló la hipótesis de que tres bases especifican un aminoácido. En 1961, Francis Crick y tres colaboradores demostraron que la hipótesis es correcta.

Para entender cualquier idioma, sus hablantes deben saber lo que significan las palabras, dónde comienzan y dónde terminan, y dónde se inician y acaban las frases. Para descifrar las "palabras" del código genético, Marshall Niremberg y Heinrich Matthaei cultivaron bacterias y aislaron los componentes necesarios para sintetizar las proteínas. A esta mezcla agregaron ARNm, con lo que pudieron controlar qué "palabras" habían de traducirse. Podían ver qué aminoácidos se incorporaban a las proteínas. Por ejemplo, una hebra de ARNm compuesta enteramente de uracilo (UUUUUUUUU...) dirigía la mezcla para sintetizar una proteína formada exclusivamente por el aminoácido fenilalanina.

Tabla 12-2 Transcripción y traducción

Proceso	Información para el proceso	Producto	Enzima principal o estructura involucrada en el proceso	Par de bases requeridas
Transcripción (síntesis de ARN)	Un segmento de una hebra de ADN	Una molécula de ARN (por ejemplo, ARNm, ARNt o ARNr)	ARN polimerasa	ARN con ADN; las bases del ARN se emparejan con las bases del ADN al sintetizar una molécula de ARN
Traducción (síntesis de una proteína)	ARNm	Una molécula de proteína	Ribosomas (también requiere ARNt)	ARNm con ADN: un codón de ARNm forma pares de bases con el anticodón del ARNt

Por consiguiente, el triplete UUU debe especificar la fenilalanina. Como el código genético fue descifrado por medio de estos ARNm artificiales, normalmente se escribe con tripletes de bases en el ARNm (más que el ADN) que codifican cada aminoácido (Tabla 12-3). Estos tripletes de ARNm se llaman **codones.**

¿Qué pasa con la puntuación? ¿Cómo reconoce una célula dónde empiezan y dónde terminan los codones? La traducción comienza con el codón AUG, llamado adecuadamente **codón de inicio**. Como AUG codifica también el aminoácido metionina, todas las proteínas comienzan con metionina (aunque puede ser retirado después de sintetizar la proteína). Tres codones (UAG, UAA y UGA) son **codones de término** o **de alto**. Cuando el ribosoma encuentra un codón de término, libera la proteína recién sintetizada y el ARNm. Como todos los codones constan de tres bases y se especifican el principio y el final de una proteína, no hace falta agregar puntuación ("espacios") entre los codones. ¿Por qué? Consideremos lo que ocurriría si en castellano sólo hubiera palabras con tres letras; una frase como VANLOSDOSPORPAN sería perfectamente comprensible, aun sin espacios entre las palabras.

Puesto que el código genético tiene tres codones de término, quedan 61 tripletes de nucleótidos para especificar sólo 20 aminoácidos. Así, casi todos los aminoácidos están especificados por varios codones; por ejemplo, seis codones (UUA, UUG, CUU, CUC, CUA y CUG) especifican la leucina (*véase* la Tabla 12-3). Sin embargo, cada codón especifica un, y sólo un, aminoácido. UUA especifica siempre la leucina, nunca isoleucina, glicina ni ningún otro aminoácido.

¿Cómo dirigen los codones la síntesis de proteínas? Descifrar los codones del ARNm es tarea del ARNt y de los ribosomas. Recuerda que el ARNt transporta los aminoácidos a los ribosomas y que hay moléculas peculiares de ARNt que llevan cada tipo diferente de aminoácido. Cada uno de estos ARNt exclusivos tiene tres bases expuestas, llamadas **anticodones**, que son complementarios de las bases de un codón en el ARNm. Por ejemplo, el codón del ARNm GUU forma pares de bases con el anticodón CAA o un ARNt que tiene el aminoácido valina unido a su extremo. Como veremos en la sección 12.3, un ribosoma puede entonces incorporar la valina a una cadena de aminoácidos en crecimiento.

12.2 ¿CÓMO SE TRANSCRIBE LA INFORMACIÓN DE UN GEN EN ARN?

La transcripción (FIGURA 12-3) consta de tres etapas: (1) iniciación, (2) elongación y (3) terminación. Estas tres etapas corresponden a las tres partes principales de casi todos los genes de eucariontes y procariontes: (1) una región promotora al inicio del gen, donde comienza la transcripción, (2) el "cuerpo" del gen, donde ocurre la elongación de la hebra de ARN, y (3) una señal de terminación al final del gen, donde se concluye la síntesis del ARN.

La transcripción comienza cuando la ARN polimerasa se enlaza al promotor de un gen

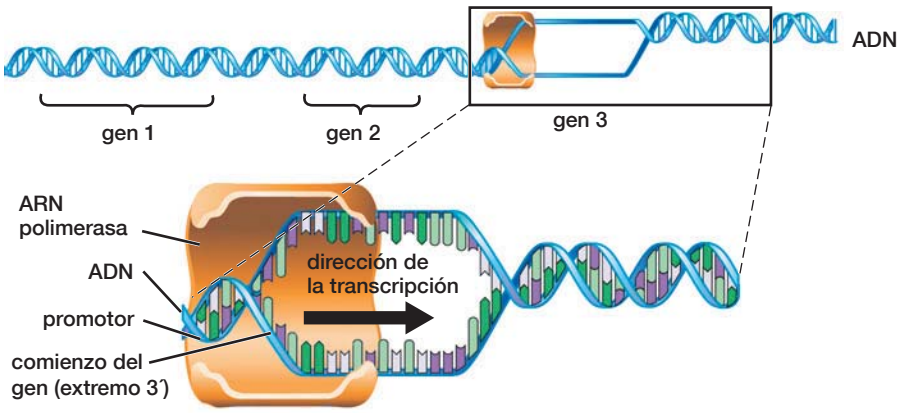
La enzima **ARN polimerasa** sintetiza el ARN. Para iniciar la transcripción, la ARN polimerasa debe localizar primero el comienzo de un gen. Cerca del comienzo de todo gen hay una secuencia sin transcribir de ADN llamada **promotor**. En las células eucariontes, un promotor consta de dos regiones principales: (1) una secuencia corta de bases, muchas veces TATAAA, que enlaza la ARN polimerasa, y (2) una o más secuencias diferentes, llamadas sitios de enlace de los factores de transcripción o elementos de respuesta. Cuando ciertas proteínas celulares, llamadas factores de transcripción, se unen a uno de estos sitios de enlace, refuerzan o suprimen el enlace de la ARN polimerasa con el promotor y, así, refuerzan o suprimen la transcripción de un gen. Regresaremos a este importante tema de la regulación de los genes en la sección 12.5.

Tabla 12-3 Código genético (codones de ARNm)

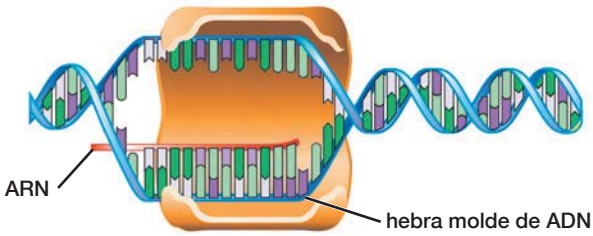
Primera base	Segunda base U		Segunda base C		Segunda base A		Segunda base G		Tercera base
U	UUU	Fenilalanina (Phe, F)	UCU	Serina (Ser, S)	UAU	Tirosina (Tyr, Y)	UGU	Cisteína (Cys, C)	U
	UUC	Fenilalanina	UCC	Serina	UAC	Tirosina	UGC	Cisteína	C
	UUA	Leucina (Leu, L)	UCA	Serina	UAA	Alto	UGA	Alto	A
	UUG	Leucina	UCG	Serina	UAG	Alto	UGG	Triptófano (Trp, W)	G
C	CUU	Leucina	CCU	Prolina (Pro, P)	CAU	Histidina (His, H)	CGU	Arginina (Arg, R)	U
	CUC	Leucina	CCC	Prolina	CAC	Histidina	CGC	Arginina	C
	CUA	Leucina	CCA	Prolina	CAA	Glutamina (Gln, Q)	CGA	Arginina	A
	CUG	Leucina	CCG	Prolina	CAG	Glutamina	CGG	Arginina	G
A	AUU	Isoleucina (Ile, I)	ACU	Treonina (Thr, T)	AAU	Aspargina (Asp, D)	AGU	Serina (Ser, S)	U
	AUC	Isoleucina	ACC	Treonina	AAC	Aspargina	AGC	Serina	C
	AUA	Isoleucina	ACA	Treonina	AAA	Lisina (Lys, K)	AGA	Arginina (Arg, R)	A
	AUG	Metionina (Met, M) Inicio	ACG	Treonina	AAG	Lisina	AGG	Arginina	G
G	GUU	Valina (Val, V)	GCU	Alanina (Ala, A)	GAU	Ácido aspártico (Asp, D)	GGU	Glicina (Gly, G)	U
	GUC	Valina	GCC	Alanina	GAC	Ácido aspártico	GGC	Glicina	C
	GUA	Valina	GCA	Alanina	GAA	Ácido glutámico (Glu, E)	GGA	Glicina	A
	GUG	Valina	GCG	Alanina	GAG	Ácido glutámico	GGG	Glicina	G

▶ **FIGURA 12-3 La transcripción es la síntesis de ARN a partir de las instrucciones del ADN** Un gen es un segmento del ADN de un cromosoma. Una de las hebras de ADN se utiliza de molde para la síntesis de la molécula de ARN con bases complementarias de las bases en la hebra de ADN.

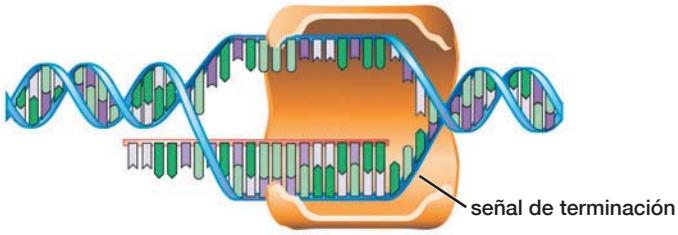
PREGUNTA Si la otra hebra de ADN de esta molécula fuera una hebra molde, ¿en qué dirección se movería la ARN polimerasa?



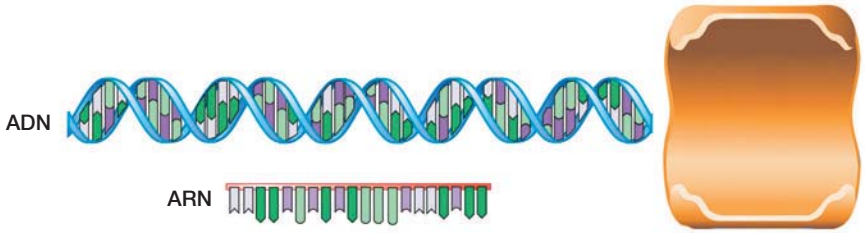
❶ **Iniciación:** la ARN polimerasa se enlaza a la región del promotor del ADN, cerca del inicio de un gen, y separa la doble hélice cerca del promotor.



❷ **Elongación:** la ARN polimerasa recorre la hebra molde de ADN (azul); desenrolla la doble hélice de ADN y sintetiza ARN catalizando la adición de nucleótidos de ribosa a una molécula de ARN (rojo). Los nucleótidos del ARN son complementarios de la hebra molde del ADN.



❸ **Terminación:** al final del gen, la ARN polimerasa encuentra una secuencia de ADN llamada señal de terminación. La ARN polimerasa se desprende del ADN y libera la molécula de ARN.



❹ **Conclusión de la transcripción:** después de la terminación, el ADN se enrolla completamente en forma de doble hélice. La molécula de ARN queda libre y pasa del núcleo al citoplasma para la traducción y la ARN polimerasa puede ir a otro gen para volver a iniciar la transcripción.

Cuando la ARN polimerasa se une con la región del promotor de un gen, la doble hélice del ADN al comienzo del gen se desenrolla y comienza la transcripción (FIGURA 12-3 ❶).

La elongación produce una cadena de ARN alargada

La ARN polimerasa recorre una de las hebras del ADN, la **hebra molde**, y sintetiza una hebra única de ARN con bases complementarias de la hebra del ADN (FIGURA 12-3 ❷). Al igual que la ADN polimerasa (*véase* la página 211), la ARN polimerasa siempre recorre la hebra molde del ADN empezando por el extremo 3′ de un gen hacia el extremo 5′. El emparejamiento de bases entre el ARN y el ADN es el mismo que entre dos hebras de ADN, salvo porque el uracilo el ARN se empareja con la adenina del ADN (*véase* la Tabla 12-1).

Tras agregar unos 10 nucleótidos a la cadena de ARN en crecimiento, los primeros nucleótidos de la molécula de ARN se separan de la hebra molde del ADN. Esta separación permite a las

dos hebras enrollarse en la forma de una doble hélice (FIGURA 12-3 ❸). Conforme la transcripción sigue alargando la molécula del ARN, un extremo de ésta deriva del ADN, mientras que la ARN polimerasa mantiene el otro extremo unido a la hebra molde del ADN (figura 12-3 ❸ y FIGURA 12-4).

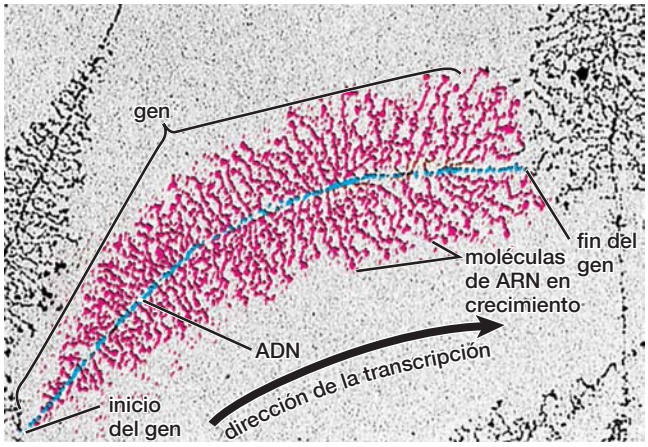
La transcripción se detiene cuando la ARN polimerasa llega a la señal de terminación

La ARN polimerasa continúa por la hebra molde del gen hasta que llega a una secuencia de bases de ADN conocida como señal de terminación. En este punto, la ARN polimerasa suelta la molécula completa de ARN y se despega del ADN (FIGURA 12-3 ❸ y ❹). La ARN polimerasa queda libre para unirse a la región del promotor de otro gen y sintetizar otra molécula de ARN.

12.3 ¿CÓMO SE TRANSCRIBE LA SECUENCIA DE BASES DEL ARN MENSAJERO EN PROTEÍNAS?

La síntesis del ARN mensajero difiere entre procariontes y eucariontes

El primer paso para sintetizar una proteína es producir una molécula de ARN mensajero con la secuencia de bases especificada por el gen que codifica la secuencia de aminoácidos de la proteína. Las células procariontes y eucariontes varían considerablemente en cuanto a cómo producen una molécula funcional de ARNm a partir de las instrucciones de su ADN.

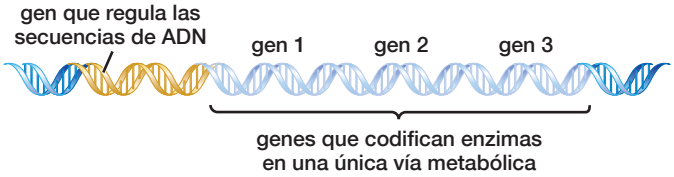


▲ **FIGURA 12-4 La transcripción del ARN en acción** En esta micrografía electrónica se muestra el avance de la transcripción del ARN en el óvulo de una rana con garras africana. En cada estructura arboriforme, el "tronco" del centro es el ADN y las "ramas" son moléculas de ARN. Una serie de moléculas de ARN polimerasa (muy pequeñas para ser vistas en esta micrografía) recorren el ADN y sintetizan ARN al pasar. El comienzo del gen está a la izquierda. Las moléculas cortas de ARN de la izquierda han comenzado a formarse; las moléculas grandes de ARN de la derecha están casi terminadas.

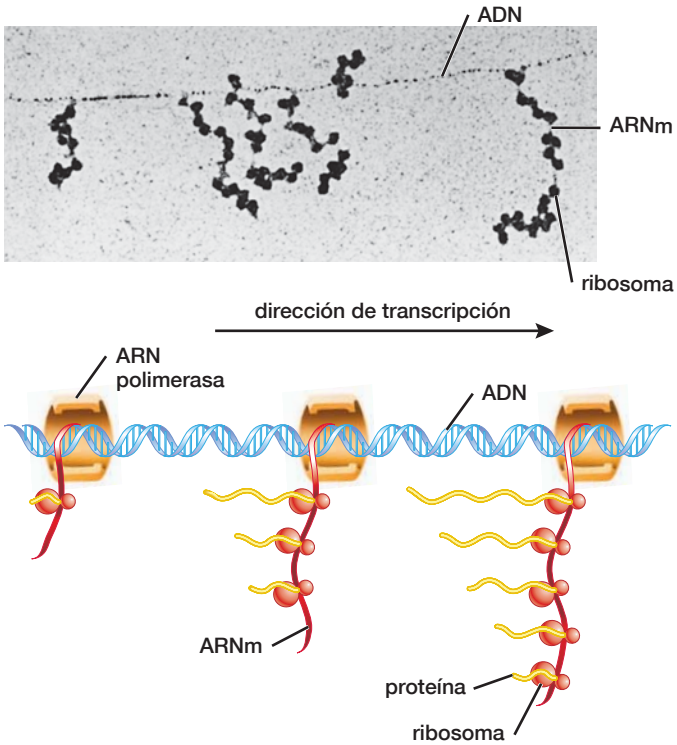
PREGUNTA ¿Por qué crees que se sintetizan tantas moléculas en el mismo gen?

Síntesis del ARN mensajero en procariontes

Los genes procariontes son por lo regular compactos. Todos los nucleótidos de un gen codifican los aminoácidos de una proteína. Más aún, casi todos los genes de una vía metabólica se asientan extremo con extremo en el cromosoma (FIGURA 12-5a). Por tanto, las células procariontes transcriben frecuentemente un ARNm único y muy largo a partir de una serie de genes contiguos. Como las células procariontes no tienen una membrana nuclear que separe su ADN del citoplasma (*véase* la figura 4-19), la transcripción y la traducción no están separadas ni en el espacio ni en el tiempo. En la mayor parte de los casos, cuando una molécula de ARNm comienza a separarse del ADN durante la transcripción, los ribosomas comienzan de inmediato a traducir el ARNm en proteínas (FIGURA 12-5b).



(a) Organización de los genes en un cromosoma procarionte



(b) Transcripción y traducción simultáneas en procariontes

▲ **FIGURA 12-5 Síntesis del ARN mensajero en las células procariontes** **(a)** En las células procariontes, muchos genes o todos los de una vía metabólica completa se encuentran lado a lado en el cromosoma. **(b)** La transcripción y traducción son simultáneas en las procariontes. En la micrografía electrónica, la ARN polimerasa (que no se distingue con este aumento) se mueve de izquierda a derecha en una hebra de ADN. Al tiempo que sintetiza una molécula de ARN mensajero, los ribosomas se unen al ARNm y comienzan de inmediato a sintetizar una proteína (no visible). El diagrama que está abajo de la micrografía muestra las principales moléculas involucradas.

Síntesis del ARN mensajero en eucariontes

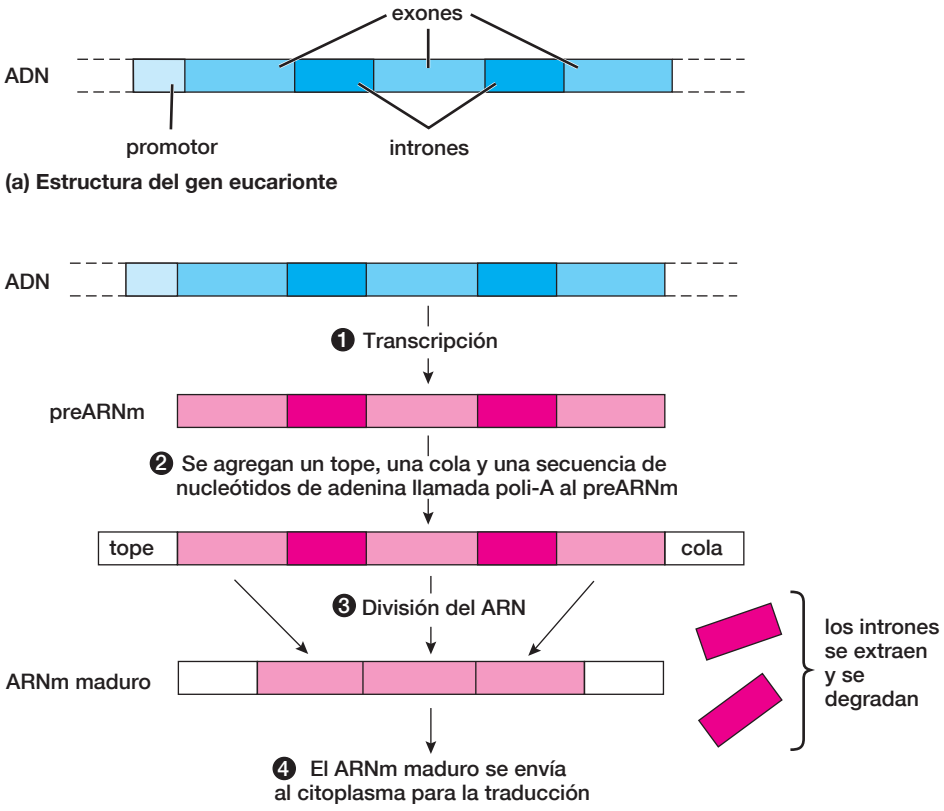
En contraste, el ADN de los eucariontes está contenido en el núcleo, mientras que los ribosomas residen en el citoplasma. Asimismo, los genes que codifican las proteínas necesarias para una vía metabólica en los eucariontes no se agrupan como en los procariontes, sino que pueden estar dispersos en varios cromosomas. Por último, cada gen eucarionte consta de dos o más segmentos de ADN con secuencias de nucleótidos que codifican una proteína, interrumpidas por otras secuencias de nucleótidos que no se traducen en proteínas. Los segmentos de codificación se llaman **exones**, porque se ***ex***presan en proteínas y los segmentos no codificadores se llaman **intrones**, porque son "*intra*génicos", es decir, están dentro de los genes (FIGURA 12-6a). ¡Casi todos los genes eucariontes tienen intrones; los genes de distrofinas (*véanse* las páginas 194-195) contienen casi 80!

La transcripción de un gen eucarionte produce una hebra muy larga de ADN llamada ARNm precursor o preARNm, que comienza antes del primer exón y termina después del último (FIGURA 12-6b ❶). Más nucleótidos se suman al comienzo y al final de estas moléculas de preARNm y forman un "tope" y una "cola" (FIGURA 12-6b ❷). Estos nucleótidos ayudan a trasladar el ARNm terminado por la envoltura nuclear al citoplasma, para que se enlace con el ARNm de un ribosoma y para evitar que las enzimas celulares degraden la molécula. Para convertir esta molécula preARNm en el ARNm maduro, las enzimas del núcleo cortan el preARNm en las uniones entre intrones y exones, acoplan los exones que codifican proteínas y descartan los intrones (FIGURA 12-6b ❸). Las moléculas de ARNm maduro dejan el núcleo y entran en el citoplasma a través de los poros de la envoltura nuclear (FIGURA 12-6b ❹). En el citoplasma, el ARNm se une a los ribosomas, que sintetizan una proteína especificada por la secuencia de bases del ARNm.

Posibles funciones de la estructura de intrones y exones de los genes

¿Por qué los genes eucariontes contienen intrones y exones? Esta estructura de los genes parece cumplir por lo menos dos funciones. La primera función es permitir que la célula produzca numerosas proteínas a partir de un gen único, acoplando los exones de diferentes maneras. Por ejemplo, un gen llamado *CT/CGRP* se transcribe en la tiroides y en el cerebro. En la tiroides, una forma de división da por resultado la síntesis de la hormona calcitonina, que regula las concentraciones de calcio en la sangre. En el cerebro, otra forma de división estimula la síntesis de una proteína que sirve como mensajera para la comunicación entre células nerviosas. Otras divisiones pueden ocurrir en el ARN transcrito a partir de más de la mitad de los genes eucariontes. Por tanto, en las eucariontes, la regla "un gen, una proteína" debe corregirse como "un gen, una *o más* proteínas".

La segunda función de los genes interrumpidos es más especulativa, pero se sostiene en buenas evidencias experimentales. Los genes fragmentados pueden proporcionar a los eucariontes una manera rápida y eficaz de evolucionar nuevas proteínas con nuevas funciones. A veces los cromosomas se separan y sus partes se unen a diferentes cromosomas. Si la ruptura ocurre en los intrones no codificadores de un gen, es posible que los exones pasen intactos de un cromosoma a otro. Casi todos esos errores serían dañinos, pero en ocasiones, el intercambio accidental de exones entre genes produce nuevos genes eucariontes que favorecen la supervivencia y la reproducción de los organismos que los portan.


exones
ADN
promotor
intrones
(a) Estructura del gen eucarionte
ADN
❶ Transcripción
preARNm
❷ Se agregan un tope, una cola y una secuencia de nucleótidos de adenina llamada poli-A al preARNm
tope
cola
❸ División del ARN
los intrones se extraen y se degradan
ARNm maduro
❹ El ARNm maduro se envía al citoplasma para la traducción
(b) Síntesis y procesamiento del ARN en eucariontes

▶ **FIGURA 12-6 Síntesis del ARNm en células eucariontes** **(a)** Los genes eucariontes constan de exones (azul medio), que codifican la secuencia de aminoácidos de una proteína, e intrones (azul oscuro) que no lo hacen. **(b)** La síntesis del ARNm en eucariontes consta de varias etapas: ❶ transcribir el gen en una molécula grande de preARNm; ❷ agregar un nucleótido modificado al preARNm para formar el tope y la cola en el extremo 5′ y una secuencia de nucleótidos de adenina para formar la cola de poli-A en el extremo 3′; ❸ cortar los intrones y acoplar los exones en el ARNm maduro, y ❹ el ARNm maduro sale del núcleo al citoplasma para la traducción.

Guardián de la salud

Genética, evolución y medicina

Toda la vida en la Tierra está emparentada por la evolución, unas veces con un parentesco cercano (perros y zorros) y otras distante (bacterias y personas). Aunque los genes suelen ser parecidos, los genes de organismos muy distantes pueden variar en muchas bases. La medicina aprovecha estas diferencias para desarrollar antibióticos para infecciones bacterianas.

La estreptomicina y la neomicina son dos antibióticos que se recetan comúnmente, éstos se enlazan a una secuencia específica de ARN en subunidades menores de los ribosomas de ciertas bacterias, con lo que inhiben la síntesis de las proteínas. Sin una adecuada síntesis de las proteínas, las bacterias mueren, pero los pacientes infectados con estas bacterias no fallecen, porque las subunidades menores de los ribosomas eucariontes de los seres humanos tienen otra secuencia de bases que los ribosomas procariontes de las bacterias.

Es probable que hayas oído hablar de la resistencia a los antibióticos, por la cual las bacterias que se exponen frecuentemente a estos compuestos adquieren defensas. Las bacterias evolucionan rápidamente y se vuelven resistentes a la neomicina y a otros antibióticos afines. ¿Cómo? Bueno, si los ribosomas eucariontes son insensibles a la neomicina, entonces deben funcionar perfectamente bien con otra secuencia de ARN que los ribosomas procariontes. Las bacterias que son resistentes a la neomicina y sus afines tienen una mutación que cambia una única base de su ARN ribosómico de adenina a guanina, que es precisamente la base que se encuentra en el lugar equivalente del ARN ribosómico eucarionte.

Como se ilustra con este ejemplo, la genética, las mutaciones, los mecanismos de la síntesis de proteínas y la evolución son importantes no sólo para los biólogos, sino también para los médicos. De hecho, ha surgido una disciplina llamada *medicina evolutiva* que considera las relaciones evolutivas entre personas y microbios para combatir las enfermedades.

En la traducción, el ARNm, el ARNt y los ribosomas cooperan para sintetizar proteínas

Vamos a describir la traducción únicamente en las células eucariontes (**FIGURA 12-7**), pero las diferencias entre eucariontes y procariontes son cruciales para la acción de muchos antibióticos comunes para tratar infecciones bacterianas (*véase* la sección "Guardián de la salud: Genética, evolución y medicina").

Como la transcripción, la traducción tiene tres etapas: (1) iniciación, (2) elongación de la cadena proteínica y (3) terminación.

Iniciación: la traducción comienza cuando el ARNt y el ARNm se unen a un ribosoma

Un complejo de preiniciación —compuesto por la subunidad menor del ribosoma, un ARNt (de inicio) que lleva metionina y otras proteínas (**FIGURA 12-7** ❶)— se enlaza al comienzo de una molécula de ARNm. El complejo de preiniciación barre el ARNm hasta que encuentra un codón de inicio (AUG), que forma pares de bases con el anticodón UAC de la metionina (**FIGURA 12-7** ❷). A continuación, la subunidad mayor del ribosoma se une a la subunidad menor de modo que oprimen en medio al ARNm y sostienen al ARNt con la metionina en su primer sitio de enlace del ARNt (**FIGURA 12-7** ❸). Así, el ribosoma está completamente armado y listo para comenzar la traducción.

Elongación: se agregan aminoácidos uno por uno a la cadena proteínica en crecimiento

Un ribosoma mantiene alineados dos codones de ARNm con los dos sitios de enlace del ARNt de la subunidad mayor. Un segundo ARNt, con un anticodón complementario del segundo codón del ARNm, pasa al segundo sitio de enlace de la subunidad mayor (**FIGURA 12-7** ❹). El sitio de catálisis de la subunidad mayor rompe el enlace que sostiene al primer aminoácido (metionina) a su ARNt y forma un enlace peptídico entre este aminoácido y el aminoácido unido al segundo ARNt (**FIGURA 12-7** ❺). Es interesante observar que el ARN ribosómico, y no una de las proteínas de la subunidad mayor, cataliza la formación del enlace peptídico; por tanto, este ARN enzimático se llama también "ribozima".

Después de formarse el enlace peptídico, el primer ARNt queda "vacío" y el segundo lleva una cadena de dos aminoácidos. A continuación, el ribosoma libera el ARNt vacío y pasa al siguiente codón de la molécula de ARNm (**FIGURA 12-7** ❻). El ARNt que sostiene la cadena alargada de aminoácidos también se desplaza y pasa del segundo al primer sitio de enlace del ribosoma. Un nuevo ARNt, con un anticodón complementario del tercer codón del ARNm, se une con el segundo sitio vacío (**FIGURA 12-7** ❼). El sitio de catálisis de la subunidad mayor enlaza el tercer aminoácido a la cadena proteínica que sigue creciendo (**FIGURA 12-7** ❽). El ARNt vacío deja el ribosoma, éste se desplaza al siguiente codón del ARNm y se repite el proceso, un codón cada vez.

Terminación: un codón de término señala el fin de la traducción

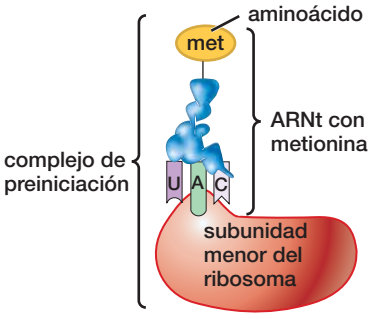
Un codón de término de la molécula de ARNm señala al ribosoma el final de la síntesis de la proteína. Los codones de término no se unen al ARNt, sino que se unen al ribosoma unas proteínas llamadas "factores de liberación" cuando topa con un codón de término, lo que obliga al ribosoma a soltar la cadena proteínica terminada y el ARNm (**FIGURA 12-7** ❾). El ribosoma se desarma en sus subu-

Estudio de caso continuación

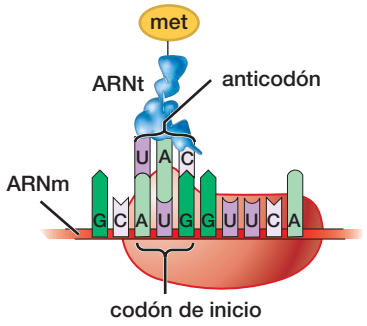
Fibrosis quística

Recuerda que en el capítulo 4 se vio que las proteínas incrustadas en la membrana plasmática son sintetizadas por ribosomas del retículo endoplasmático rugoso, al cual penetran para ser procesadas. El alelo defectuoso más común que causa la fibrosis quística produce una proteína CFTR de forma errónea que se degrada dentro del retículo endoplasmático. Otros cuatro alelos mutantes codifican un codón terminal en la mitad de la proteína, así que la traducción se acaba a medias. Estos alelos producen una falta total de la proteína CFTR y, por consiguiente, causan fibrosis quística muy grave.

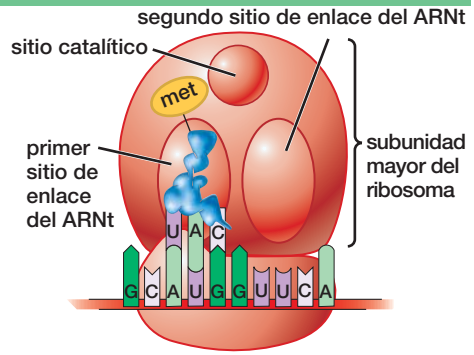
Iniciación:



❶ Un ARNt con un aminoácido metionina se une a una subunidad menor del ribosoma y forma un complejo de preiniciación.

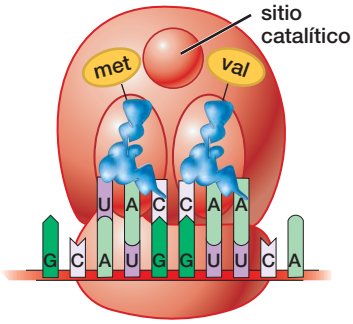


❷ El complejo de preiniciación se une a una molécula de ARNm. El anticodón ARNt (UAC) que lleva el aminoácido metionina se empareja con el codón de inicio (AUG) del ARNm.

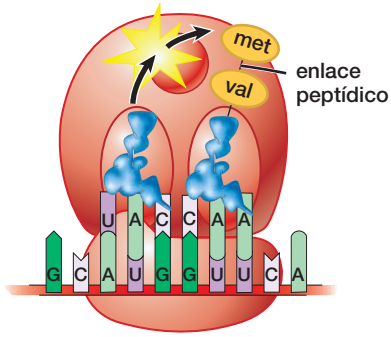

segundo sitio de enlace del ARNt
sitio catalítico
met
primer sitio de enlace del ARNt
subunidad mayor del ribosoma
U A C
G C A U G G U U C A

❸ La subunidad mayor del ribosoma se enlaza con la subunidad menor. El ARNt que lleva el aminoácido metionina se une con el primer sitio del ARNt de la subunidad mayor.

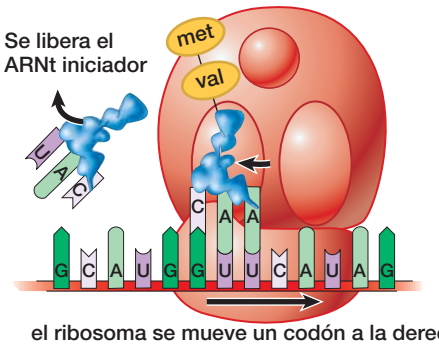
Elongación:



❹ El segundo codón del ARNm (GUU) se empareja con el anticodón (CAA) del segundo ARNt que lleva el aminoácido valina (val). Este ARNt se enlaza a un segundo sitio de ARNt en la subunidad mayor.

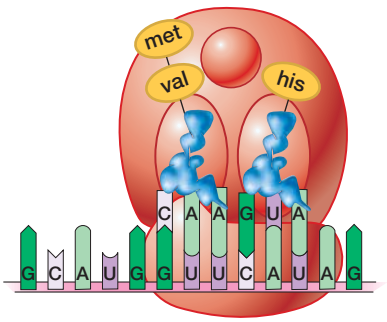


❺ El sitio catalítico de la subunidad mayor cataliza la formación de un enlace peptídico que une los aminoácidos metionina y valina. Los dos aminoácidos quedan unidos al ARNt en el segundo sitio de enlace.

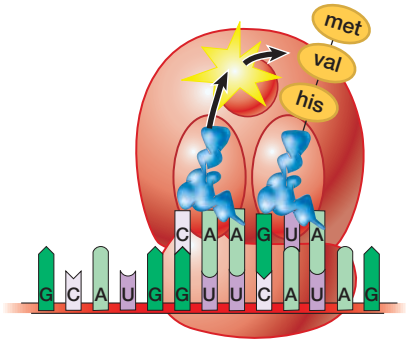


❻ El ARNt "vacío" queda libre y el ribosoma avanza por el ARNm, un codón a la derecha. El ARNt que se une a los dos aminoácidos está ahora en el primer sitio de enlace del ARNt y el segundo sitio de enlace de ARNt está vacío.

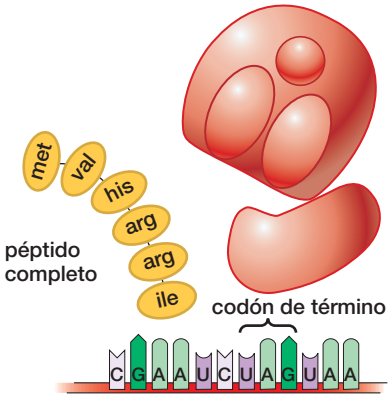
Terminación:



❼ El tercer codón del ARNm (CAU) se empareja con el anticodón (GUA) de un ARNt que lleva el aminoácido histidina (his). Este ARNt entra en el segundo sitio de enlace del ARNt en la subunidad mayor.



❽ El sitio catalítico forma un enlace peptídico entre la valina y la histidina, y deja el péptido unido al ARNt del segundo sitio de enlace. El ARNt del primer sitio se libera y el ribosoma se mueve un codón en el ARNm.



❾ El proceso se repite hasta dar con un codón de término. El ARNm y el péptido completo se liberan del ribosoma y las subunidades se separan.

▲ **FIGURA 12-7 La traducción es la síntesis de proteínas** La traducción descifra la secuencia de bases de un ARNm en la forma de la secuencia de aminoácidos de una proteína.

PREGUNTA Examina el paso ❾. Si las mutaciones cambiaran todas las moléculas de guanina visibles en la secuencia de ARNm por uracilo, ¿cuál sería la variación en el péptido traducido del que se representa en la figura?

nidades mayor y menor, que pueden volver a usarse para traducir otro ARNm.

BioFlix™ Protein Synthesis (disponible en inglés)

En resumen **Descifrar la secuencia de bases del ADN en la secuencia de aminoácidos de una proteína requiere transcripción y traducción**

Vamos a resumir cómo las células eucariontes decodifican la información genética guardada en su ADN para sintetizar una proteína (FIGURA 12-8).

a. Con algunas excepciones, como con los genes del ARNt y del ARNr, cada gen codifica la secuencia de aminoácidos de una proteína. El gen del ADN consta de la hebra molde, que se transcribe en ARNm, y de su hebra complementaria, que no se transcribe.

b. La transcripción de un gen que codifica una proteína produce una molécula de ARNm que es complementaria de la hebra molde del gen del ADN. A partir del primer AUG, cada codón del ARNm es una secuencia de tres bases que especifica un aminoácido o un "alto".

c. Las enzimas del citoplasma se unen al aminoácido apropiado de cada ARNt basándose en el anticodón de este ARNt.

d. El ARNm sale del núcleo y se une a un ribosoma del citoplasma. Los ARN de transferencia llevan sus aminoácidos unidos al ribosoma. Ahí, las bases de los anticodones del ARN se unen a sus bases complementarias en los codones del ARNm, así que los aminoácidos unidos a los ARNt se alinean en la secuencia especificada por los codones. El ribosoma se une a los aminoácidos con enlaces peptídicos para formar una proteína. Cuando se llega a un codón de término, la proteína terminada se libera del ribosoma.

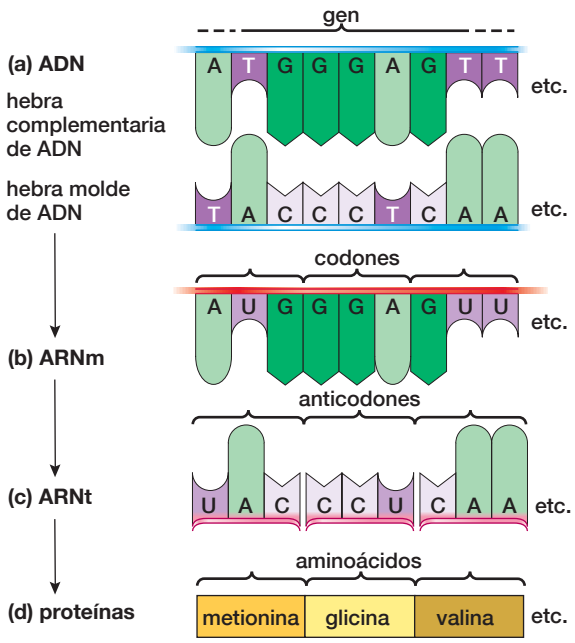
Esta cadena de decodificación, desde las bases de ADN a los codones del ARNm, a los anticodones del ARNt y finalmente a los aminoácidos, da por resultado la síntesis de una proteína con una secuencia de aminoácidos determinada por la secuencia de bases de un gen.

12.4 ¿CÓMO AFECTAN LAS MUTACIONES EL FUNCIONAMIENTO DE LAS PROTEÍNAS?

Como se vio en el capítulo 11, los errores en la replicación del ADN, los rayos ultravioleta de la luz solar, los compuestos químicos del humo del tabaco y un cúmulo de otros factores ambientales pueden cambiar la secuencia de bases del ADN. Estos cambios se llaman **mutaciones**. Las consecuencias para la estructura y función de un organismo dependen de cómo afecte la mutación el funcionamiento de la proteína codificada por el gen mutado.

Las mutaciones pueden tener diversos efectos en la estructura y funcionamiento de las proteínas

Casi todas las mutaciones pueden clasificarse como sustituciones, supresiones, inserciones, inversiones o translocaciones (*véanse* las páginas 213-214).



▲ **FIGURA 12-8 El emparejamiento de bases complementarias es crucial al descifrar la información genética** **(a)** El ADN de un gen contiene dos hebras; la ARN polimerasa utiliza sólo la hebra molde para sintetizar una molécula de ARN. **(b)** Las bases de la hebra molde de ADN se transcriben a un ARNm complementario. Los codones son secuencias de tres bases que especifican un aminoácido o un alto durante la síntesis de proteínas. **(c)** Salvo que sea un codón de término, todos los codones del ARNm forman pares de bases con el anticodón de una molécula de ARNt que lleva un aminoácido específico. **(d)** Los aminoácidos llevados por el ARNt se unen para formar una proteína.

Inversiones y translocaciones

Las **inversiones** y las **translocaciones** ocurren cuando segmentos del ADN (a veces casi todo o todo un cromosoma) se rompen y se vuelven a unir, ya sea en el mismo cromosoma o en uno diferente. Estas mutaciones pueden ser relativamente benignas si genes completos con sus promotores simplemente pasan de un lugar a otro. Pero si un gen se divide en dos, ya no va a codificar una proteína completa y funcional. Por ejemplo, casi la mitad de los casos de hemofilia grave son causados por una inversión del gen que codifica una proteína necesaria para coagular la sangre.

Supresiones e inserciones

Los efectos de las **mutaciones por supresión** y las **mutaciones por inserción** dependen de cómo se retiren o agreguen muchos nucleótidos. ¿Por qué? Piensa en el código genético: tres nucleótidos codifican un único aminoácido; por tanto, agregar o quitar tres nucleótidos suma o resta un solo aminoácido de la proteína codificada. En muchos casos, esto no altera gran cosa la función de la proteína; en cambio, la supresión o inserción de uno o dos nucleótidos o una supresión o inserción que no sea múltiplo de tres nucleótidos puede tener efectos catastróficos, porque todos los codones que siguen a la supresión o inserción quedarán alterados.

Recuerda nuestra frase en castellano VANLOSDOSPORPAN formada con palabras de tres letras. Quitar o meter una letra (por ejemplo, eliminar la primera A) significa que las siguientes

palabras de tres letras no tendrán sentido, como VNL OSD OSP ORP AN. De la misma manera, la mayor parte de —y posiblemente todos— los aminoácidos de la proteína sintetizada a partir de un ARNm que contenga esta mutación, denominada mutación por corrimiento del marco de lectura, estarán todos equivocados. A veces, uno de los nuevos codones después de una inserción o supresión será un codón de término, que dejará una proteína corta. Estas proteínas casi nunca funcionan. ¿Te acuerdas de las reses Belgian Blue del estudio de caso del capítulo 11? El gen defectuoso de miostatina de estos animales tiene una supresión en el nucleótido 11, lo que produce un codón de término prematuro que da por concluida la traducción antes de que se complete la proteína miostatina.

Sustituciones

Una **sustitución de nucleótidos** (también llamada **mutación puntual**) en un gen que codifica una proteína, produce uno de cuatro resultados. Tomemos, por ejemplo, las mutaciones que ocurren en el gen que codifica la betaglobina, una de las unidades de la hemoglobina, la proteína portadora del oxígeno en los glóbulos rojos (**Tabla 12-4**). La otra unidad de la hemoglobina es la alfaglobina. Una molécula normal de hemoglobina tiene dos unidades alfa y dos beta. En todos los ejemplos, salvo el último, vamos a considerar el resultado de las mutaciones que ocurren en el sexto codón del gen de la betaglobina (CTC en el ADN, GAG en el ARNm), el cual especifica el ácido glutámico, un aminoácido cargado, hidrofílico y soluble en el agua.

- **La proteína no cambia.** Recuerda que varios codones diferentes pueden codificar casi todos los aminoácidos. Si una mutación cambia la secuencia de bases del ADN de la betaglobina de CTC a CTT, esta secuencia de todos modos codifica el ácido glutámico. Por tanto, la proteína sintetizada por el gen mutado sigue siendo la misma.
- **La nueva proteína es funcionalmente equivalente a la original.** Muchas proteínas tienen regiones cuya secuencia precisa de aminoácidos no es tan importante. En la betaglobina, los aminoácidos del exterior de la proteína deben ser hidrofílicos para mantener la proteína disuelta en el citoplasma de los glóbulos rojos. Exactamente *qué* aminoácidos hidrofílicos se encuentren fuera no tiene mucha importancia. Por ejemplo, se descubrió que una familia del pueblo japonés de Machida tiene una mutación de CTC a GTC, por la cual la glutamina (que es hidrofílica) reemplaza al ácido glutámico (también hidrofílico). La hemoglobina que contenga esta proteína betaglobina mutante (conocida como hemoglobina Machida) funciona bien. Estas mutaciones, como la hemoglobina Machida y el ejemplo anterior, se llaman **mutaciones neutras** porque no cambian notablemente la función de la proteína detectada.
- **La función de la proteína cambia por una secuencia alterada de aminoácidos.** Una mutación de CTC a CAC cambia el ácido glutámico (hidrofílico) por valina (hidrofóbica). Esta sustitución es el defecto genético que causa la anemia de células falciformes (*véanse* las páginas 190-191). Las valinas del exterior de las moléculas de hemoglobina hacen que éstas se aglutinen, lo que distorsiona la forma de los glóbulos rojos. Estos cambios producen una enfermedad grave.
- **La función de la proteína queda anulada por un codón de término prematuro.** Ocasionalmente ocurre una mutación catastrófica en el codón 17 del gen de la betaglobina (TTC en el ADN, AAG en el ARNm). Este codón especifica el aminoácido lisina. Una mutación de TTC a ATC (UAG en ARNm) da por resultado un codón de término que detiene la traducción del ARNm de la betaglobina antes de terminar la proteína. Las personas que heredan este gen mutante de la madre y el padre no sintetizan nada de betaglobina funcional, sino que elaboran hemoglobina compuesta únicamente por unidades de alfaglobina. Esta hemoglobina "alfa pura" no enlaza muy bien el oxígeno. Se produce una condición, beta talasemia, que puede ser mortal si no se trata con trasfusiones de sangre periódicas durante toda la vida.

Las mutaciones producen la materia prima de la evolución

Las mutaciones de los gametos (óvulos o espermatozoides) pueden transmitirse a las siguientes generaciones. En los seres humanos, las tasas de mutación van de alrededor de una por 100 mil gametos a una por millón de gametos. A título de referencia, un hombre emite de 300 a 400 millones de espermatozoides por eyaculación. Cada emisión contiene unos 600 espermatozoides con mutaciones nuevas. Casi todas las mutaciones son neutras o potencialmente dañinas, pero las mutaciones son esenciales para la evolución, porque estos cambios aleatorios de la secuencia del

Tabla 12-4 Efecto de las mutaciones en el gen de la hemoglobina

	ADN (hebra molde)	ARNm	Aminoácido	Propiedades de los aminoácidos	Efecto funcional en la proteína	Enfermedad
Codón original 6	CTC	GAG	Ácido glutámico	Hidrofílico	Función normal de la proteína	Ninguna
Mutación 1	CT**T**	GA**A**	Ácido glutámico	Hidrofílico	Neutra; función normal de la proteína	Ninguna
Mutación 2	**G**TC	**C**AG	Glutamina	Hidrofílico	Neutra; función normal de la proteína	Ninguna
Mutación 3	C**A**C	G**U**G	Valina	Hidrofóbico	Pérdida de la solubilidad en agua; compromete la función de la proteína	Anemia de células falciformes
Codón original 17	TTC	AAG	Lisina	Hidrofílico	Función normal de la proteína	Ninguna
Mutación 4	**A**TC	**U**AG	Codón terminal	Termina la traducción después del aminoácido 16	Sintetiza sólo parte de la proteína; suprime la función de la proteína	Beta talasemia

Estudio de caso continuación

Fibrosis quística

¿Por qué la selección natural no ha eliminado los alelos mutados *CFTR*? Quizá porque los alelos mutados confieren protección contra el cólera y la tifoidea. La proteína CFTR normal es activada por la toxina del cólera y produce una secreción excesiva de cloro por las paredes celulares. El agua la sigue por ósmosis, de modo que las víctimas del cólera sufren una diarrea debilitante y muchas veces letal. Las proteínas CFTR defectuosas no pueden ser activadas por la toxina del cólera. La proteína CFTR es también el sitio por el que la bacteria de la tifoidea penetra en la célula, pero no puede entrar por las proteínas CFTR mutadas. Esta protección no compensa los devastadores efectos de la fibrosis quística, pero los heterocigotos, con un alelo *CFTR* normal y uno mutado, tienen una CFTR de función casi normal y saldrían menos afectados por el cólera y la tifoidea. Esta "ventaja de los heterocigotos" explicaría la elevada frecuencia de alelos *CFTR* mutados (alrededor de 4% de las personas de origen europeo tienen alelos mutados *CFTR*), como pasa con el alelo de la anemia de células falciformes (*véase* la página 190).

ADN son la fuente definitiva de toda la variación genética. Nuevas secuencias de bases pasan por selección natural cuando los organismos compiten por sobrevivir y reproducirse. Ocasionalmente, una mutación resulta benéfica para las relaciones del organismo con su entorno. Al paso del tiempo, y con la reproducción, la secuencia de bases mutante se transmite a toda la población, pues los organismos que la tienen superan y se reproducen más que los rivales que llevan la secuencia de base original. En la unidad 3 se verá detalladamente este proceso.

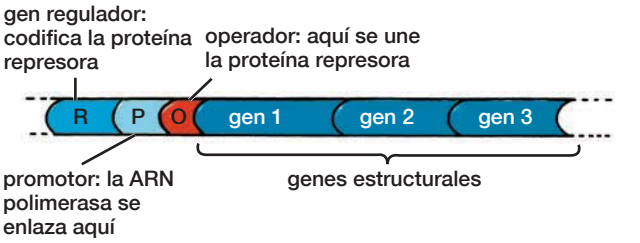
12.5 ¿CÓMO SE REGULAN LOS GENES?

El genoma humano completo contiene de 20 mil a 25 mil genes. Cada gen está presente en casi todas las células del cuerpo, pero cada célula expresa (es decir, transcribe y, si el producto del gen es una proteína, traduce) apenas una fracción. Algunos genes se expresan en todas las células porque codifican proteínas o moléculas de ARN que son esenciales para la vida de cualquier célula. Por ejemplo, todas las células tienen que sintetizar proteínas, así que todos éstos transcriben genes de ARNt, genes de ARNr y genes de proteínas ribosómicas. Otros genes se expresan únicamente en ciertos tipos de células, en determinados momentos de la vida de un organismo o en condiciones ambientales específicas. Por ejemplo, aunque todas las células contienen el gen de la caseína, una proteína importante de la leche, éste nada más se expresa en mujeres maduras, en ciertas células de las mamas y sólo cuando lactan.

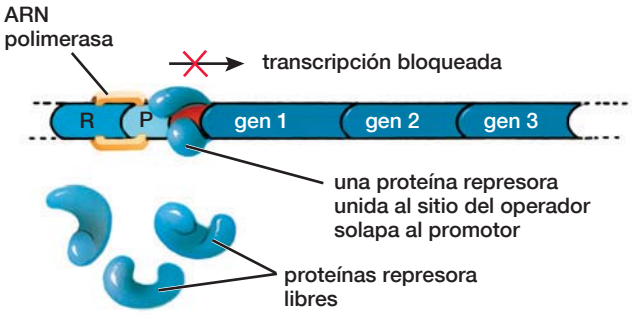
La regulación de la expresión de un gen ocurre en el nivel de la transcripción (qué genes se usan para hacer ARNm en una célula), la traducción (cuánta proteína se hace a partir de un tipo particular de ARNm) o la actividad proteínica (cuánto dura la proteína en la célula y con qué rapidez cataliza reacciones específicas). Aunque estos principios generales se aplican a organismos procariontes y eucariontes por igual, también hay algunas diferencias, como veremos enseguida.

Regulación de los genes en los procariontes

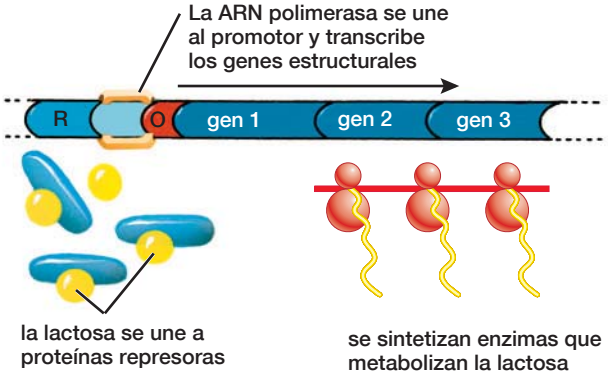
El ADN procarionte se organiza en paquetes llamados **operones**, en los que los genes de funciones relacionadas se depositan unos junto a otros (**FIGURA 12-9a**). Un operón está constituido por: (1) un **gen regulador**, que controla el momento o la velocidad de la transcripción de otros genes; (2) un promotor, que la ARN polimerasa reconoce como el lugar donde se empieza la transcripción; (3)



(a) Estructura del operón lactosa



(b) Sin lactosa


La ARN polimerasa se une al promotor y transcribe los genes estructurales
R
O
gen 1
gen 2
gen 3
la lactosa se une a proteínas represoras
se sintetizan enzimas que metabolizan la lactosa

(c) Con lactosa

▲ **FIGURA 12-9 Regulación del operón lactosa** **(a)** El operón lactosa consta de un gen regulador, un promotor, un operador y tres genes estructurales que codifican las enzimas necesarias para el metabolismo de la lactosa. **(b)** En ausencia de la lactosa, las proteínas represoras se unen al operador del operón lactosa, la ARN polimerasa puede enlazarse al promotor, pero no pasa de la proteína represora para transcribir los genes estructurales. **(c)** Cuando hay lactosa, se une a las proteínas represoras y las inactiva para unirse al operador. La ARN polimerasa se une al promotor, pasa el operador desocupado y transcribe los genes estructurales.

un **operador**, que regula el acceso de la ARN polimerasa al promotor, o (4) los **genes estructurales**, que codifican enzimas relacionadas u otras proteínas. Los operones completos son regulados como unidades, así que se sintetizan simultáneamente proteínas de función relacionada cuando es necesario.

Los operones procariontes son regulados de diversas maneras, dependiendo de las funciones que controlen. Algunos operones codifican enzimas que necesita la célula casi todo el tiempo, como las enzimas que sintetizan muchos aminoácidos. Estos operones se transcriben de continuo, salvo que la bacteria encuentre un excedente de cierto aminoácido. Otros operones codifican enzimas que se necesitan de vez en cuando, por ejemplo, para digerir un alimento inusitado. Se transcriben únicamente cuando la bacteria encuentra este alimento inusitado.

Tomemos como ejemplo la bacteria intestinal común *Escherichia coli* (*E. coli*). Esta bacteria debe vivir de todo tipo de nutrimentos que ingiera su huésped y puede sintetizar muchas enzimas para metabolizar diversos alimentos. Los genes que codifican estas enzimas se transcriben únicamente cuando se necesita. Un ejemplo oportuno son las enzimas que metabolizan la lactosa, el principal azúcar de la leche. El **operón lactosa** contiene tres genes estructurales que codifican, cada uno, una enzima que contribuye al metabolismo de la lactosa (*véase* la figura 12-9a).

El operón lactosa se apaga o se reprime si no lo activa específicamente la presencia de la lactosa. El gen regulador del operón lactosa dirige la síntesis de una proteína, llamada **proteína represora**, que se enlaza al sitio del operador. La ARN polimerasa, aunque todavía puede unirse al promotor, no puede rebasar la proteína represora para transcribir los genes estructurales. Por consiguiente, no se sintetizan las enzimas que metabolizan la lactosa (**FIGURA 12-9b**).

Cuando la *E. coli* coloniza los intestinos de un mamífero recién nacido, se encuentra bañada en un mar de lactosa cada vez que la madre alimenta al huésped. Las moléculas de la lactosa entran en las bacterias y se enlazan a proteínas receptoras, con lo que cambian su forma (**FIGURA 12-9c**). El complejo represor de la lactosa no se une al sitio del operador; por tanto, cuando la ARN polimerasa se enlaza con el promotor del operón lactosa, puede transcribir los genes estructurales de las enzimas que metabolizan la lactosa, para que las bacterias puedan aprovecharla como fuente de energía. Cuando se desteta al joven mamífero, ya no vuelve a tomar leche. Las bacterias intestinales ya no encuentran lactosa, las proteínas represoras quedan libres para unirse al operador y los genes del metabolismo de la lactosa se apagan.

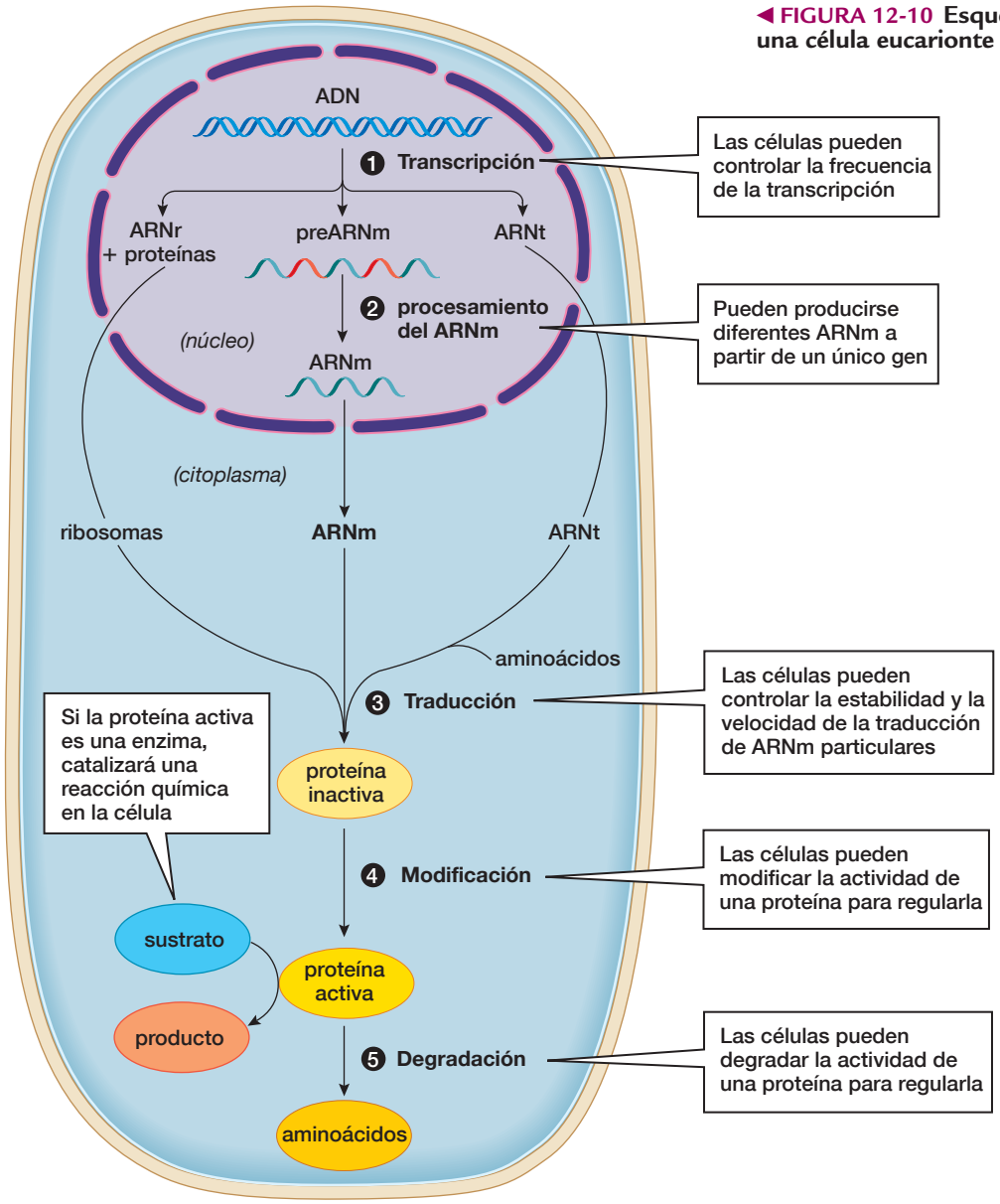
Regulación de los genes en los eucariontes

La regulación de los genes eucariontes se parece en algunos sentidos a la regulación de los genes procariontes. En los dos, no todos los genes se transcriben y traducen todo el tiempo. Además, un importante mecanismo de la regulación de los dos genes es el control de la velocidad de la transcripción. Sin embargo, el confinamiento del ADN en un núcleo envuelto por membrana, la variedad de las células de los eucariontes multicelulares, una organización muy diferente del genoma y el complejo procesamiento de las transcripciones del ADN distinguen la regulación de los genes en los eucariontes de los procariontes.

La expresión de la información genética de una célula eucarionte es un proceso de varios pasos que comienza con la transcripción del ADN y normalmente termina con una proteína que realiza una función particular. La regulación de la expresión de los genes puede ocurrir en cualquiera de los pasos, como se ilustra en la **FIGURA 12-10**.

1. **Las células pueden controlar la frecuencia a la cual se transcribe un gen.** La velocidad a la que los genes transcriben genes específicos depende de la demanda de la proteína o el producto ARN que codifican. La transcripción del gen varía entre los organismos, entre las células de un organismo y en una célula dada en diferentes fases de la vida del organismo o cuando es estimulada por distintas condiciones ambientales (*véase* la siguiente sección).
2. **El mismo gen sirve para producir diferentes ARNm y productos proteínicos.** Como vimos en la sección 12.3, con el mismo gen se pueden elaborar diversos productos proteínicos, dependiendo de cómo se divida el preARNm para formar el ARNm maduro que se traducirá en los ribosomas.
3. **Las células pueden controlar la estabilidad y la traducción del ARN mensajero.** Algunos ARNm son muy duraderos y se traducen en proteínas muchas veces; otros se traducen poco y luego se degradan. Recientemente, los biólogos moleculares descubrieron que pequeñas moléculas de "ARN regulador" pueden obstaculizar la traducción de algunos ARNm o incluso marcar ciertos ARNm para que sean destruidos (*véase* el apartado "Investigación científica: ARN, ya no es un simple mensajero", en la página 234).
4. **Las proteínas pueden necesitar una modificación para que desempeñen sus funciones.** Muchas proteínas deben ser modificadas para que se activen. Por ejemplo, las enzimas que digieren proteínas producidas por las paredes estomacales y el páncreas se sintetizan originalmente en forma inactiva, lo cual impide que esas enzimas digieran a las células que las producen. Cuando estas formas inactivas pasan al sistema digestivo, se extraen partes de las enzimas y queda revelado su sitio activo, para que puedan digerir las proteínas de los alimentos (su sustrato) en proteínas más pequeñas o incluso en aminoácidos individuales (los productos resultantes). Otras modificaciones, como agregar o suprimir grupos fosfato, pueden activar o desactivar temporalmente una proteína, lo que confiere un control segundo a segundo de la actividad proteínica. En las células procariontes se encuentra una regulación parecida de la estructura y la función de las proteínas.
5. **Las células pueden controlar la velocidad a la que se degradan las proteínas.** Al prevenir o promover la degradación de una proteína, una célula puede ajustar rápidamente la cantidad de la proteína que contiene. La degradación de las proteínas también es regulada en las células procariontes.

◀ **FIGURA 12-10 Esquema del flujo de información en una célula eucarionte**



Las células eucariontes regulan la transcripción de genes individuales, regiones de cromosomas o cromosomas completos

En las células eucariontes, la regulación de la transcripción opera en por lo menos tres niveles: el gen individual, regiones de cromosomas o cromosomas enteros.

Las proteínas reguladoras que se enlazan al promotor de un gen alteran la velocidad de la transcripción

Las regiones de promotores de prácticamente todos los genes contienen varios sitios de enlace con los factores de transcripción o elementos de respuesta. Por tanto, que estos genes se transcriban depende de qué factores de transcripción sintetiza la célula y si estos factores están activos. Por ejemplo, cuando las células quedan expuestas a radicales libres (*véanse* las páginas 24-25), un factor de transcripción se une a elementos de respuesta an-

¿Te has preguntado

por qué los moretones cambian de color?

Los moretones pasan de morado a verde y luego a amarillo. Esta secuencia es la prueba visual del control de la expresión de los genes. Si te golpeas la espinilla contra una silla, los vasos sanguíneos se rompen y dejan escapar glóbulos rojos, que estallan y riegan la hemoglobina. Esta hemoglobina y su grupo hemo que contiene hierro son de color morado azuloso oscuro en el estado desoxigenado; por eso los moretones nuevos son morados. El hemo es tóxico para el hígado, los riñones, el cerebro y los vasos sanguíneos. Sin embargo, estimula la transcripción del gen para la síntesis de la enzima oxigenasa hemo. Ésta convierte el hemo en biliverdina, que es verde. Una segunda enzima, que todo el tiempo está presente porque su gen se expresa siempre, convierte la biliverdina en bilirrubina, que es amarilla. Luego, la bilirrubina pasa al hígado, de donde es excretada por la bilis. Puedes seguir el curso de la desintoxicación del hemo observando cómo cambia de color un moretón.

Investigación científica

ARN, ya no es un simple mensajero

En los últimos años, los biólogos moleculares han descubierto una clase completamente nueva de moléculas de ARN, llamadas "ARN regulador". Varios tipos de ARN regulador tienen diferentes funciones. Nos enfocaremos en una sola función, el ARN interferente. Este ARN fue descubierto accidentalmente en las petunias. Al tratar de cultivar petunias con colores de flores más vibrantes, los investigadores insertaron en las petunias genes adicionales para la producción del pigmento de las flores. Para su sorpresa, muchas petunias produjeron flores variopintas (**FIGURA E12-2**). ¿Por qué?

Como sabes, el ARN mensajero es transcrito del ADN y traducido en proteínas, que a continuación cumplen las funciones de la célula, como la de catalizar reacciones bioquímicas. Cuánta proteína se sintetice depende de la cantidad de ARNm que se hace, la rapidez y el tiempo en que se traduzca el ARNm. Organismos tan diversos como las plantas, lombrices y seres humanos transcriben pequeñas hebras de ARN, llamado ARN interferentes pequeños, a partir de cientos de genes de ARN interferentes pequeños. Los ARN interferentes pequeños no se traducen en proteínas, sino que, después de que los procesan las enzimas de la célula, dan lugar a hebras de ARN muy cortas, de unos 20 a 25 nucleótidos, que son partes complementarias de ARNm específico y que interfieren con la traducción del ARNm (de lo cual proviene su nombre de ARN interferente). En algunos casos, estas pequeñas hebras de ARN se emparejan por bases con el ARNm complementario y forman una sección breve de ARN de dos hebras que no es posible traducir. En otros casos, las hebras cortas de ARN se combinan con enzimas que degradan en ARN complementario, lo que también evita la traducción. Es lo que ocurre con las células que forman los parches blancos en las flores de las petunias.

▲ **FIGURA E12-2 ARN interferente en petunias** Los parches blancos de esta flor de petunia constan de células en las cuales el ARN interferente bloquea la síntesis de las enzimas que producen el pigmento morado (las petunias manchadas que se venden en el invernadero local están hechas con un proceso diferente).

¿Por qué una célula interfiere con la traducción de su propio ARNm? Resulta que el ARN interferente es importante en el desarrollo de muchos, pero no de todos, los organismos eucariontes. Por ejemplo, en el gusano *Caenorhabditis elegans*, el ARN interferente es crucial para que un gusano joven madure como adulto (Andrew Fire y Craig Mello compartieron el premio Nobel de Fisiología o Medicina de 2005 por descubrir cómo opera el ARN interferente en los gusanos). Investigaciones recientes con mamíferos indican que los ARN interferentes pequeños influyen en el desarrollo del corazón y del cerebro, la secreción de insulina en el páncreas y aun en el aprendizaje y la memoria.

Algunos organismos usan ARN interferentes pequeños para defenderse de las enfermedades. Muchas plantas producen ARN interferentes pequeños que es complementario de los ácidos nucleicos (normalmente ARN) de virus de las plantas. Cuando el ARN interferente pequeño encuentra moléculas de ARN virales complementarias, indica a las enzimas que corten el ARN viral, lo que impide que el virus se replique.

El ARN interferente también ofrece una gran promesa en la medicina. Se realizan estudios clínicos en que se prueba la seguridad y eficacia del ARN interferente en enfermedades tan diversas como la degeneración macular (de la retina), hepatitis B y un virus respiratorio que es la causa más común de neumonía en los lactantes. La investigación básica en animales indica que el ARN interferente también puede servir para tratar el cáncer de próstata y defectos del metabolismo del colesterol.

tioxidante en los promotores de varios genes. Como resultado, la célula produce enzimas que degradan los radicales libres en compuestos inocuos.

Muchos factores de transcripción deben activarse para ejercer una influencia en la transcripción de genes. Uno de los ejemplos más conocidos es la función que cumple la hormona sexual estrógeno en el control de la producción de óvulos entre las aves. El gen de la albúmina, la principal proteína de la clara del huevo, no se transcribe en invierno, cuando las aves no crían y las concentraciones de estrógeno son bajas. En la temporada de cría, los ovarios de las hembras producen estrógeno, que penetra las células del oviducto y se enlaza con un factor de transcripción (llamado *receptor de estrógeno*). El complejo de estrógeno y receptor se une a un elemento de respuesta al estrógeno en el promotor del gen de la albúmina, lo que facilita que la ARN polimerasa se una al promotor e inicie la transcripción del ARNm. A continuación, el ARNm se traduce en grandes cantidades de albúmina. Ocurre una activación parecida de la transcripción de genes hecha por hormonas esteroides en otros animales, incluso los seres humanos. La importancia de la re-

gulación hormonal de la transcripción durante el desarrollo queda ilustrada por los defectos genéticos en que los receptores de las hormonas sexuales no son funcionales (*véase* la sección "Guardián de la salud: Sexo, envejecimiento y mutaciones", de las páginas 236-237).

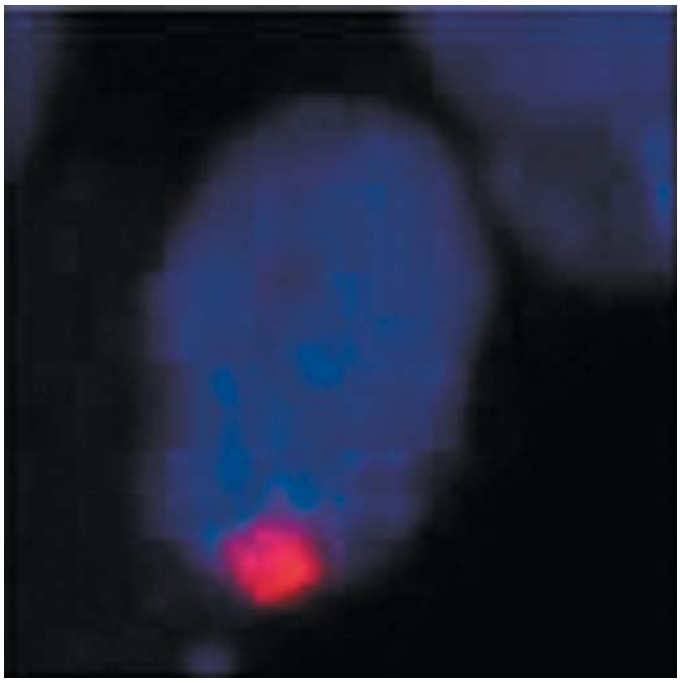
Algunas regiones de los cromosomas están condensadas y no se transcriben normalmente

Ciertas partes de los cromosomas eucariontes se encuentran en estado muy condensado y compacto en el que la mayor parte del ADN es inaccesible a la ARN polimerasa. Algunas de estas regiones son parte estructural de los cromosomas que no contienen genes. Otras regiones muy condensadas contienen genes funcionales que no se transcriben de momento. Cuando se necesita el producto de un gen, la parte del cromosoma que lo contiene se "descondensa": se afloja para que el ADN sea accesible a la ARN polimerasa y pueda ocurrir la transcripción.

Partes grandes de los cromosomas pueden estar inactivadas, lo que impide la transcripción

En algunos casos, la mayor parte de un cromosoma está condensado, de modo que es inaccesible para la ARN polimerasa. Un ejemplo son los cromosomas sexuales de las hembras de los mamíferos. Los machos tienen un cromosoma X y un cromosoma Y (XY) y las hembras dos cromosomas X (XX). Como consecuencia, las hembras tienen la capacidad de sintetizar ARNm a partir de los genes de sus dos cromosomas, mientras que los machos, que tienen un solo cromosoma X, sólo producen la mitad. En 1961, la genetista Mary Lyon formuló la hipótesis de que uno de los dos cromosomas X de las hembras está inactivado de manera tal que sus genes no se expresan. Ahora sabemos que alrededor de 85% de los genes de un cromosoma X inactivado no se transcriben. A comienzos del desarrollo (en los seres humanos, alrededor del día decimosexto), un cromosoma X de las células de las hembras comienza a producir grandes cantidades de una molécula de ARN regulador llamada Xista, que recubre la mayor parte del cromosoma, se condensa en una masa apretada y evita la transcripción. El cromosoma X condensado, llamado **cuerpo de Barr** por el apellido de su descubridor, Murray Barr, aparece como un punto en el núcleo de las células de las hembras de los mamíferos (**FIGURA 12-11**).

Por lo común, grandes grupos de células (descendientes de una única célula de los primeros momentos del embrión) tienen el mismo cromosoma X inactivado. Como resultado, el cuerpo de las hembras de los mamíferos (incluyendo a las mujeres) están compuestos de parches de células en las que uno de los cromosomas X está completamente activo y los parches de células en las que el otro cromosoma es el activo. El resultado de este fenómeno se observa fácilmente en los gatos tricolores (**FIGURA 12-12**). El cromosoma X de un gato contiene un gen que codifica la enzima que produce el pigmento del pelaje. Hay dos alelos comunes de este gen. Uno produce pelaje anaranjado y el otro un pelaje negro. Si un cromosoma X de una gata tiene el alelo anaranjado y el otro cromosoma X el alelo negro, la gata tendrá parches de pelaje anaranjado y negro. Estos parches representan zonas de la piel que se desarrollaron de células embrionarias con diferentes cromosomas X inactivados. El pelaje tricolor se encuentra casi exclusivamente en las gatas. Como los machos tienen un solo cromosoma X, que está activo en todas las células, normalmente tienen pelaje negro o anaranjado, pero no ambos.



▲ **FIGURA 12-11 Cuerpo de Barr** La mancha roja en la parte inferior del núcleo es un cromosoma inactivado llamado cuerpo de Barr. En esta micrografía fluorescente, el cuerpo de Barr está marcado con un tinte que se une al recubrimiento de ARN Xista del cromosoma inactivado X.

▲ **FIGURA 12-12 La inactivación del cromosoma X regula la expresión de los genes** Esta gatita tricolor lleva un gen del pelaje anaranjado en un cromosoma X y un gen del pelaje negro en el otro cromosoma X. La inactivación de diferentes cromosomas X produce las manchas negras y anaranjadas. El color blanco se debe a un gen completamente diferente que impide del todo la formación de pigmento.

Guardián de la salud

Sexo, envejecimiento y mutaciones

En algún momento al inicio de su adolescencia, una chica pasa por la pubertad: sus pechos crecen, sus caderas se ensanchan y comienza a menstruar. Sin embargo, en casos raros, una chica puede desarrollar signos externos femeninos pero no presenta menstruación. Con el tiempo, acude al médico con el síntoma y éste manda tomar una muestra de sangre para hacer una prueba cromosómica. A veces, dicha prueba da un resultado que parecería ser imposible: sus cromosomas sexuales son XY, una combinación que normalmente daría lugar a un varón. El motivo de que no haya comenzado a menstruar es que no tiene ovarios ni útero, sino testículos en la cavidad abdominal. Tiene aproximadamente las mismas concentraciones de andrógenos (las hormonas sexuales masculinas, como la testosterona) en la circulación sanguínea que se encuentran en un muchacho de su edad. De hecho, tiene andrógenos desde muy pronto en su desarrollo, pero sus células no respondían a ellos, pues tenía una condición llamada "insensibilidad a los andrógenos" (**FIGURA E-12-3**).

El gen afectado codifica una proteína llamada "receptor de andrógenos". En los hombres comunes, los andrógenos se unen a las moléculas receptoras. La combinación de hormonas y receptores estimula la transcripción de los genes que producen muchas características masculinas, como la formación del pene y el descenso de los testículos al escroto que se encuentra fuera de la cavidad abdominal. Hay más de 200 alelos mutantes del gen del receptor de andrógenos. Las mutaciones más graves son las que crean un codón terminal prematuro. Como sabes, es probable que estas mutaciones tengan efectos catastróficos en la estructura y el funcionamiento de las proteínas. Como el gen del receptor de andrógenos está en el cromosoma X, una persona que es genéticamente varón (XY) hereda un único alelo para el receptor de andrógenos. Si este alelo tiene un defecto grave, la persona no sintetizará proteínas receptoras de andrógenos funcionales. Las células de la persona no tendrán la capacidad de responder a la testosterona y no se desarrollarán las características masculinas. Así, una mutación que cambia la secuencia de los nucleótidos de un único gen y produce un tipo único de proteína defectuosa puede hacer que una persona que es genéticamente varón se vea y se perciba como mujer (*véase* la figura E12-3).

▲ **FIGURA E12-3 La insensibilidad a los andrógenos conduce a tener rasgos femeninos** Este individuo tiene un cromosoma X y uno Y. Tiene testículos que producen testosterona, pero una mutación de su gen de los receptores de andrógenos hace que sus células no tengan la capacidad de responder a la testosterona, lo que da por resultado su apariencia femenina.

Estudio de caso otro vistazo

Fibrosis quística

Los investigadores han identificado más de 1,200 alelos defectuosos del gen *CFTR*, todos recesivos respecto del alelo funcional. Las personas son heterocigotas, con un alelo *CFTR* normal y una copia de cualquiera de los alelos defectuosos, produce suficiente proteína *CFTR* funcional para transportar el cloro. Por tanto, son fenotípicamente normales; es decir, producen secreciones acuosas en los pulmones y no sufren fibrosis quística. Quien tenga dos alelos defectuosos tendrá proteínas que no funcionan bien y desarrollará la enfermedad.

Las enfermedades genéticas como la fibrosis quística no se "curan" en el sentido en que una infección se remedia eliminando a las bacterias o virus perjudiciales. Generalmente, las enfermedades genéticas se tratan reemplazando la función perdida, como al dar insulina a los diabéticos, o bien aliviando los síntomas que puedan presentarse. En el caso de la fibrosis quística, los tratamientos más comunes alivian algunos de los síntomas: antibióticos, medicinas que dilatan las vías respiratorias y terapia física para drenar los pulmones. En el capítulo siguiente veremos que la biotecnología ofrece la esperanza de reemplazar una función perdida administrando genes *CFTR* funcionales a las células que revisten las vías respiratorias.

Lo que le pase finalmente a una persona con fibrosis quística depende de qué tan defectuosos sean los alelos mutantes. Por ejemplo, la triatleta canadiense Lisa Bentley sufre un caso relativamente leve de fibrosis quística (**FIGURA 12-13**). Sin embargo, durante un triatlón de nueve horas continuas produce cantidades abundantes de sudor muy salado. Bentley tiene el problema constante de suministrar sales a su cuerpo durante una carrera. Con todo, Bentley ha ganado 11 triatlones, entre ellos el Canadian Ironman Triathlon (Triatlón del Hombre de Acero), llevado a cabo en Canadá, en 2007, y Australian Ironman Triathlon (Triatlón del Hombre de Acero), de Australia durante cinco años consecutivos, de 2002 a 2006. Bentley controla cuidadosamente su dieta, sobre todo su consumo de sal. El ejercicio vigoroso le sirve para despejar los pulmones. También evita escrupulosamente las situaciones en las que pudiera quedar expuesta a enfermedades contagiosas. Su fibrosis quística no le ha impedido convertirse en una de las mayores deportistas del mundo. Por su parte, Grégory Jean-Paul Lemarchal tenía alelos extremadamente defectuosos, a los 23 años necesitaba un trasplante de pulmón.

Otro tipo de mutación ofrece indicios de por qué envejecen las personas. ¿Por qué el cabello encanece, la piel se arruga, las articulaciones duelen y los ojos se enturbian al envejecer? Un número pequeño de personas heredan el síndrome de Werner, que causa una forma de envejecimiento prematuro (FIGURA E12-4). Casi todos los que sufren el síndrome de Werner heredan dos alelos recesivos defectuosos de un gen que codifica una proteína que participa en la replicación y reparación del ADN. Si las células no pueden replicar correctamente ni reparar los errores del ADN, las mutaciones se acumulan rápidamente en todo el cuerpo. Es lo que les pasa a las personas con el síndrome de Werner, que mueren de viejas cuando apenas están en sus 40 o 50 años.

El hecho de que un aumento general de las mutaciones causadas por enzimas de replicación y reparación defectuosas produzca los signos del envejecimiento respalda la hipótesis que explica muchos signos del envejecimiento normal. En una vida razonablemente larga de 80 años, las mutaciones se acumulan gradualmente por el daño ambiental al ADN y los errores al copiarlo. Al cabo, estas mutaciones interfieren con casi todos los aspectos del funcionamiento del organismo y contribuyen a la muerte "por vejez". En el síndrome de Werner, esto ocurre de forma acelerada. Trastornos como la insensibilidad a los andrógenos y el síndrome de Werner revelan el efecto de las mutaciones, el funcionamiento de ciertos genes y las proteínas que producen, la forma en que las hormonas regulan la transcripción de los genes e incluso las causas del envejecimiento.

(a) Paciente con síndrome de Werner a los 13 años

(b) A los 56 años

◀ FIGURA E12-4
Síndrome de Werner
Esta condición es el resultado de una mutación que interfiere con la replicación y reparación adecuada del ADN, lo que aumenta la incidencia de mutaciones en todo el cuerpo.

▲ FIGURA 12-13 Lisa Bentley, llamada la Reina de Acero, gana otro triatlón

BioÉtica Considera esto

La mayor parte de la investigación médica está financiada por entidades gubernamentales, como los National Institutes of Health (NIH, Institutos Nacionales de Salud) de Estados Unidos. Los NIH financian investigaciones sobre trastornos genéticos como la fibrosis quística y la distrofia muscular; enfermedades infecciosas como el sida y la tuberculosis, y un cúmulo de otros padecimientos, como las enfermedades cardiacas y el cáncer. Los NIH también patrocinan investigaciones sobre enfermedades como el paludismo, que no son comunes en los países avanzados pero que causan la muerte de cientos de miles de personas en países pobres. ¿Cómo te parece que deban gastarse los fondos de los NIH: en proporción a la gravedad e incidencia de la enfermedad en su país, lo que significaría que casi todo el dinero de los NIH se destinaría a enfermedades cardiacas y cáncer, o bien según la esperanza de vida de las víctimas, de modo que las enfermedades juveniles, como la fibrosis quística, recibieran más atención? ¿Que estas instituciones deberían de ayudar a pueblos de otros países que sufren enfermedades que son raras en países desarrollados?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

12.1 ¿Cómo se utiliza la información del ADN en la célula?

Los genes son segmentos de ADN que pueden transcribirse en ARN y, casi todos, traducirse en proteínas. La transcripción produce tres tipos de ARN necesarios para la traducción: ARN mensajero (ARNm), ARN de transferencia (ARNt) y ARN ribosómico (ARNr). El ARN mensajero lleva la información genética de un gen del núcleo al citoplasma, donde los ribosomas sintetizan una proteína con esa información. Los ribosomas contienen ARNr y proteínas organizadas en subunidades mayor y menor. Hay muchos ARNt. Cada ARNt se enlaza con un aminoácido específico y lo lleva a un ribosoma para que se incorpore en una proteína. El código genético consta de codones, secuencias de tres bases en el ARNm que especifican un aminoácido de la cadena proteínica o bien el final de la síntesis de la proteína (codón de término).

12.2 ¿Cómo se transcribe la información de un gen en ARN?

En una célula sólo se transcriben ciertos genes. Cuando la célula necesita el producto de un gen, la ARN polimerasa se enlaza con la región del promotor del gen y sintetiza una hebra única de ARN. Este ARN es complementario de la hebra molde de la doble hélice de ADN del gen. Proteínas celulares llamadas factores de transcripción pueden enlazarse al ADN cerca del promotor y refuerzan o suprimen la transcripción de un gen dado.

12.3 ¿Cómo se transcribe la secuencia de bases del ARN mensajero en proteínas?

En las células procariontes, todos los nucleótidos de un gen que codifica una proteína codifican aminoácidos; por tanto, el ARN transcrito del gen es el ARNm que será traducido en el ribosoma. En las células eucariontes, los genes que codifican proteínas constan de dos regiones: exones, que codifican los aminoácidos de una proteína, e intrones, que no lo hacen. Todo el gen, comprendidos exones e intrones, se transcribe en una molécula de preARNm. Por consiguiente, los intrones de un preARNm deben cortarse y los exones deben acoplarse para producir el ARNm maduro.

En los eucariontes, el ARNm lleva la información genética del núcleo al citoplasma, donde los ribosomas toman esta información para sintetizar una proteína. Los ribosomas contienen ARNt y proteínas organizadas en subunidades mayor y menor. Estas unidades se unen en el primer codón AUG (de inicio) de la molécula del ARNm para formar la máquina sintetizadora de proteínas. Los ARN de transferencia entregan los aminoácidos apropiados al ribosoma para que se incorporen en una proteína en crecimiento. Qué ARNt se une y, por consiguiente, qué aminoácidos se entreguen depende del emparejamiento de las bases entre el anticodón del ARNt y el codón del ARNm. Dos ARNt, cada uno con un aminoácido, se enlazan simultáneamente al ribosoma; la subunidad mayor cataliza la formación de enlaces peptídicos entre los aminoácidos. Cuando se une cada nuevo aminoácido, se desprende un ARNt y el ribosoma pasa a otro codón, donde une otro ARNt que lleva el siguiente aminoácido especificado en el ARNm. La adición de aminoácidos a la proteína en crecimiento continúa hasta llegar a un codón de término que hace que el ribosoma se desarme y deje libres al ARNm y a la proteína recién formada.

BioFlix™ Protein Synthesis (disponible en inglés)

12.4 ¿Cómo afectan las mutaciones el funcionamiento de las proteínas?

Una mutación es un cambio en la secuencia de nucleótidos de un gen. Las mutaciones pueden ser causadas por errores en el emparejamiento de las bases durante la replicación, por compuestos químicos y por factores ambientales, como la radiación. Los tipos comunes de mutaciones son las inversiones, translocaciones, supresiones, inserciones y sustituciones (mutaciones puntuales). Las mutaciones pueden ser neutras o perjudiciales, además de que, en casos raros, una mutación promueve una adaptación al entorno y, así, resulta favorecida por la selección natural.

12.5 ¿Cómo se regulan los genes?

La expresión de un gen requiere que sea transcrito y traducido y que la proteína resultante ejecute alguna acción dentro de la célula. Qué genes se expresen en una célula en un momento dado está regulado por el funcionamiento de la célula, la etapa del desarrollo del organismo y el entorno. El control de la regulación de los genes puede ocurrir en muchos pasos. La cantidad de ARNm sintetizado en un gen particular puede ser regulado aumentando o reduciendo la tasa de su transcripción, así como por un cambio en la estabilidad del propio ARNm. También es posible regular la velocidad de la traducción de los ARNm. La regulación de la transcripción y la traducción afecta cuántas moléculas de proteínas se produzcan a partir de un gen en particular. Incluso después de sintetizadas, muchas proteínas deben modificarse para que funcionen. Las proteínas también varían en la rapidez con que se degradan en la célula. Además de la regulación de genes individuales, las células pueden regular la transcripción de grupos de genes. Por ejemplo, cromosomas completos o partes de cromosomas pueden condensarse y quedar inaccesibles para la ARN polimerasa, mientras que otras partes se descondensan y permiten que ocurra la transcripción.

Términos clave

ácido ribonucleico (ARN) *218*
anticodón *223*
ARN de transferencia (ARNt) *218*
ARN mensajero (ARNm) *218*
ARN polimerasa *223*
ARN ribosómico (ARNr) *218*
código genético *222*
codón *223*
codón de inicio *223*
codón de término o de alto *223*
cuerpo de Barr *235*
exón *226*
gen estructural *232*
gen regulador *231*
hebra molde *224*
intrón *226*
inversión *229*
mutación *229*
mutación neutra *230*
mutación por inserción *229*
mutación por supresión *229*
mutación puntual *230*
operador *232*
operón *231*
operón lactosa *232*
promotor *223*
proteína represora *232*
ribosoma *220*
sustitución de nucleótidos *230*
traducción *222*
transcripción *221*
translocación *229*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. La síntesis del ARN a partir de las instrucciones del ADN se llama _____. La síntesis de una proteína a partir de las instrucciones del ARN mensajero se llama _____.

¿Qué estructura de la célula es el sitio de la síntesis de proteínas? _____.

2. Los tres tipos de ARN que son esenciales para la formación de proteínas son _____, _____ y _____.
3. El código genético usa _____ (¿cuántas?) bases para codificar un único aminoácido. Esta breve secuencia de bases del ARN mensajero se llama _____. La secuencia complementaria de bases en el ARN de transferencia se llama _____.
4. La enzima _____ sintetiza ARN de las instrucciones en el ADN. El ADN tiene dos hebras, pero para un gen dado, se transcribe una sola, llamada _____. Para comenzar a transcribir un gen, la enzima se une a una secuencia específica de bases de ADN localizada al comienzo del gen. Esta secuencia de ADN se llama _____. La transcripción termina cuando la enzima encuentra una secuencia de ADN al final del gen llamada _____.
5. La síntesis de proteínas comienza cuando el ARN mensajero se une a un ribosoma. La traducción comienza con el codón _____ del ARN mensajero y continúa hasta llegar a un codón _____. El ARN _____ lleva los aminoácidos individuales al ribosoma. Estos aminoácidos se unen en proteínas por enlaces _____.
6. Hay varios tipos de mutaciones del ADN. Si un nucleótido es sustituido por otro, se llama mutación _____. Las mutaciones _____ ocurren si se agregan nucleótidos a la mitad de un gen. Las mutaciones _____ ocurren si se eliminan los nucleótidos de la mitad del gen.

Preguntas de repaso

1. ¿Cuál es la diferencia entre ARN y ADN?
2. ¿Cuáles son los tres tipos de ARN que son esenciales para la síntesis de las proteínas? ¿Cuál es la función de cada uno?
3. Define los siguientes términos: código genético, codón y anticodón. ¿Cuál es la relación entre las bases del ADN, los codones del ARNm y los anticodones del ARNt?
4. ¿Cómo se forma el ARNm a partir de un gen eucarionte?
5. Traza un diagrama y describe la síntesis de las proteínas
6. Explica para qué sirve el emparejamiento de bases en la trascripción y la traducción.
7. Describe algunos mecanismos de regulación de los genes.
8. Define *mutación*. ¿Es probable que las mutaciones sean benéficas o dañinas? Explica tu respuesta.

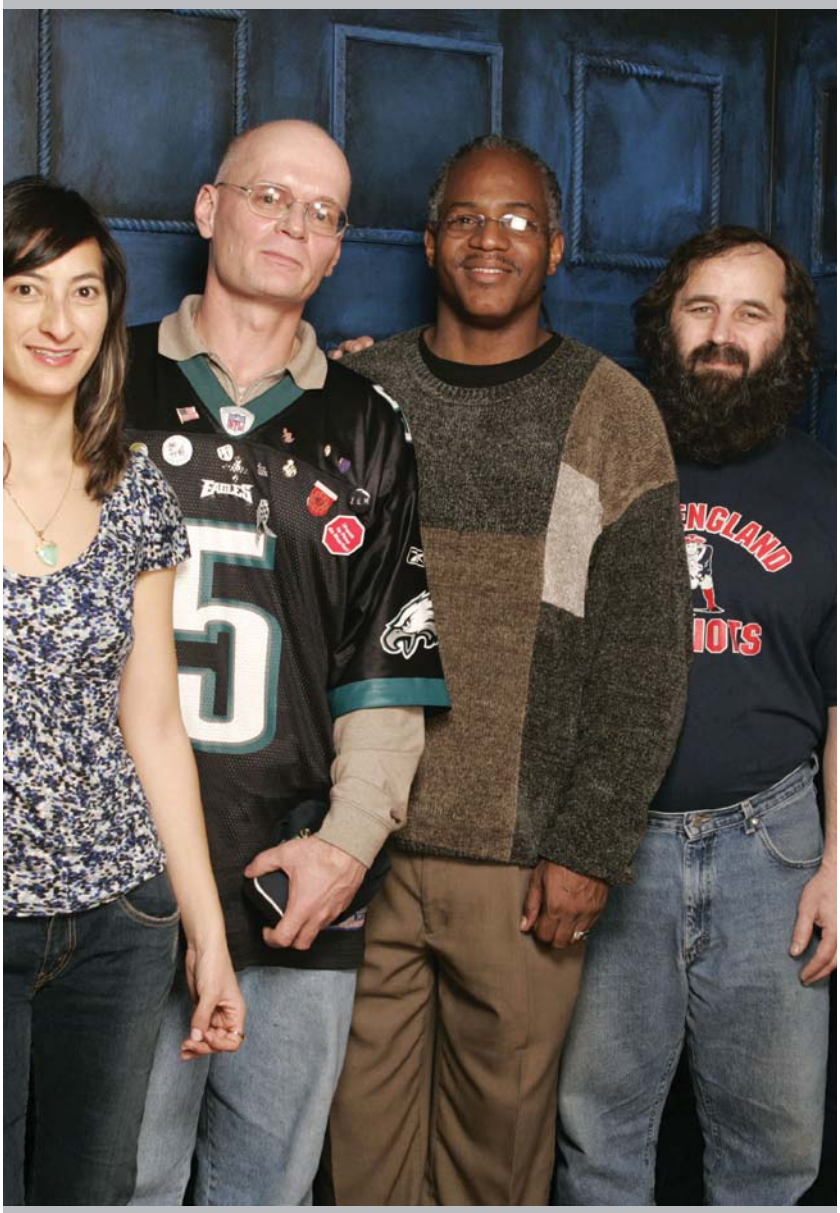
Aplicación de conceptos

1. **BioÉtica** Como vimos en este capítulo, muchos factores influyen en la expresión de los genes, entre ellos las hormonas. El uso de esteroides anabólicos y hormonas del crecimiento entre los deportistas ha generado polémica en los últimos años. Ciertamente, las hormonas afectan la expresión de los genes, pero, en el sentido más amplio, también las vitaminas y los alimentos. ¿Cuáles te parece que sean guías apropiadas para el uso de hormonas? ¿Los deportistas deben tomar esteroides u hormonas del crecimiento? ¿Los niños que corren el riesgo de ser demasiado bajos deben recibir hormonas del crecimiento? ¿Debe permitirse que los padres pidan hormonas del crecimiento para un hijo de estatura normal, con la esperanza de tener en el futuro un basquetbolista?
2. Hace unos 40 años, varios investigadores publicaron que habían podido transferir el aprendizaje de un animal (un platelminto) a otro, alimentando animales sin entrenar con los animales entrenados. Además, aseveraron que el ARN era la molécula activa del aprendizaje. Dado lo que ahora sabes sobre la función del ARN y las proteínas en las células, ¿crees que un recuerdo específico (por ejemplo, recordar las secuencias de bases de codones del código genético) pueda ser codificada por una molécula específica del ARN y que esta molécula pueda transferir ese recuerdo a otra persona? Dicho de otro modo, en el futuro, ¿podrías aprender biología tomando una píldora de ARN? Si es el caso, ¿cómo funcionaría? Si no lo es, ¿puedes proponer una hipótesis razonable para los resultados con los platelmintos? ¿Cómo pondrías a prueba tu hipótesis?
3. La insensibilidad a los andrógenos se hereda como rasgo recesivo simple porque una copia del alelo normal del receptor de andrógenos produce cantidades suficientes de receptores de andrógenos. Dada esta información y lo que ahora sabes de las bases cromosómicas de la herencia, ¿la insensibilidad a los andrógenos puede transmitirse o debe surgir como una mutación cada vez que ocurre? Si se hereda, ¿la herencia sería a través de la madre o del padre? ¿Por qué?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Biotecnología

Capítulo 13



▲ El perfil de ADN probó que Dennis Maher (extrema derecha) era inocente de los delitos por los que pasó 19 años en la cárcel (retratado aquí con otras personas del programa "Proyecto Inocencia").

Estudio de caso

¿Culpable o inocente?

—SI QUIERES, PUEDES LLORAR —le dijo Aliza Kaplan, abogada del Proyecto Inocencia, a Dennis Maher, cuando iban de camino al tribunal para su excarcelación en 2003. Maher se veía calmado mientras la fiscal de distrito, Martha Coakley, le pedía al juez que se retiraran todos los cargos por los cuales Maher había estado en la cárcel 19 años, dos meses y 29 días. El juez ordenó la liberación inmediata de Maher. Aunque guardaron la compostura en el tribunal, Maher y su familia se abrazaron y lloraron en el vestíbulo. —Somos un montón de llorones —dijo su padre, Donat.

Diecinueve años atrás, Maher fue declarado culpable de dos cargos de violación y uno de intento de violación. Al final, resultó que su único delito fue vivir en la proximidad del lugar donde ocurrieron las violaciones, llevar una sudadera roja y parecerse al verdadero atacante. Las tres víctimas señalaron a Maher en la rueda de sospechosos. ¿Cómo es que tres víctimas identificaron al hombre equivocado? Estaba oscuro, los ataques fueron rápidos y, como es obvio, las mujeres estaban sometidas a una enorme tensión. De hecho, y al contrario de la creencia popular, el testimonio presencial es muy poco confiable. En varios estudios se ha visto que las cifras de error en la identificación de los testigos van de 35 a 80%, dependiendo de las condiciones de los experimentos.

Es probable que hayas adivinado qué llevó a la exoneración de Maher: las pruebas del ADN. En 1993, mientras veía en la cárcel el programa de televisión de Phil Donahue, Maher oyó del Proyecto Inocencia, fundado en 1992 por Barry Scheck y Peter Neufeld de la Benjamin Cardozo School of Law en Yeshiva University (Escuela de Derecho Benjamín Cardozo en la Universidad Yeshiva). Maher le escribió a Scheck para pedirle ayuda. Scheck aceptó, pero el Proyecto Inocencia se topó con una pared: no había evidencias biológicas para ninguno de los casos.

Finalmente, siete años más tarde, un estudiante de derecho del Proyecto Inocencia encontró ropa interior de una de las víctimas, manchada de semen y olvidada en una caja del almacén del tribunal. Unos meses después apareció una muestra de semen de la segunda violación. El perfil del ADN demostró que Maher no fue el atacante en ninguno de los casos.

En este capítulo vamos a investigar las técnicas de la biotecnología que hoy impregnan buena parte de la vida moderna. ¿Cómo es que los investigadores forenses deciden que dos muestras de ADN concuerdan? ¿Cómo diagnostica la biotecnología los trastornos hereditarios? ¿Debe aprovecharse la biotecnología para cambiar la composición genética de granos, ganado y aun de las personas?

De un vistazo

Estudio de caso ¿Culpable o inocente?

13.1 ¿Qué es la biotecnología?

13.2 ¿Cómo se recombina el ADN en la naturaleza?

La reproducción sexual recombina el ADN

La transformación puede combinar el ADN de distintas especies de bacterias

Los virus pueden transferir ADN entre especies

13.3 ¿Cómo se usa la biotecnología en la ciencia forense?

La reacción en cadena de la polimerasa amplifica el ADN

Investigación científica Géiseres y ciencia

Diferencias en las repeticiones cortas en tándem sirven para identificar a los individuos por su ADN

Estudio de caso continuación ¿Culpable o inocente?

La electroforesis en gel separa segmentos de ADN

Las sondas de ADN se utilizan para identificar secuencias específicas de nucleótidos

Personas sin parentesco nunca tienen perfiles de ADN idénticos

Estudio de caso continuación ¿Culpable o inocente?

13.4 ¿Cómo se usa la biotecnología en la agricultura?

Muchos cultivos están modificados genéticamente

Las plantas genéticamente modificadas pueden servir para elaborar medicamentos

Los animales genéticamente modificados pueden ser útiles en la agricultura y la medicina

13.5 ¿Cómo se aprovecha la biotecnología para aprender sobre el genoma humano?

13.6 ¿Cómo se aprovecha la biotecnología para diagnosticar y tratar enfermedades?

La tecnología del ADN puede servir para diagnosticar trastornos hereditarios

La tecnología del ADN puede ayudar a tratar enfermedades

13.7 ¿Cuáles son los principales problemas éticos de la biotecnología moderna?

¿Deben permitirse los organismos genéticamente modificados en la agricultura?

Guardián de la salud Arroz dorado

Guardián de la salud Examen genético prenatal

¿Debe modificarse con biotecnología el genoma de los seres humanos?

Estudio de caso otro vistazo ¿Culpable o inocente?

13.1 ¿QUÉ ES LA BIOTECNOLOGÍA?

La **biotecnología** es el uso y, especialmente, la alteración de organismos, células o moléculas biológicas para producir alimentos, medicamentos y otros bienes. Por tanto, algunos aspectos de la biotecnología son antiguos; por ejemplo, la humanidad ha aprovechado las células de levadura para producir pan, cerveza y vino durante 10 mil años. La reproducción o cría selectiva de plantas y animales tiene una historia igualmente extensa: fragmentos de calabaza de 800 a 10 mil años de antigüedad, encontrados en una cueva árida de México, tienen semillas más grandes y cáscara más gruesa que la calabaza silvestre, lo que indicaría que se practicaba una reproducción selectiva con fines de mejorar el contenido alimenticio. El arte prehistórico y los restos animales revelan que perros, ovejas, cabras, cerdos y reses eran domesticados y sometidos a cría selectiva hace cuando menos 10 mil años. La reproducción selectiva hace que plantas y animales domésticos difieran genéticamente de sus parientes silvestres; por ejemplo, las piernas cortas y orejas largas y suaves de los perros Beagle están determinadas genéticamente y difieren en gran medida de las características paralelas de los lobos, los antepasados de todos los perros.

Incluso actualmente, la reproducción selectiva es una herramienta importante. Sin embargo, la biotecnología moderna recurre con frecuencia a la **ingeniería genética**, un término que se refiere a métodos más directos para modificar el material genético. Las células y los organismos sometidos a la ingeniería genética podrían tener genes que se han suprimido, sumado o cambiado. La ingeniería genética puede utilizarse para aprender más acerca de cómo funcionan las células y los genes, para desarrollar mejores tratamientos para las enfermedades, desarrollar moléculas biológicas valiosas —como hormonas y vacunas— y para mejorar animales y plantas para la agricultura.

Una herramienta esencial de la ingeniería genética es el **ADN recombinante**, que es un ADN que fue modificado para llevar genes o segmentos de genes provenientes de otros organismos. Es posible producir grandes cantidades de ADN recombinante en bacterias, virus o levaduras, que luego se transfieren a otras especies. Las plantas y animales que expresan ADN modificado o derivado de otras especies se llaman **organismos transgénicos** o **genéticamente modificados (OGM)**.

La biotecnología moderna incluye numerosos métodos para la manipulación del ADN, ya sea que se introduzca o no el ADN de manera subsecuente en una célula u organismo. Por ejemplo, determinar la secuencia de nucleótidos de segmentos específicos de ADN es fundamental para la ciencia forense, para el diagnóstico de los trastornos hereditarios y para estudios de las relaciones evolutivas entre organismos.

En este capítulo veremos un panorama general de la biotecnología moderna, haciendo énfasis en sus aplicaciones y su impacto en la sociedad, y describiremos brevemente algunos de los métodos más importantes empleados en tales aplicaciones. Organizaremos la discusión en torno a cinco temas principales: (1) los mecanismos del ADN que se encuentran en la naturaleza; (2) la biotecnología en las técnicas forenses de la investigación criminal, principalmente la comparación del ADN; (3) la biotecnología de la agricultura y ganadería, específicamente, la producción de plantas y animales transgénicos; (4) el Proyecto del Genoma Humano y sus aplicaciones, y (5) la biotecnología en la medicina, centrada en el diagnóstico y el tratamiento de trastornos hereditarios.

13.2 ¿CÓMO SE RECOMBINA EL ADN EN LA NATURALEZA?

Casi todos piensan que la composición genética de una especie es constante, salvo por alguna mutación ocasional; sin embargo,

la realidad genética es mucho más cambiante. Muchos procesos naturales pueden transferir ADN de un organismo a otro, a veces incluso a un organismo de otra especie.

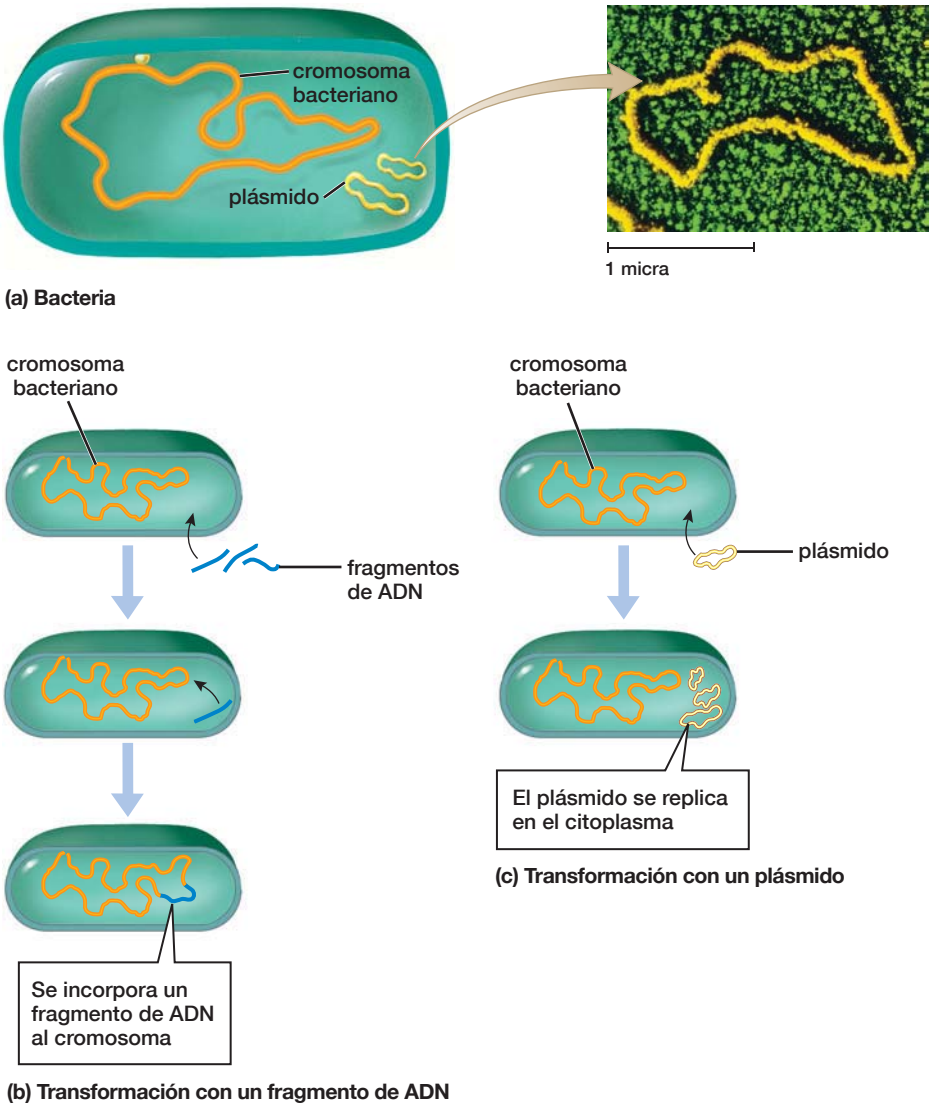
La reproducción sexual recombina el ADN

Como vimos en el capítulo 9, los cromosomas homólogos intercambian ADN por entrecruzamiento en la meiosis I. El resultado es que cada cromosoma de un gameto contiene una mezcla de alelos de dos cromosomas originales. Así, cada óvulo y espermatozoide contiene ADN recombinante, derivado de los dos padres. Cuando un espermatozoide fecunda un óvulo, los descendientes contienen también ADN recombinante.

La transformación puede combinar el ADN de distintas especies de bacterias

Las bacterias pueden pasar por varios tipos de recombinación por los que los genes se transfieren entre especies (FIGURA 13-1). En la **transformación**, las bacterias toman segmentos de ADN del ambiente (FIGURA 13-1b). El ADN puede ser parte del cromosoma de otra bacteria, incluso de otra especie. La transformación ocurre también cuando bacterias captan diminutas moléculas circulares de ADN llamadas **plásmidos** (FIGURA 13-1c). Muchas especies de bacterias tienen plásmidos que van de mil a 100 mil nucleótidos. En comparación, el cromosoma de *E. coli* tiene alrededor de cuatro millones 600 mil nucleótidos. Una bacteria sola puede contener docenas o cientos de copias de un plásmido. Cuando la bacteria muere, pasan al ambiente estos plásmidos, donde son captados por otras bacterias de la misma especie o de una diferente. Además, las bacterias vivas pueden transmitir plásmidos directamente a otras bacterias vivas. También llega a ocurrir que se transfieran plásmidos de bacterias a levaduras, con lo que genes de células procariontes pasan a una célula eucarionte.

¿Para qué sirven los plásmidos? El cromosoma de una bacteria contiene todos los genes que necesita la célula para sobrevivir; sin embargo, los genes que llevan los plásmidos podrían permitir a la bacteria desarrollarse en nuevos ambientes. Algunos plásmidos contienen genes que permiten a las bacterias metabolizar fuentes de energía inusuales, como el petróleo. Otros plásmidos contienen genes que permiten a las bacterias crecer entre antibióticos, como la penicilina. En ambientes donde el uso de antibióticos es alto, particularmente los hospitales, las bacterias que portan plásmidos resistentes a antibióticos pueden pro-



▶ FIGURA 13-1 **Transformación en las bacterias** **(a)** Además de su cromosoma circular largo, las bacterias poseen anillos de ADN llamados plásmidos, que llevan genes útiles adicionales. La transformación ocurre cuando bacterias vivas captan **(b)** fragmentos de cromosomas o **(c)** plásmidos.

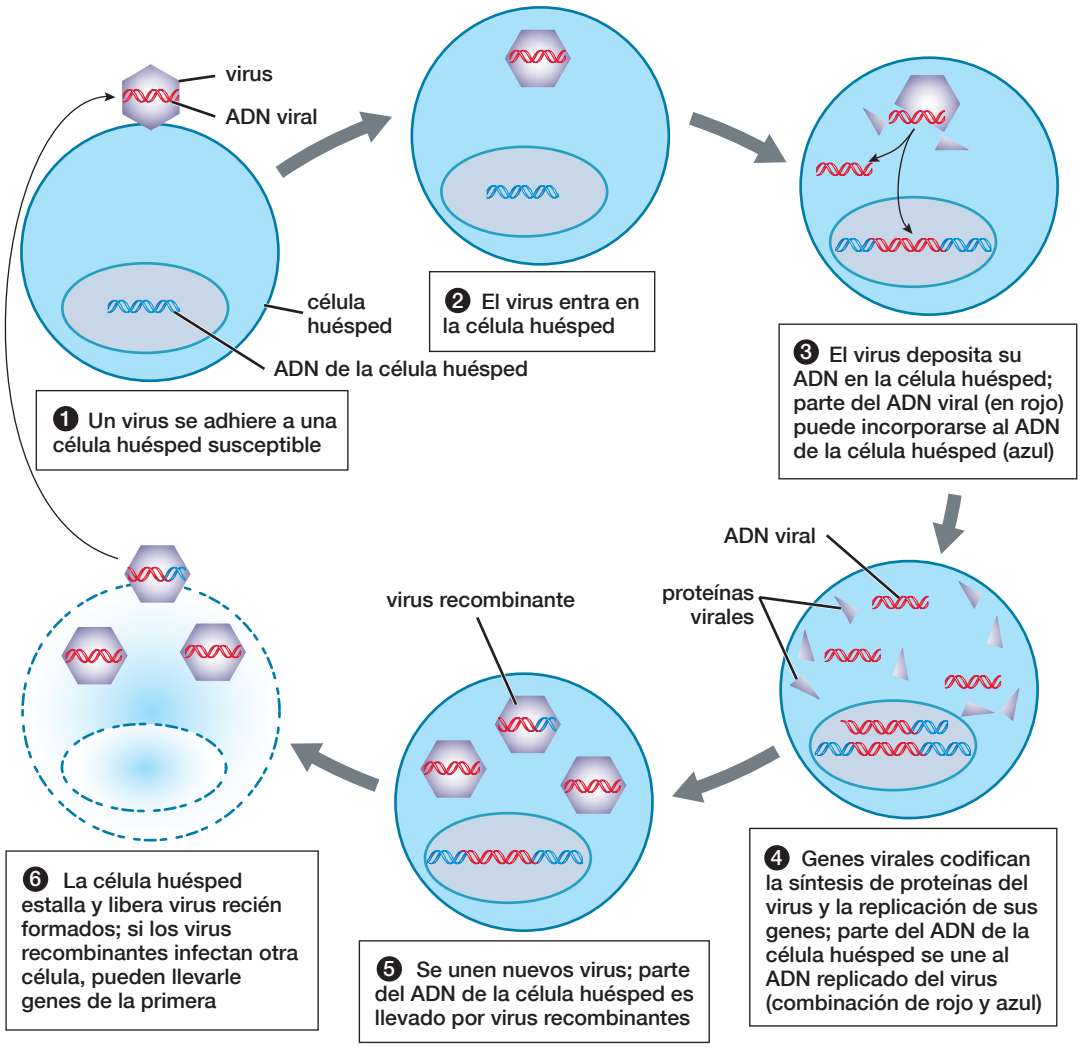
pagarse rápidamente entre pacientes y personal médico, con lo que las infecciones resistentes a los antibióticos se convierten en un problema grave.

Los virus pueden transferir ADN entre especies

Los virus, que son poco más que material genético envuelto en una capa de proteínas, sólo pueden reproducirse dentro de las células. Un virus se une a moléculas específicas en la superficie de una célula huésped adecuada (FIGURA 13-2 ❶). El virus de la rabia, por ejemplo, se une a los receptores de las células musculares con las que el sistema nervioso estimula la contracción de los músculos. Tanto el VIH (el virus del sida) como los virus del resfriado se unen a moléculas que participan en la respuesta inmunitaria a una infección. Normalmente, los virus entran en el citoplasma de la célula (FIGURA 13-2 ❷), donde liberan su material genético (FIGURA 13-2 ❸). Incapaz de distinguir qué información genética es la suya y cuál es la del virus, la célula huésped replica el material genético (ADN o a veces ARN) y sintetiza proteínas virales (FIGURA 13-2 ❹). Los genes replicados y las proteínas virales se unen en la célula (FIGURA 13-2 ❺) y forman nuevos virus que salen e infectan nuevas células (FIGURA 13-2 ❻).

Algunos virus pueden transferir genes de un organismo a otro. En estos casos, el ADN se inserta en uno de los cromosomas de la célula huésped (*véase* la figura 13-2 ❸). El ADN viral puede quedar ahí días, meses o aun años. Cada vez que la célula se divide, replica el ADN viral junto con su propio ADN. Cuando se producen los nuevos virus, algunos de los genes de la célula huésped se unen al ADN del virus. Si estos virus recombinantes infectan otra célula e insertan su ADN en los cromosomas de la nueva célula huésped, también introducirán segmentos del ADN de la célula anterior.

La mayor parte de los virus infectan y se replican únicamente en las células de ciertas especies de bacterias, animales o plantas. Por tanto, la mayor parte del tiempo, los virus trasladan el ADN del huésped entre diferentes organismos de una misma especie o de una muy relacionada. Sin embargo, algunos virus pueden infectar especies distantes; por ejemplo, la influenza infecta aves, cerdos y seres humanos. La transferencia de genes entre virus que infectan varias especies puede producir virus recombinados extremadamente letales. Así pasó en 1957 y en 1968, cuando la recombinación de virus de la gripe aviar y la gripe humana produjo epidemias mundiales que causaron la muerte de cientos de miles de personas.


virus
ADN viral
célula huésped
ADN de la célula huésped
❶ Un virus se adhiere a una célula huésped susceptible
❷ El virus entra en la célula huésped
❸ El virus deposita su ADN en la célula huésped; parte del ADN viral (en rojo) puede incorporarse al ADN de la célula huésped (azul)
ADN viral
proteínas virales
❹ Genes virales codifican la síntesis de proteínas del virus y la replicación de sus genes; parte del ADN de la célula huésped se une al ADN replicado del virus (combinación de rojo y azul)
virus recombinante
❺ Se unen nuevos virus; parte del ADN de la célula huésped es llevado por virus recombinantes
❻ La célula huésped estalla y libera virus recién formados; si los virus recombinantes infectan otra célula, pueden llevarle genes de la primera

▲ **FIGURA 13-2 Ciclo de vida de un virus común** En algunos casos, las infecciones virales pueden transferir ADN de una célula huésped a otra.

13.3 ¿CÓMO SE USA LA BIOTECNOLOGÍA EN LA CIENCIA FORENSE?

Las aplicaciones de la biotecnología del ADN varían según los objetivos de quienes las utilizan. Los científicos forenses necesitan identificar a víctimas de delincuentes, las empresas de biotecnología tienen que detectar genes específicos e insertarlos en organismos como bacterias, ganado o granos, y las empresas biomédicas y los médicos requieren detectar alelos defectuosos e, idealmente, concebir los medios para repararlos o insertar en sus pacientes alelos de funcionamiento normal. Comenzaremos por describir algunos métodos comunes para la manipulación del ADN tomando como ejemplo su aplicación al análisis forense del ADN. Posteriormente describiremos cómo se aplica la biotecnología en la agricultura y la medicina.

La reacción en cadena de la polimerasa amplifica el ADN

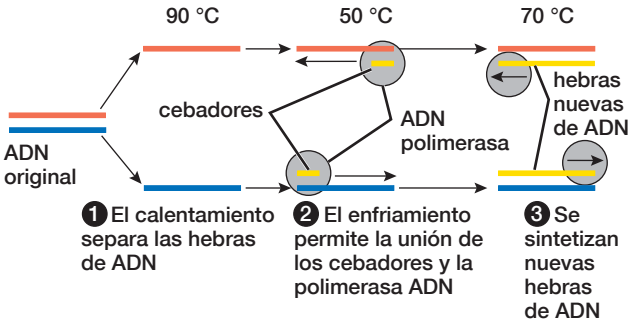
La **reacción en cadena de la polimerasa (RCP)**, desarrollada por Kary Mullis de la Cetus Corporation en 1986, puede usarse para producir cantidades ilimitadas de copias de segmentos seleccionados de ADN. Además, la RCP puede usarse para amplificar ciertos segmentos del ADN. La RCP es tan importante para la biología molecular que Mullis recibió el premio Nobel de química en 1993. Veamos cómo la RCP amplifica una secuencia especifica de ADN.

Cuando explicamos la replicación del ADN en el capítulo 11, omitimos parte de su complejidad real. Una de las cosas que no discutimos es crucial para la RCP: por sí misma, la ADN polimerasa no sabe dónde empezar a copiar una hebra de ADN. Cuando se desenrolla la doble hélice de ADN, las enzimas ponen primero en cada hebra un pequeño segmento de ARN complementario, llamado "iniciador" o "cebador". La ADN polimerasa reconoce esta región "cebadora" o "iniciadora" del ARN como el lugar para comenzar a replicar el resto de la hebra del ADN.

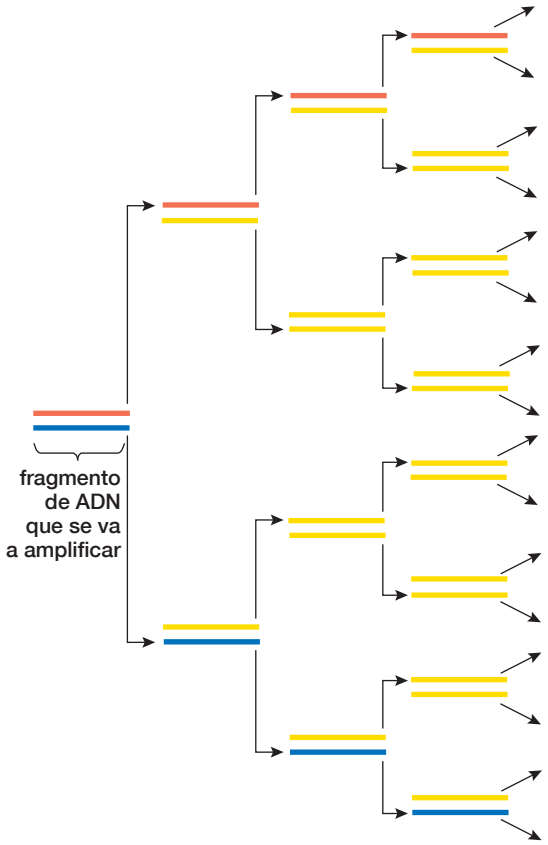
La RCP utiliza cebadores artificiales hechos de ADN. Para copiar un segmento específico de ADN, la RCP necesita dos cebadores de ARN, que son complementarios de las dos hebras del segmento de ADN. Un cebador es complementario de la otra hebra. Por tanto, al menos esta parte de la secuencia del ADN que interesa debe conocerse. Los cebadores de ARN para la RCP se elaboran en un sintetizador de ADN, una máquina que puede ser programada para hacer secciones cortas de ADN con cualquier secuencia deseada de nucleótidos. La ADN polimerasa reconoce estos cebadores de ARN como las secuencias de nucleótidos donde debe iniciar la replicación.

En un pequeño tubo de ensayo, el ADN se mezcla con los cebadores, nucleótidos libres y una ADN polimerasa especial que opera a las altas temperaturas utilizadas en la RCP (esta ADN polimerasa fue aislada por primera vez en microbios que viven en géiser; *véase* la sección "Investigación científica: Géiseres y ciencia"). La RCP consiste en los siguientes pasos (**FIGURA 13-3**):

1. El tubo de ensayo se calienta entre 90 y 95 °C (**FIGURA 13-3a** ❶). Las temperaturas elevadas rompen los enlaces por puente de hidrógeno entre las bases complementarias, separando al ADN en hebras simples.
2. La temperatura se reduce aproximadamente a 50 °C (**FIGURA 13-3a** ❷), lo que permite a los dos cebadores formar


90 °C
50 °C
70 °C
cebadores
ADN polimerasa
hebras nuevas de ADN
ADN original
❶ El calentamiento separa las hebras de ADN
❷ El enfriamiento permite la unión de los cebadores y la polimerasa ADN
❸ Se sintetizan nuevas hebras de ADN

(a) Un ciclo de la RCP



ciclos de la RCP	1	2	3	4	etc.
copias de ADN	1	2	4	8	16 etc.

(b) Cada ciclo de la RCP replica el número de copias del ADN

▲ FIGURA 13-3 La RCP copia una secuencia específica de ADN **(a)** La reacción en cadena de la polimerasa consta de un ciclo de calentar, enfriar y entibiar que se repite de 30 a 40 veces. **(b)** Cada ciclo replica la cantidad del ADN deseado. Después de poco más de 30 ciclos, se han sintetizado mil millones de copias del ADN.

PREGUNTA ¿Por qué crees que la reacción se calienta a 70 °C para la síntesis del ADN [parte (a) de la figura]? *Pista*: piensa en las condiciones de vida normales del *Thermus aquaticus* (*véase* la sección "Investigación científica: Géiseres y ciencia"). ¿Te parece que la ADN polimerasa funcionaría más rápido a 50 o a 70 °C?

Investigación científica

Géiseres y ciencia

En un géiser, como los que se encuentran en el Parque Nacional de Yellowstone en Estados Unidos, el agua literalmente brota hirviendo del suelo y se enfría gradualmente a medida que fluye al arroyo más próximo (FIGURA E13-1). Quizá te parezca que el agua de estos géiseres debe ser inerte, ya que está hirviendo y con frecuencia contiene metales venenosos (como compuestos de azufre). Sin embargo, un examen minucioso revela una diversidad de microorganismos, cada uno adaptado a una zona con diferente temperatura en el géiser. En 1966, en un géiser de Yellowstone, Thomas Brock de la University of Wisconsin (Universidad de Wisconsin) descubrió el *Thermus aquaticus*, una bacteria que vive en agua caliente como a 80 °C.

Cuando Kary Mullis desarrolló por primera vez la reacción en cadena de la polimerasa, se topó con una importante dificultad técnica. La solución de ADN debe calentarse casi hasta hervir para separar la doble hélice en hebras individuales; luego, debía enfriarla para que la ADN polimerasa pudiera sintetizar nuevo ADN, y este proceso tenía que repetirse una y otra vez. El ADN polimerasa "ordinaria", como casi todas las proteínas, se desnaturaliza, es decir, se arruina con las temperaturas elevadas. Por tanto, había que agregar nuevo ADN polimerasa después de cada ciclo de calor, lo cual era costoso y requería mucho trabajo. *Thermus aquaticus* apareció. Como otros organismos, replica su ADN cuando se reproduce, pero como vive en géiseres, tiene un ADN polimerasa particularmente resistente al calor. Cuando el ADN polimerasa del *T. aquaticus* se usa en la RCP, sólo tiene que agregarse a la solución de ADN una sola vez, al comienzo de la reacción.

▲ **FIGURA E13-1 Thomas Brock examina el hongo del géiser** Los colores del géiser resultan de los minerales disueltos en el agua y de varias formas de microbios que viven a diferentes temperaturas.

pares de bases complementarias con las hebras originales de ADN.

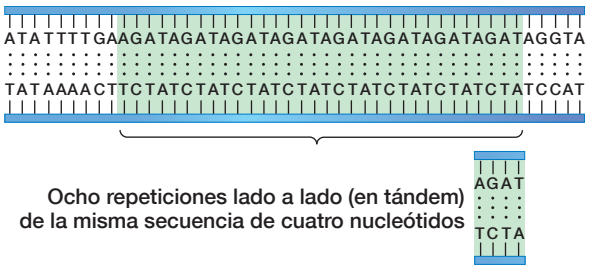
3. La temperatura se eleva a entre 70 y 72 °C (FIGURA 13-3a ❸). La ADN polimerasa usa los nucleótidos libres para elaborar copias del segmento del ADN acotado por los cebadores.
4. El ciclo se repite, normalmente de 30 a 40 veces, hasta que se hayan terminado los reactantes.

La RCP sintetiza ADN en progresión geométrica (1 → 2 → 4 → 8, etc.), de modo que 20 ciclos de RCP hacen alrededor de un millón de copias y poco más de 30 ciclos dan mil millones (FIGURA 13-3b). Cada ciclo tarda pocos minutos, así que la RCP puede producir miles de millones de réplicas de un segmento de ADN en una tarde, partiendo —si fuera necesario— de una única molécula de ADN. En ese momento, el ADN está disponible para fines forenses, de clonación, de reproducción de organismos transgénicos y muchos otros propósitos de la biotecnología.

Diferencias en las repeticiones cortas en tándem sirven para identificar a los individuos por su ADN

En muchas investigaciones criminales se usa una RCP para amplificar el ADN y tener suficiente para comparar el que quedó en la escena del crimen con el ADN del sospechoso. ¿Cómo se hace esta comparación? Después de años de arduo trabajo, los expertos forenses descubrieron que es posible tomar pequeños segmentos repetidos de ADN, llamados **repeticiones cortas en tándem (RCT)**, para identificar con sorprendente exactitud a las personas.

Quizá sirva pensar en las RCT como en genes muy cortos y tartamudos (FIGURA 13-4). Cada RCT es *corto* (consta de dos o tres nucleótidos), *repetido* (hasta 50 veces) y en *tándem* (las repeticiones se colocan lado a lado). Como con cualquier gen, las personas tienen diferentes alelos de las RCT. En el caso de una RCT, cada alelo tiene simplemente un número diferente de repeticiones de los mismos nucleótidos. En Estados Unidos, el Department of Justice (Departamento de Justicia) estableció un parámetro fijo de 13 RCT distintas, cada una con repeticiones de cuatro nucleótidos, para identificar individuos con muestras de ADN. En el mundo, diferentes personas tienen entre cinco y 38 repeticiones de una RCT. Como veremos, el análisis de las RCT es muy simple, lo que lo hace ideal para uso forense.



▲ **FIGURA 13-4 Las repeticiones cortas en tándem son comunes en las regiones no codificadas del ADN** Esta RCT contiene la secuencia AGAT, repetida de siete a 15 veces en diferentes individuos.

Estudio de caso continuación

¿Culpable o inocente?

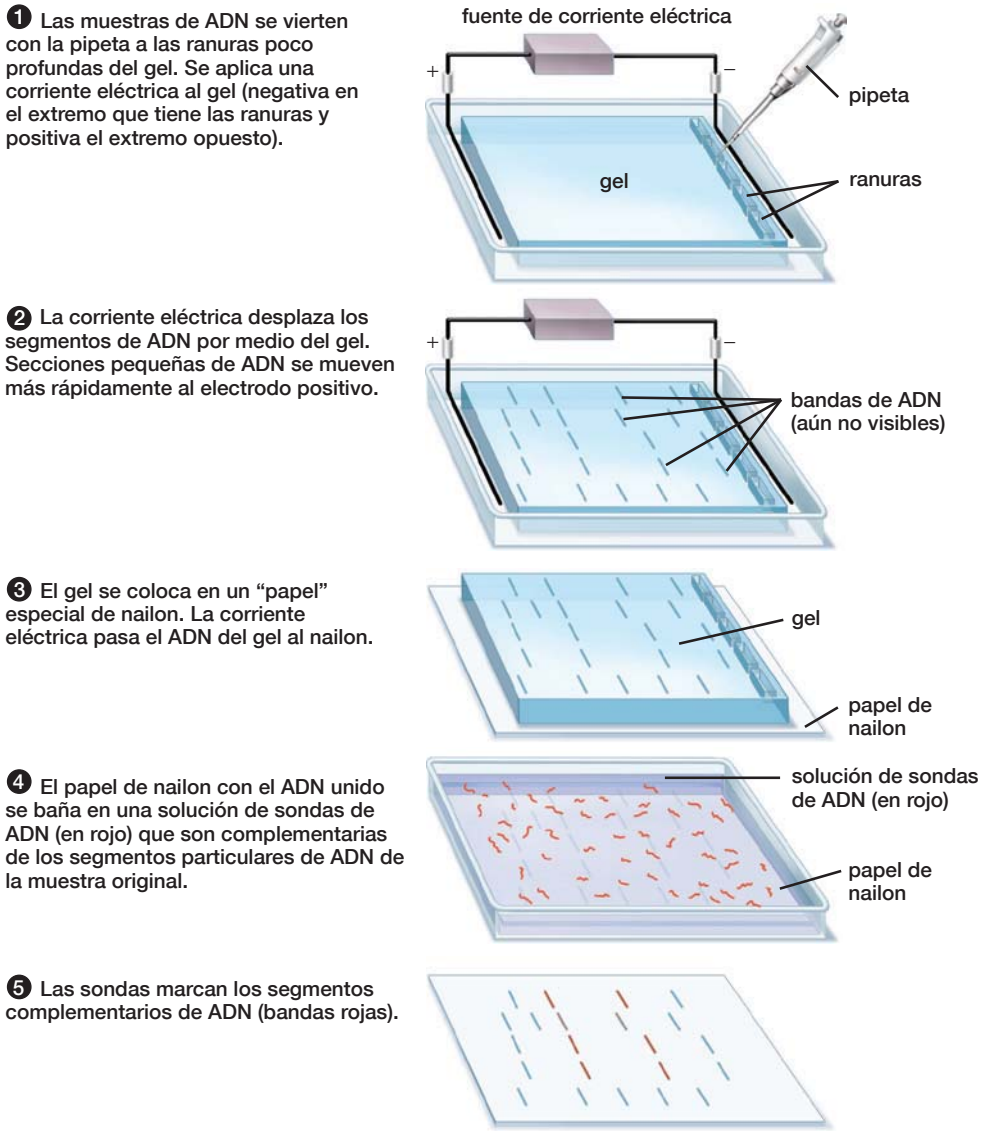
Cuando un estudiante de derecho localizó muestras de semen en el caso de Dennis Maher, el equipo del Proyecto Inocencia tuvo que averiguar si las muestras tomadas de las víctimas de violación provenían de Maher. Por fortuna, el ADN no se degrada muy pronto, así que incluso muestras viejas de ADN, como las del caso de Maher, tienen RCT que están prácticamente intactas. En primer lugar, técnicos de laboratorio amplificaron el ADN con RCT para tener suficiente material qué analizar. Entonces pudieron determinar si el ADN de las muestras de semen correspondía al ADN de Maher.

Los laboratorios forenses usan cebadores de RCP que amplifican únicamente las RCT y el ADN que están en el entorno inmediato. Como los alelos de las RCT varían en cuanto a las veces que se repiten, también tienen tamaño diferente, un alelo de RCT con muchas repeticiones es más largo que uno con pocas. Por tanto, un laboratorio forense tiene que identificar cada una de las RCT en una muestra de ADN y luego determinar su tamaño para averiguar qué alelos están en la muestra.

Los laboratorios forenses modernos usan máquinas sofisticadas y costosas para determinar cuántas repeticiones de cada RCT contienen sus muestras. Sin embargo, todas estas máquinas se basan en dos métodos que se aplican en los laboratorios de biología molecular de todo el mundo: primero, separan los segmentos de ADN por tamaño y luego etiquetan los segmentos de ADN específicos correspondientes.

La electroforesis en gel separa segmentos de ADN

Una mezcla de segmentos de ADN se separa mediante una técnica llamada **electroforesis en gel** (FIGURA 13-5). En primer lugar, un técnico de laboratorio vierte la mezcla de ADN en pequeñas ranuras (pozos) poco profundas, en una losa de agarosa, un carbohidrato purificado de ciertos tipos de algas marinas (FIGURA 13-5 ❶). La agarosa es un material que puede formar


❶ Las muestras de ADN se vierten con la pipeta a las ranuras poco profundas del gel. Se aplica una corriente eléctrica al gel (negativa en el extremo que tiene las ranuras y positiva el extremo opuesto).
fuente de corriente eléctrica
+
−
pipeta
gel
ranuras
❷ La corriente eléctrica desplaza los segmentos de ADN por medio del gel. Secciones pequeñas de ADN se mueven más rápidamente al electrodo positivo.
+
−
bandas de ADN (aún no visibles)
❸ El gel se coloca en un "papel" especial de nailon. La corriente eléctrica pasa el ADN del gel al nailon.
gel
papel de nailon
❹ El papel de nailon con el ADN unido se baña en una solución de sondas de ADN (en rojo) que son complementarias de los segmentos particulares de ADN de la muestra original.
solución de sondas de ADN (en rojo)
papel de nailon
❺ Las sondas marcan los segmentos complementarios de ADN (bandas rojas).

▲ FIGURA 13-5 **Electroforesis en gel y sondas marcadas con ADN separan e identifican segmentos de ADN**

un gel, que es una malla de fibras con orificios de diversos tamaños entre ellas. El gel se introduce en una cámara con electrodos conectados a cada extremo. Un electrodo positivo y el otro negativo, por tanto, la corriente fluye entre ellos a través del gel. ¿Cómo se separan los segmentos de ADN? Recuerda que los grupos fosfato de las columnas de ADN tienen una carga negativa. Cuando la corriente eléctrica fluye por el gel, los fragmentos de ADN de carga negativa se mueven hacia el electrodo de carga positiva. Como los fragmentos más pequeños se mueven por los orificios del gel con mayor facilidad que los grandes, avanzan con mayor rapidez hacia el electrodo positivo. Eventualmente, los fragmentos de ADN se separan según su tamaño formando bandas distintas en el gel (FIGURA 13-5 ❷).

Las sondas de ADN se utilizan para identificar secuencias específicas de nucleótidos

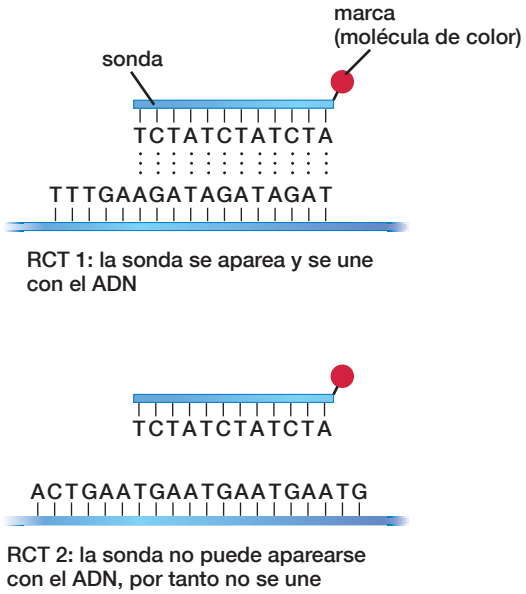
Desafortunadamente, las bandas de ADN son invisibles. Hay varias opciones para teñir el ADN, pero no son muy útiles para las técnicas forenses o médicas. ¿Por qué no? Porque puede haber varios fragmentos de ADN de aproximadamente el mismo tamaño; por ejemplo, cinco o seis RCT con el mismo número de repeticiones podrían estar entremezcladas en la misma banda. ¿Cómo identifica el técnico una RCT *específica*? Bueno, ¿cómo identifica la *naturaleza* las secuencias del ADN? ¡Correcto, formando pares de bases!

Cuando se termina la técnica de electroforesis en gel, el técnico transfiere los segmentos de ADN a una mezcla de compuestos químicos que separan las dobles hélices en hebras individuales de ADN. Estas hebras de ADN se llevan del gel a un papel hecho de nailon (FIGURA 13-5 ❸). Como las muestras de ADN son ahora segmentos de hebras individuales llamadas **sondas de ADN**, pueden emparejarse con fragmentos específicos de ADN de la muestra. Las sondas de ADN son segmentos cortos de hebras individuales de ADN que son complementarias a la secuencia de nucleótidos de una RCT (o de cualquier otro ADN de interés en el gel). Las sondas de ADN se marcan o etiquetan mediante radiactividad o agregándoles moléculas de colores que las tiñen. Por tanto, una sonda de ADN dada etiquetará ciertas secuencias de ADN, pero no otras (FIGURA 13-6).

Para visualizar una RCT, el papel se baña en una solución con una sonda de ADN específica que se aparea con las bases y se une sólo a esa RTC en particular, haciéndola visible (FIGURA 13-5 ❹). Las sondas ADN sobrantes se enjuagan del papel. Como resultado, la sonda de ADN muestra por dónde pasó esa RTC específica en el gel (FIGURA 13-5 ❺). (Marcar o etiquetar los fragmentos de ADN con radiactividad o con sondas de ADN coloreadas es el procedimiento estándar de la mayoría de las aplicaciones de investigación. Ahora bien, en las aplicaciones forenses modernas, las RCT se marcan directamente con moléculas de colorantes durante la reacción en cadena de la polimerasa; por tanto, las RCT son visibles de inmediato en el gel y no es necesario teñirlas con sondas de ADN.)

Personas sin parentesco nunca tienen perfiles de ADN idénticos

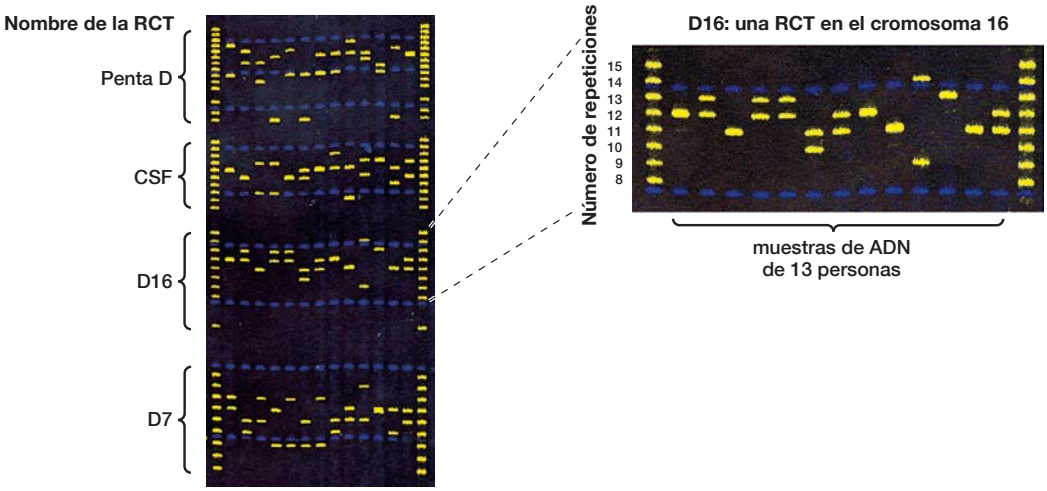
Las muestras de ADN que se corrieron en gel de RCT producen un diseño llamado **perfil de ADN** (FIGURA 13-7). La posición de las bandas en el gel queda determinada por el número de repeticiones de cada alelo de RCT. Si se analizan las mismas RCT, una muestra concreta de ADN producirá el mismo perfil todas las veces.


marca
(molécula de color)
sonda
TCTATCTATCTA
TTTGAAGATAGATAGAT
RCT 1: la sonda se aparea y se une con el ADN
TCTATCTATCTA
ACTGAATGAATGAATGAATG
RCT 2: la sonda no puede aparearse con el ADN, por tanto no se une

▲ **FIGURA 13-6 Las sondas de ADN unen pares con secuencias complementarias de ADN** Se identifica una sección corta de una hebra de ADN con una molécula de color (círculo rojo). Este ADN señalado se aparea con una hebra objetivo de ADN con una secuencia de bases complementarias (arriba), pero no con una hebra no complementaria (abajo).

¿Qué nos revela un perfil de ADN? Como con cualquier gen, toda persona tiene dos alelos de cada RCT, uno en cada cromosoma homólogo. Los dos alelos de un RCT dado pueden tener el mismo número de repeticiones (la persona sería homocigota para ese gen RCT) o un número diferente (la persona sería heterocigota). Por ejemplo, en el aumento de la RCT D16 del lado derecho de la figura 13-7, el ADN de la primera persona tiene una banda única con 12 repeticiones (esta persona es homocigota respecto de la RCT D16), pero el ADN de la segunda persona tiene dos bandas, en las repeticiones 13 y 12 (esta persona es heterocigota para la RTC D16). Si te fijas en todas las muestras de ADN de la figura 13-7, verás que, aunque el ADN de algunas personas tiene las mismas repeticiones en alguna de las RCT (por ejemplo, las muestras cuarta y quinta de D16), el ADN de ninguna tiene las mismas repeticiones en las cuatro RCT.

Recuerda que en Estados Unidos se aplica una norma fija de 13 RCT para la identificación por ADN. Una correspondencia perfecta de perfiles de ADN significaría que los dos alelos de las 13 RCT fueran idénticos entre el ADN de la escena del crimen y el ADN del sospechoso. ¿Qué tan concluyente es la comparación de ADN? Una concordancia perfecta de ambos alelos en las 13 RCT significa que hay mucho menos de una probabilidad entre un billón de que dos muestras de ADN coincidan por pura casualidad. Por complejos razonamientos estadísticos, tal vez existan algunas personas en el mundo que, sin estar emparentadas, tengan el mismo perfil de ADN, pero las probabilidades son extremadamente bajas de que se identifique de forma equivocada a un posible sospechoso en un caso criminal. Por último, una falta de correspondencia entre los perfiles de ADN es prueba absoluta de que dos muestras no tienen el mismo origen. En el caso Maher, cuando los perfiles de ADN mostraron que los alelos de RCT del semen no correspondían a Maher, quedó descartado como el autor de los delitos.



▲ **FIGURA 13-7 Perfiles de ADN** La longitud de repeticiones cortas en tándem del ADN forma diseños característicos en un gel. Este gel muestra cuatro RCT (Penta D, CSF, D16, etc.). Las columnas de bandas amarillas espaciadas uniformemente a los lados izquierdo y derecho del gel muestran el número de repeticiones de las RCT individuales. Se corrieron las muestras de ADN de 13 personas diferentes entre estos estándares, lo que da por resultado una o dos bandas amarillas en cada línea vertical. La posición de cada banda corresponde al número de repeticiones en ese alelo RCT (más repeticiones equivale a tener más nucleótidos, lo cual significa que el alelo es más grande). (Foto por cortesía de la doctora Margaret Kline, National Institute of Standards and Technology (Instituto Nacional de Estándares y Tecnología).

PREGUNTA En cualquier persona, una RCT tiene siempre una o dos bandas. ¿Por qué? Asimismo, las bandas únicas son siempre dos veces más brillantes que cada banda de un par. Por ejemplo, en la RCT D16 de la derecha, las bandas únicas de las muestras primera y tercera de ADN son dos veces más brillantes que los pares de bandas de la segunda, cuarta y quinta muestra. ¿Por qué?

En Estados Unidos, todo el que sea acusado de ciertos delitos como asalto, allanamiento, intento de homicidio, debe entregar una muestra de sangre. Empleando el arreglo estándar de RCT, los técnicos determinan el perfil de ADN del delincuente y codifican los resultados como el número de repeticiones de cada RCT. El perfil se deposita en expedientes electrónicos de una dependencia estatal o en el FBI [en el programa de televisión *CSI* y otros programas de detectives, cuando los actores se refieren al "CODIS" (acrónimo de *Combined DNA Index System*), hablan del "sistema indicador de ADN combinado", una base de datos de ADN resguardada en las computadoras del FBI]. Como todos los laboratorios forenses usan las mismas 13 RCT, las computadoras pueden determinar fácilmente si el ADN que se encontró en otra escena del crimen —incluso años antes (o después de que el delincuente haya sido encarcelado)— concuerda con alguno de los perfiles guardados en la base de datos CODIS. Si las RCT concuerdan, son abrumadoras las posibilidades de que el ADN recogido en la escena del crimen haya sido dejado por la persona con el perfil correspondiente. A veces, años después, un perfil nuevo concuerda con un perfil archivado y se aclara un caso sin resolver "caso cerrado" (*véase* el apartado "Estudio de caso otro vistazo" al final del capítulo).

Estudio de caso continuación

¿Culpable o inocente?

Si eres un espectador aficionado a *CSI*, puedes haber escuchado que un investigador dice que un padre y su hijo tienen "siete alelos en común". Sin embargo, cada persona tiene dos alelos de cada uno de los 13 locus RCT utilizados en Estados Unidos, un alelo en cada locus heredado de la madre, el otro alelo heredado del padre. Además, aún las personas sin parentesco suelen tener algunos de los mismos RCT (*véase* figura 13-7). Así que ¿cuántos alelos debe compartir un padre con su hijo? La respuesta, por supuesto, es al menos 13, y no solamente siete.

13.4 ¿CÓMO SE USA LA BIOTECNOLOGÍA EN LA AGRICULTURA?

Los objetivos principales de la agricultura son cultivar la mayor cantidad de alimentos con el menor gasto posible y con el mínimo de pérdidas por plagas, como insectos y malezas. Muchos agricultores y productores de semillas han recurrido a la biotecnología para alcanzar sus objetivos. Sin embargo, mucha gente opina que los riesgos que presentan los alimentos genéticamente modificados a la salud humana y al ambiente no valen los beneficios. Examinaremos esta controversia en la sección 13.7.

Muchos cultivos están modificados genéticamente

En la actualidad, casi todos los organismos genéticamente modificados de la agricultura son plantas. Según el U.S. Department of Agriculture (USDA, Departamento de Agricultura de Estados Unidos), en 2008 alrededor de 80% del maíz, 86% del algodón y 92% de la soya cultivados en ese país fueron transgénicos; es decir, contenían genes de otras especies (**Tabla 13-1**). En todo el mundo, más de 113 millones de hectáreas de tierras se plantaron con granos transgénicos en 2007, lo que representó un aumento de 40% en apenas tres años.

Tabla 13-1 Cultivos de ingeniería genética con aprobación del Departamento de Agricultura de Estados Unidos

Rasgo de ingeniería genética	Posible ventaja	Ejemplos de cultivos de bioingeniería con aprobación en Estados Unidos
Resistencia a herbicidas	La aplicación de herbicidas mata la maleza pero no a las plantas de cultivo, lo que produce mayor rendimiento de los cultivos	Remolacha, canola, maíz, algodón, lino, papa, arroz, soya, tomate
Resistencia a plagas	Las plantas de cultivo sufren menos daños de insectos, lo que produce mayor rendimiento de los cultivos	Maíz, algodón, papa, arroz, soya
Resistencia a enfermedades	Las plantas son menos proclives a infección de virus, bacterias y hongos, lo que produce mayor rendimiento de los cultivos	Papaya, papa, calabaza
Estéril	Las plantas transgénicas no se cruzan con las variedades silvestres, de modo que son más seguras para el ambiente y más productivas en el sentido económico para las compañías de semillas que las producen	Achicoria, maíz
Contenido de aceite alterado	Pueden hacerse aceites más sanos para el consumo humano o semejantes a los aceites más caros (como el aceite de palma o de coco)	Canola, soya
Maduración alterada	Es más fácil embarcar los frutos con menos daño, lo que produce mayores utilidades a los agricultores	Tomate

Por lo común, los cultivos se modifican para aumentar su resistencia a insectos o herbicidas. Muchos herbicidas eliminan a las plantas al inhibir una enzima que éstas utilizan, así como los hongos y algunas bacterias —pero no los animales— para sintetizar aminoácidos como tirosina, triptófano y fenilalanina. Sin estos aminoácidos, las plantas no pueden sintetizar proteínas y mueren. A muchos cultivos transgénicos resistentes a los herbicidas se les ha incorporado un gen bacteriano que codifica una enzima que funciona incluso en presencia de estos tóxicos, así las plantas siguen sintetizando las cantidades normales de aminoácidos y proteínas. Con los cultivos resistentes a los herbicidas, los agricultores pueden eliminar la maleza sin dañar su cultivo. Al disminuir la competencia de la maleza, hay más agua de riego, nutrimentos y luz solar para los cultivos, logrando así cosechas más abundantes.

La resistencia a los insectos que poseen muchos cultivos se refuerza incorporándoles un gen llamado *Bt*, por la bacteria *Bacillus thuringiensis*. La proteína codificada por el gen *Bt* daña el sistema digestivo de los insectos, pero no de los mamíferos. Los cultivos transgénicos *Bt* sufren mucho menor daño por los insectos (**FIGURA 13-8**) que los cultivos comunes, así que los agricultores pueden emplear menos insecticidas a sus campos.

▲ **FIGURA 13-8 Las plantas *Bt* resisten el ataque de los insectos** Las plantas de algodón transgénicas que expresan el gen *Bt* (derecha) resisten el ataque de gusanos que se comen las semillas. Por tanto, las plantas transgénicas producen mucho más algodón que las plantas que no son transgénicas (izquierda).

¿Cómo le haría una compañía de semillas para crear una planta transgénica? Vamos a examinar el proceso tomando como ejemplo las plantas *Bt* resistentes a los insectos.

El gen deseado se clona

Clonar un gen requiere cumplir dos tareas: (1) obtener el gen y (2) insertarlo en un plásmido para poder realizar enormes cantidades de copias del gen.

Se aplican dos métodos comunes para obtener un gen. Durante mucho tiempo, el único método práctico era aislar el gen del organismo que lo produce. Ahora, por medio de la biotecnología, es posible sintetizar el gen (o una versión modificada) en el laboratorio, mediante sintetizadores de ADN.

Una vez que se obtiene el gen, ¿por qué hay que insertarlo en un plásmido? Los plásmidos se replican cuando las bacterias se reproducen. Por tanto, cuando se inserta el gen deseado en un plásmido, el hecho de producir una cantidad enorme de copias suyas es tan simple como cultivar muchas bacterias. Insertar el gen en un plásmido facilita separarlo de las bacterias, logrando purificarlo parcialmente, para que no tenga ADN del cromosoma bacteriano. Finalmente, los plásmidos pueden ser asimilados por otras bacterias (lo cual es importante cuando se hacen plantas con *Bt* transgénicas) o inyectados directamente en los óvulos de animales.

¿Te has preguntado...?

si lo que comes está modificado genéticamente?

Además de lo obvio —tostadas de maíz, salsa de soya, aceite de cocina y margarina—, los productos del maíz y la soya se encuentran en una sorprendente variedad de alimentos. Por ejemplo, el jarabe de maíz es un ingrediente en alimentos tan diferentes como los refrescos, salsa cátsup y cereal integral; el almidón de maíz se encuentra en muchos artículos horneados. Según Grocery Manufacturers of America (Asociación de Fabricantes de Comestibles de Estados Unidos), alrededor de 70% de los alimentos del supermercado común tienen productos con cultivos genéticamente modificados (GM). Muchos países, incluyendo los de la Unión Europea, exigen que en las etiquetas se señalen los alimentos GM, pero la U.S. Food and Drug Administration (Administración de Alimentos y Fármacos de Estados Unidos) no lo hace, de modo que los consumidores de ese país no saben si un alimento contiene ingredientes GM con sólo mirar la etiqueta. Por tanto, salvo que hayas sido muy cauteloso, es probable que ya hayas comido alimentos GM.

Otro método común para hacer plantas transgénicas emplea la bacteria *Agrobacterium tumefaciens*, que puede infectar muchas especies de plantas. *A. tumefaciens* contiene un plásmido especializado llamado plásmido Ti (*tumor-inducing*, "inductor de tumores"). (Como su nombre lo indica, éstos causan tumores; sin embargo, los especialistas en biotecnología pueden nulificar los plásmidos Ti sacando los genes tumorales, de modo que los plásmidos se vuelvan inofensivos.) Cuando un *A. tumefaciens* infecta una célula vegetal, el plásmido Ti se inserta en uno de los cromosomas de esta célula. Posteriormente, cada vez que las células de la planta se dividen, replican también el ADN del plásmido Ti y lo heredan a todas las células descendientes. Otros plásmidos no se insertan en los cromosomas de la célula huésped, por lo que los genes de los plásmidos no siempre se transmiten fielmente a las células hijas cuando la célula original se divide.

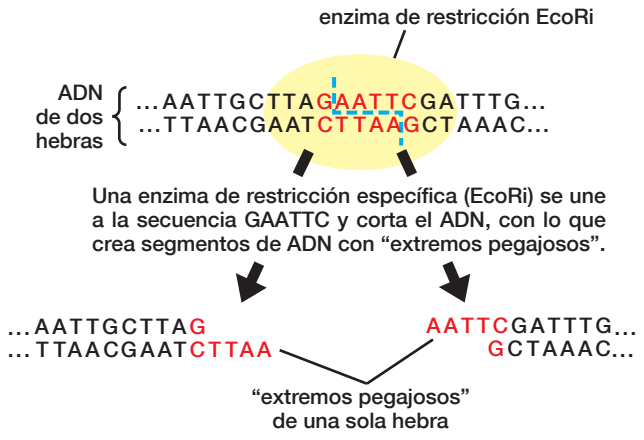
Para insertar un gen clonado en una célula vegetal, los especialistas en biotecnología deben primero insertar el gen en un plásmido Ti; luego, se transforman bacterias *A. tumefaciens* con el nuevo plásmido recombinante, infectan células vegetales con bacterias transformadas y, por último, se hacen plantas enteras a partir de estas células recombinantes, como describiremos a continuación.

Enzimas de restricción cortan el ADN en secuencias específicas de nucleótidos

Los genes se insertan en plásmidos por la acción de **enzimas de restricción** aisladas de una amplia variedad de bacterias. Cada enzima de restricción corta el ADN en una secuencia de nucleótidos específica. Muchas enzimas de restricción cortan "a través" de una doble hélice de ADN. Otras hacen un corte "escalonado", seccionando el ADN en lugares diferentes de las dos hebras, de modo que las secciones de una hebra individual cuelguen de los extremos del ADN. A estas secciones de hebra individual se les llama "extremos pegajosos", porque forman pares de bases con bases complementarias y se unen con otras secciones de una sola hebra de ADN (FIGURA 13-9).

Cortar dos secciones de ADN con la misma enzima de restricción permite unirlas

Para insertar el gen *Bt* en un plásmido Ti, la misma enzima de restricción se utiliza para cortar el ADN en cualquier lado del gen *Bt* y para abrir el ADN circular del plásmido Ti (FIGURA 13-10 ❶).


enzima de restricción EcoRi
ADN de dos hebras
...AATTGCTTAGAATTCGATTTG...
...TTAACGAATCTTAAGCTAAAC...
Una enzima de restricción específica (EcoRi) se une a la secuencia GAATTC y corta el ADN, con lo que crea segmentos de ADN con "extremos pegajosos".
...AATTGCTTAG
...TTAACGAATCTTAA
AATTCGATTTG...
GCTAAAC...
"extremos pegajosos" de una sola hebra

▲ **FIGURA 13-9 Enzimas de restricción cortan el ADN en secuencias específicas de nucleótidos**

Como resultado, los extremos del gen *Bt* y el plásmido Ti abierto tienen ambos nucleótidos complementarios en sus extremos pegajosos y las bases pueden aparearse entre ellas. Cuando los cortes de genes *Bt* y plásmidos Ti se mezclan, algunos de los genes *Bt* se insertan temporalmente en los extremos de los plásmidos Ti, sostenidos por sus extremos pegajosos complementarios. Si se agrega la enzima ADN ligasa (*véanse* las páginas 211-212), el gen *Bt* se une permanentemente al plásmido Ti y se forma el plásmido Ti recombinante (FIGURA 13-10 ❷).

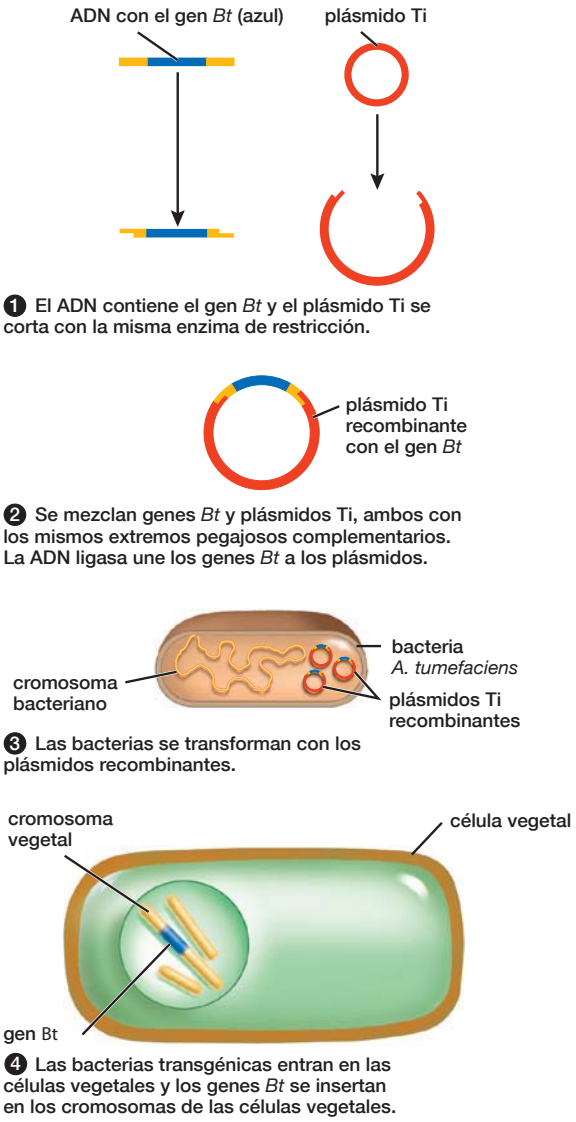
Las bacterias transformadas por plásmidos insertan el gen *Bt* en las plantas

Para hacer plantas resistentes a los insectos, los genes *Bt* se insertan en plásmidos Ti incapacitados. A continuación, las bacterias de *A. tumefaciens* se transforman con los plásmidos Ti recombinantes (FIGURA 13-10 ❸). Cuando las bacterias transformadas entran en una célula vegetal, los plásmidos Ti insertan su ADN, incluyendo el gen *Bt*, en los cromosomas de la célula vegetal, de modo que estas células llevan permanentemente el gen *Bt* (FIGURA 13-10 ❹). El tratamiento adecuado con hormonas estimula las células de plantas transgénicas para que se dividan y diferencien en toda la planta. Estas plantas se reproducen entre sí o con plantas distintas para crear cultivos comercialmente valiosos que resistan el ataque de los insectos.

Otra manera de hacer plantas transgénicas es usar una "pistola de genes". Diminutas partículas metálicas revestidas con el ADN deseado, muchas veces como parte de un plásmido recombinante, se disparan a grupos de células vegetales cultivadas en cajas de Petri. Esta técnica es literalmente "acertar o fallar". Muchas células quedan destruidas, a otras nunca llegan los gránulos de ADN y sólo algunas de las que reciben el ADN lo insertan en el cromosoma. Sin embargo, como la tecnología de la pistola de genes es muy sencilla y una única célula puede cultivarse y convertirse en una planta transgénica, estas pistolas se usan cada vez más para producir plantas modificadas genéticamente.

Las plantas genéticamente modificadas pueden servir para elaborar medicamentos

Pueden emplearse técnicas semejantes para insertar genes de utilidad médica en plantas, a modo de producir medicamentos "desde la semilla". Por ejemplo, mediante ingeniería genética una planta puede producir proteínas inocuas que de forma común se encuentran en bacterias o virus patógenos. Si estas proteínas resisten la digestión del estómago y el intestino delgado, comer esas plantas sería como vacunarse contra los organismos patógenos. Hace varios años, estas "vacunas comestibles" se consideraban como un excelente medio para brindar vacunación, de este modo no sería necesario producir vacunas purificadas, no requerirían refrigeración alguna y, desde luego, no serían necesarias las agujas. Pero recientemente los investigadores biomédicos advirtieron que las plantas con vacunas comestibles no son tan buena idea, porque no hay manera de controlar la dosis: si es muy poca, el usuario no adquiere una inmunidad aceptable; si es demasiada, las proteínas de las vacunas pueden ser dañinas. No obstante, producir proteínas para vacunas en plantas no deja de ser valioso; las farmacéuticas sólo tienen que extraer y purificar las proteínas antes de usarlas. En la actualidad, se encuentran en estudios clínicos vacunas producidas por plantas contra la hepatitis B, caries, gripe aviar y ciertas formas de diarrea.


ADN con el gen *Bt* (azul)
plásmido Ti
1 El ADN contiene el gen *Bt* y el plásmido Ti se corta con la misma enzima de restricción.
plásmido Ti recombinante con el gen *Bt*
2 Se mezclan genes *Bt* y plásmidos Ti, ambos con los mismos extremos pegajosos complementarios. La ADN ligasa une los genes *Bt* a los plásmidos.
cromosoma bacteriano
bacteria *A. tumefaciens*
plásmidos Ti recombinantes
3 Las bacterias se transforman con los plásmidos recombinantes.
cromosoma vegetal
célula vegetal
gen Bt
4 Las bacterias transgénicas entran en las células vegetales y los genes *Bt* se insertan en los cromosomas de las células vegetales.

▲ FIGURA 13-10 Uso de plásmidos para insertar un gen de bacteria en el cromosoma de una planta

Los biólogos moleculares también pueden modificar plantas para producir anticuerpos humanos que combatan diversas enfermedades. Cuando un microbio invade tu organismo, se necesitan varios días para que el sistema inmunitario responda y produzca las cantidades suficientes de anticuerpos para combatir la infección. Entre tanto, te sientes muy mal y hasta podrías morir si el padecimiento es muy grave. Una inyección directa de grandes cantidades del anticuerpo correcto podría curar muy pronto la enfermedad. Aún no se ha probado ninguno en la práctica médica, pero ya se encuentran en estudios clínicos anticuerpos derivados de plantas contra las bacterias que causan las caries y el linfoma no-Hodgkin (un cáncer del sistema linfático). Lo ideal sería que estos "planticuerpos" se produjeran a bajo costo, para que esta terapia esté al alcance de todos los estratos sociales.

Los animales genéticamente modificados pueden ser útiles en la agricultura y la medicina

Producir animales transgénicos consiste en inyectar en un óvulo fecundado el ADN deseado, muchas veces incorporado a un virus neutralizado que no puede causar una enfermedad. Usualmente al óvulo o cigoto se le permite que se divida algunas veces en un cultivo antes de implantarse en una madre sustituta. Si los descendientes están saludables y expresan el gen extraño, entonces se cruzan unos con otros para producir organismos homocigotos transgénicos. Hasta hoy ha resultado difícil producir ganado transgénico comercialmente viable, pero varias compañías en todo el mundo trabajan en eso.

Un ejemplo es Nexia Biotech, que ha producido por bioingeniería un rebaño de cabras que portan los genes de la seda de araña y secretan la proteína de la seda por su leche. El resultado es BioSteel®, una fibra cinco veces más fuerte que el acero y dos veces tan fuerte como Kevlar®, fibra que se emplea en los chalecos antibalas. Nexia ha encontrado dificultades para convertir el BioSteel® en una seda con usos comerciales, pero ha manufacturado exitosamente "nanofibras" para aplicaciones médicas y de microelectrónica.

Los especialistas en biotecnología están desarrollando animales que producirán medicamentos, como anticuerpos humanos y otras proteínas esenciales. Por ejemplo, hay ovejas cuya leche contiene una proteína, alfa-1-antitripsina, que puede resultar valiosa para el tratamiento de la fibrosis quística. Otras reses sometidas a bioingeniería pueden dar leche que produce eritropoyetina (una hormona que estimula la síntesis de glóbulos rojos), factores de coagulación (para el tratamiento de hemofilia) o proteínas que disuelven coágulos (para tratar ataques cardiacos producidos por coágulos de las arterias coronarias).

13.5 ¿CÓMO SE APROVECHA LA BIOTECNOLOGÍA PARA APRENDER SOBRE EL GENOMA HUMANO?

Los genes influyen en prácticamente todos los caracteres de los seres humanos, como el sexo, talla, color de cabello, inteligencia y susceptibilidad a patógenos y tóxicos del ambiente. Para comenzar a entender cómo influyen los genes en nuestra vida, en 1990 se lanzó el Proyecto del Genoma Humano, con el objetivo de determinar la secuencia de nucleótidos de todo el ADN de nuestro juego completo de genes, el genoma humano.

En 2003 este proyecto mancomunado de biólogos moleculares de varios países secuenció el genoma humano con una exactitud de aproximadamente 99.99%. El genoma humano contiene entre 20 mil y 25 mil genes, que comprenden aproximadamente 2% del ADN. Parte del 98% restante consiste en promotores y regiones que regulan la frecuencia con que se transcriben genes individuales, pero en realidad no se sabe qué hace la mayor parte de nuestro ADN.

¿Por qué quieren los científicos secuenciar el genoma humano? En primer lugar, se descubrieron muchos genes cuya función es desconocida. Usando el código genético para traducir las secuencias de ADN de los genes nuevos, los biólogos pueden pronosticar las secuencias de aminoácidos de las proteínas que codifican. Al comparar estas proteínas con las proteínas familiares cuya función ya se conoce, podremos averiguar qué hacen muchos de estos genes.

En segundo lugar, conocer las secuencias de nucleótidos de los genes humanos tendrá un impacto enorme en la práctica médica. En 1990 se habían descubierto menos de 100 genes que se sabía que estaban relacionados con enfermedades humanas. En 2006, este número se había elevado a más de 1,800.

En tercer lugar, no hay un único "genoma humano" (pues de otro modo, todos seríamos genéticamente idénticos). Casi

todo el ADN de cada persona del planeta es igual, pero también llevamos nuestro juego único de alelos. Algunos de estos alelos pueden causar o predisponer a la gente a desarrollar diversas enfermedades, como anemia de células falciformes, fibrosis quística, cáncer de mama, alcoholismo, esquizofrenia, enfermedad cardiaca, enfermedad de Alzheimer y muchas otras. La investigación en curso sobre el genoma humano consiste en secuenciar el ADN de muchas personas y buscar pequeñas diferencias en las secuencias de alelos del ADN que contribuyen a generar enfermedades, la susceptibilidad a contaminantes tóxicos o a compuestos químicos del humo del tabaco o la respuesta a los medicamentos. Los investigadores tienen la esperanza de aprovechar esta información en el futuro para diagnosticar trastornos genéticos o predisposiciones innatas y para aconsejar sobre los tratamientos o incluso las curas. Saber cómo responden personas diferentes a los tratamientos médicos (por ejemplo, las personas degradan los fármacos a velocidades muy diferentes) permitirá que algún día se personalicen los tratamientos para las enfermedades.

En cuarto lugar, el Proyecto del Genoma Humano, junto con otros proyectos en los que se ha trazado la secuencia de genomas de organismos tan diversos como bacterias, ratones y chimpancés, nos ayudan a comprender nuestro lugar en la evolución de la vida en la Tierra. Por ejemplo, el ADN de los seres humanos y el de los chimpancés varía aproximadamente 1%. Comparar las semejanzas y diferencias les servirá a los biólogos a entender qué diferencias genéticas nos hacen humanos y por qué somos susceptibles a enfermedades que no aquejan a los chimpancés.

13.6 ¿CÓMO SE APROVECHA LA BIOTECNOLOGÍA PARA DIAGNOSTICAR Y TRATAR ENFERMEDADES?

Durante más de una década se ha recurrido a la biotecnología para diagnosticar trastornos hereditarios, aun en fetos (*véase* la sección "Guardián de la salud: Examen genético prenatal" en las páginas 258-259). Hace relativamente poco tiempo, los investigadores médicos empezaron a utilizar la biotecnología en un intento de curar, o por lo menos tratar, trastornos genéticos.

La tecnología del ADN puede servir para diagnosticar trastornos hereditarios

Una persona hereda un trastorno genético porque hereda uno o más alelos defectuosos, que difieren de los alelos normales funcionales porque tienen otras secuencias de nucleótidos. Se aplican dos métodos para averiguar si una persona es portadora de un alelo normal o un alelo disfuncional.

Las enzimas de restricción pueden cortar alelos diferentes de un gen en lugares distintos

Recuerda que las enzimas de restricción cortan el ADN sólo en secuencias específicas de nucleótidos. Como los cromosomas son muy largos, una enzima de restricción corta el ADN de un cromosoma en muchos lugares. ¿Qué pasa si dos cromosomas homólogos tienen alelos diferentes de varios genes, y algunos alelos tienen secuencias de nucleótidos que se *pueden* cortar por una enzima de restricción, mientras que otros tienen secuencias que la misma enzima *no puede* recortar? El resultado será una mezcla de segmentos de ADN de diversas longitudes. Se trata de **polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción** (**RFLP**, por sus siglas en inglés, se pronuncia "rif-lip"). Esta frase, un tanto intimidante, simplemente significa que las enzimas de *restricción* cortaron el ADN en *fragmentos* de *longitud* variada y que los cromosomas homólogos (de la misma persona o de personas diferentes) pueden variar (ser *polimórficos*) en la longitud de los fragmentos. ¿Qué utilidad tienen? En primer lugar si personas distintas tienen RFLP diferentes, ello serviría para identificar las muestras de ADN. De hecho, a inicios de la década de 1990, antes de que las RCT se convirtieran en la norma de oro en la investigación del ADN forense, las RFLP se usaban para determinar si el ADN de la escena de un crimen correspondía al ADN de un sospechoso. En segundo lugar, a veces es posible identificar los alelos médicamente importantes por las diferencias en la longitud de los fragmentos de restricción producidos por el corte con una enzima de restricción específica.

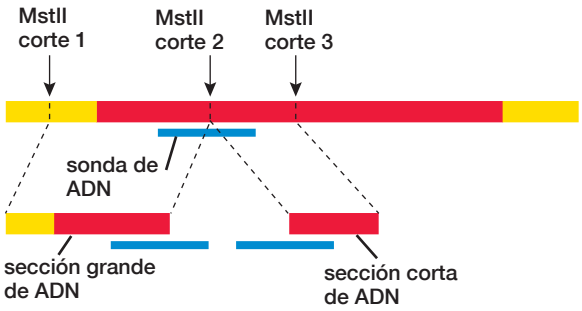
El análisis RFLP se ha convertido en la técnica estándar para diagnosticar anemia de células falciformes, incluso en un embrión. La anemia de células falciformes es causada por una mutación puntual en la que la timina sustituye a la adenina cerca del inicio del gen de la globina (*véase* la Tabla 12-4). Una enzima de restricción llamada MstII corta el ADN justo "por delante" del locus del gen de la globina (corte 1 en las **FIGURAS 13-11a, b**). También hace un corte aproximadamente a la mitad de los alelos normales y de las células falciformes (corte 3 en figuras 13-11a, b). Un hecho crucial es que MstII también hace un corte cerca del inicio del alelo normal de la globina (corte 2 en figura 13-11a), pero, en virtud de la mutación puntual, no puede hacer este corte en la anemia de células falciformes (figura 13-11b). ¿Cómo puede usarse esta diferencia para diagnosticar la anemia de células falciformes?

Una sonda de ADN se sintetiza, la cual es complementaria a la parte del alelo de globina que abarca el segundo sitio de corte. Cuando el ADN de las células falciformes se corta con MstII y se pasa por el gel, la sonda marca una banda única cerca de la parte superior del gel consistente en segmentos muy largas de ADN (**FIGURA 13-11c**). Cuando el ADN se corta con MstII, la sonda marca dos bandas, una con segmentos cortos de ADN (cerca de la parte baja del gel) y una con segmentos no tan grandes como en las células falciformes. Con esta prueba simple puede determinarse el genotipo de padres, hijos y fetos. Quien sea homocigoto para el alelo normal de la globina tendrá dos bandas. Quien sea homocigoto para el alelo de las células falciformes tendrá una banda. Un heterocigoto tendrá tres bandas (*véase* la figura 13-11c).

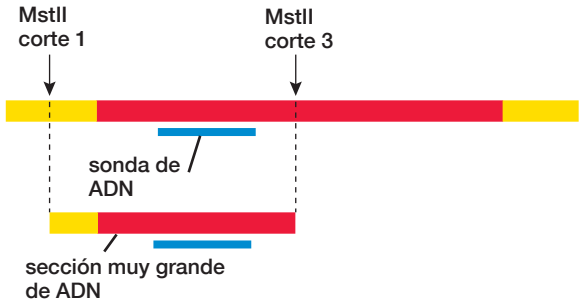
Diferentes alelos se unen a distintas sondas de ADN

En el estudio de caso del capítulo 12 presentamos la fibrosis quística, una enfermedad causada por un defecto en una proteína llamada CFTR, que transporta iones cloro a través de la membrana plasmática. Hay más de 1,200 diferentes alelos *CFTR*, todos en el mismo lugar, pero cada uno codifica una proteína CFTR defectuosa diferente. Las personas con uno o dos alelos normales sintetizan suficientes proteínas transportadoras de cloro y no desarrollan fibrosis quística. Las personas con dos alelos defectuosos (puede ser el mismo alelo o diferentes) no sintetizan proteínas de transporte completamente funcionales y padecen fibrosis quística.

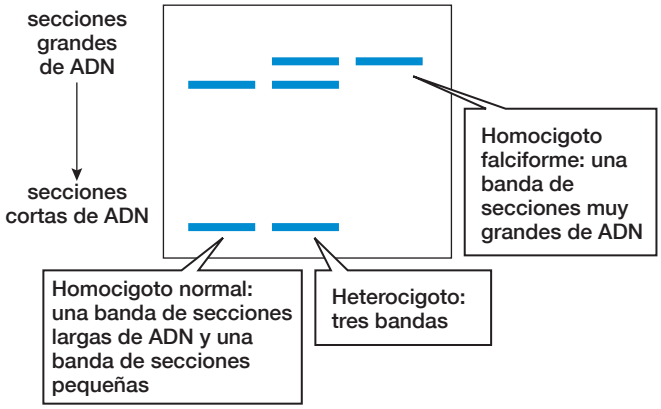
¿Cómo se puede diagnosticar un trastorno con 1,200 alelos diferentes? Por fortuna, 32 alelos suman alrededor de 90% de los casos de fibrosis quística; el resto son extremadamente raros. Aunque 32 alelos todavía son muchos, cada uno tiene una secuencia de nucleótidos diferente. Como sabes, una hebra de ADN forma pares perfectos de bases sólo con una hebra perfectamente complementaria. En la actualidad, varias compañías producen "matrices" de fibrosis quística, que son papel filtro especializado al que se unen sondas de ADN de una hebra (**FIGURA 13-12**). Cada sonda es complementaria de una hebra de un alelo *CFTR* diferente



(a) MstII corta el alelo normal de globina en dos secciones que pueden ser marcadas con una sonda



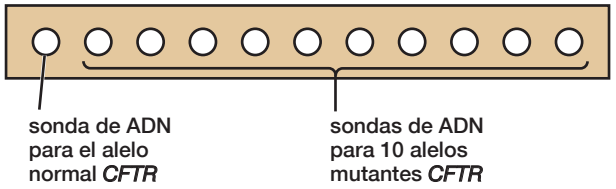
(b) MstII corta el alelo falciforme en una sección muy grande que puede ser marcada por la misma sonda


secciones grandes de ADN
secciones cortas de ADN
Homocigoto falciforme: una banda de secciones muy grandes de ADN
Homocigoto normal: una banda de secciones largas de ADN y una banda de secciones pequeñas
Heterocigoto: tres bandas

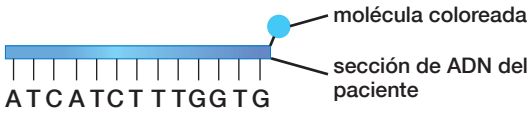
(c) Análisis de los alelos de globulina por electroforesis en gel

▲ **FIGURA 13-11 Diagnóstico de la anemia de células falciformes con enzimas de restricción** El locus del gen de la globina se muestra en rojo; el ADN contiguo en el cromosoma aparece en amarillo. **(a)** La enzima de restricción MstII corta el alelo normal de globina algún tanto "por delante" del locus (sitio de corte 1), cerca del comienzo del alelo (sitio de corte 2) y aproximadamente a la mitad del alelo (sitio de corte 3). Se sintetiza una sonda de ADN (azul) que es complementaria del ADN a ambos lados del corte 2. Por tanto, esta sonda puede marcar una sección grande y una pequeña del ADN del alelo normal. **(b)** MstII corta el alelo de las células falciformes únicamente en el sitio de corte 1 y 3. La sonda de ADN marcará sólo una sección muy grande de ADN del alelo falciforme. **(c)** Se extrae el ADN de células y se corta con MstII. El ADN cortado se separa en el gel y se marca con la sonda de ADN. Las secciones grandes de ADN de los alelos falciformes llegan cerca del comienzo (arriba) del gel, mientras que las secciones cortas de los alelos normales corren más abajo en el gel (parte inferior). El diseño de las bandas de ADN muestra el genotipo de la persona de la que se obtuvo la muestra de ADN.

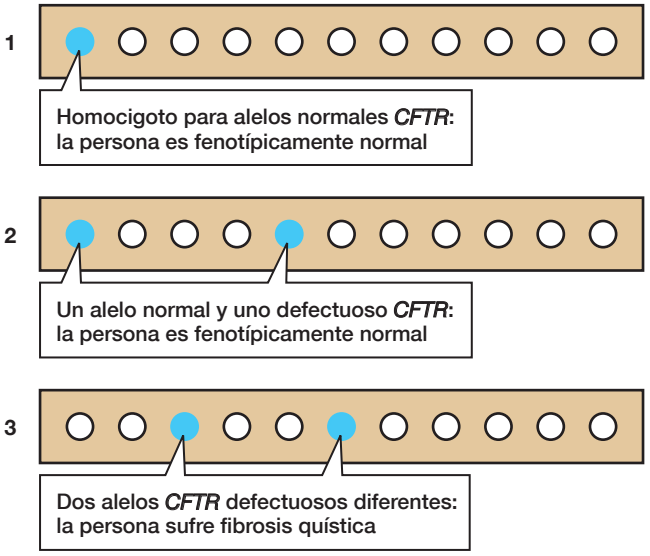
PREGUNTA ¿Por qué los heterocigotos tienen tres bandas? ¿Estas bandas tendrían la misma intensidad (brillo) que las bandas de los homocigotos?



(a) Matriz lineal de las sondas para fibrosis quística



(b) Alelo *CFTR* marcado con una molécula de color

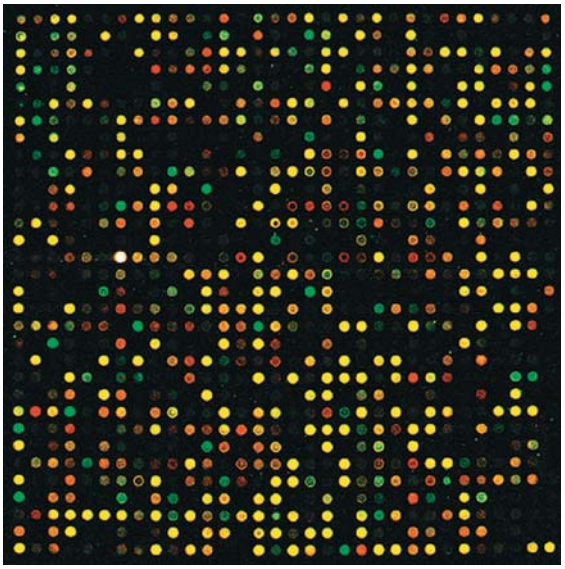

1
Homocigoto para alelos normales CFTR: la persona es fenotípicamente normal
2
Un alelo normal y uno defectuoso CFTR: la persona es fenotípicamente normal
3
Dos alelos CFTR defectuosos diferentes: la persona sufre fibrosis quística

(c) Matrices lineales con muestras marcadas de tres personas

▲ **FIGURA 13-12 Matriz de diagnóstico de la fibrosis quística** **(a)** Una "matriz lineal" para fibrosis quística consiste en un papel especial al que se unen sondas de ADN complementario del alelo normal *CFTR* (extremo izquierdo) y varios de los alelos defectuosos más comunes (los otros 10 puntos). **(b)** El ADN de un paciente se corta en partes pequeñas, se separa en hebras sueltas y los alelos *CFTR* se marcan con moléculas de colores. **(c)** La matriz se baña en una solución del ADN marcado del paciente. Se marcan varios puntos de la matriz, dependiendo de qué alelos *CFTR* posee el paciente.

(**FIGURA 13-12a**). Para hacer la prueba de la fibrosis quística en el ADN de una persona, se corta en segmentos pequeños, se separan los segmentos en hebras únicas y estas hebras se marcan con una molécula de color (**FIGURA 13-12b**). A continuación, la matriz se baña en la solución resultante de fragmentos de ADN marcados. Sólo una hebra perfectamente complementaria del ADN de la persona se unirá a una sonda dada de la matriz, con lo que se demuestra qué alelos *CFTR* posee la persona (**FIGURA 13-12c**).

Aunque todavía no es práctico para uso médico rutinario, una versión ampliada de este análisis de ADN puede un día ofrecer atención médica personalizada. Cada persona tiene diferentes alelos de cientos de genes, que la hacen más o menos susceptible a muchas enfermedades o que responda adecuadamente a diversos tratamientos. Algún día, los médicos serán capaces de usar una matriz con cientos o miles de sondas para alelos de enfermedades, para determinar qué alelos de susceptibilidad porta cada



▲ **FIGURA 13-13 Micromatriz de ADN humano** Cada punto contiene una sonda de ADN para un gen humano particular. En la mayoría de las aplicaciones de investigación, se aísla el ARNm de un sujeto (por ejemplo, de cáncer humano) y se marca con tinte fluorescente. El ARNm se vierte en la matriz y cada base se aparea con su sonda plantilla de ADN complementaria. Los genes que son particularmente activos en el cáncer "se prenden" al ADN correspondiente.

paciente y adaptar en consecuencia la atención médica. ¿Suena a ciencia ficción? Bueno, ya se fabrican matrices con sondas para miles de genes humanos (**FIGURA 13-13**).

Varias compañías producen matrices pequeñas adaptadas para investigar la actividad de genes de enfermedades específicas, como el cáncer de mama. Algunos hospitales las usan para dar a los pacientes el tratamiento que tenga más probabilidades de tener éxito con su tipo de cáncer particular.

Por último, hasta 2008, cuando menos tres compañías (deCODE, 23andMe y Navigenics) ofrecían exámenes personalizados de ADN al público, con precios que iban de 1,000 a 2,500 dólares. Estas pruebas de detección buscan alelos que predispongan a un individuo a desarrollar enfermedades cardiacas, cáncer de mama, artritis u otras enfermedades. Las compañías ofrecen consejos de salud, supuestamente basados en el análisis del ADN del individuo, aunque casi todos los consejos (hacer ejercicio, reducir la presión arterial y aminorar las concentraciones de colesterol, controlar el peso y no fumar) son buena idea para cualquiera, al margen de los alelos susceptibles a cualquier enfermedad que porte.

La tecnología del ADN puede ayudar a tratar enfermedades

La tecnología del ADN puede usarse para tratar una enfermedad lo mismo que para diagnosticarla. Gracias a la tecnología del ADN recombinante, ahora varias proteínas de importancia médica se están produciendo de forma rutinaria en bacterias. La primera proteína humana hecha con tecnología de ADN recombinante fue la insulina. Antes de 1982, cuando se dio autorización para el uso comercial de la insulina humana recombinante, la insulina que necesitaban los diabéticos se extraía del páncreas de reses o cerdos sacrificados para obtener carne. Aunque la insulina de estos animales es muy similar a la insulina humana, las ligeras diferencias causaban una reacción alérgica en alrededor de 5% de los diabéticos. La insulina recombinante humana no causa estas reacciones.

Otras proteínas humanas, como la hormona del crecimiento y los factores de coagulación, también pueden ser producidas por bacterias transgénicas. Antes de la tecnología del ADN recombinante, algunas de estas proteínas se obtenían de sangre o cadáveres humanos; estas fuentes eran costosas y hasta peligrosas. Como sabes, la sangre puede estar contaminada por VIH, el virus que causa el sida. Los cadáveres también tienen varias enfermedades infecciosas difíciles de diagnosticar, como el síndrome de Creutzfeld-Jakob, en el que una proteína anormal puede pasar de los tejidos del cadáver infectado a un paciente y causar una degeneración del cerebro irreversible y mortal (*véase* el Estudio de caso del capítulo 3). Las proteínas de ingeniería producidas en bacterias o en otras células cultivadas eluden estos peligros. En la **Tabla 13-2** se enlistan algunas categorías de proteínas humanas producidas por tecnología de ADN recombinante.

La biotecnología ofrece el potencial de tratar enfermedades como la fibrosis quística y posiblemente curar otras como la diabetes, aunque hasta ahora los progresos han sido terriblemente lentos. Veamos dos ejemplos concretos de cómo estos avances pueden tratar e incluso curar enfermedades que ponen a las personas en peligro de muerte.

Aplicación de la biotecnología para tratar la fibrosis quística

La fibrosis quística tiene efectos devastadores en los pulmones, donde la falta de transporte de cloro causa que el moco normalmente delgado y acuoso que reviste las vías respiratorias se espese

Tabla 13-2 Ejemplos de productos médicos producidos con métodos de ADN recombinante

Producto	Objetivo	Producto	Ingeniería genética
Hormonas humanas	Se usa en el tratamiento de la diabetes y deficiencia del crecimiento	Humulin™ (insulina humana)	Gen humano insertado en bacterias
Citocinas humanas (regulan la función del sistema inmunitario)	Se usa en trasplantes de médula ósea y para tratar cáncer e infecciones virales, incluyendo hepatitis y verrugas genitales	Leukine™ (factor de estimulación de colonias de macrófagos y granulocitos)	Gen humano insertado en levaduras
Anticuerpos (proteínas del sistema inmunitario)	Se usa para combatir infecciones, cáncer, diabetes, rechazo de órganos y esclerosis múltiple	Herceptin™ (anticuerpos de una proteína expresada en células de cáncer de mama)	Genes de anticuerpos recombinantes insertados en células cultivadas de hámster
Proteínas virales	Se usa para producir vacunas contra enfermedades virales y para diagnosticar infecciones virales	Energiz-B™ (vacuna de la hepatitis B)	Gen viral insertado en levadura
Enzimas	Se usa para el tratamiento de ataques cardiacos, fibrosis quística y otras enfermedades, y para la producción de quesos y detergentes	Activase™ (activador del plasminógeno tisular)	Gen humano insertado en células cultivadas de hámster

y las obstruya (*véase* el Estudio de caso del capítulo 12). Varios grupos de investigación han desarrollado métodos para administrar el alelo *CFTR* normal a las células pulmonares, para que sinteticen proteínas CFTR de transporte de cloro normales, y lograr que sinteticen proteínas transportadoras funcionales, y las inserten en sus membranas plasmáticas.

Para tratar la fibrosis quística, los investigadores empiezan por neutralizar al virus adecuado, para que el tratamiento en sí no cause otra enfermedad. Muchas veces se usan virus de la gripe, porque normalmente infectan las células de las vías respiratorias. El ADN del alelo *CFTR* funcional se inserta en el ADN del virus. Los virus recombinantes se suspenden en solución y se rocían en la nariz del paciente o se hacen gotear en los pulmones a través de un tubo nasal. Los virus entran en las células de los pulmones y dejan el alelo normal *CFTR*. A continuación, estas células elaboran proteínas CFTR funcionales que insertan en su membrana plasmática y transportan el cloro al líquido que reviste las vías aéreas.

Los estudios clínicos de estos tratamientos han tenido un éxito razonable, pero sólo por algunas semanas. Probablemente el sistema inmunitario de los pacientes ataca los virus y los elimina (y con ellos, los genes útiles que portan). Como las células pulmonares se reemplazan de forma constante, una dosis única se "acaba" a medida que mueren las células modificadas. Los investigadores tratan de aumentar la expresión de alelos *CFTR* normales en los virus y de extender la vida útil de un tratamiento.

Aplicación de la biotecnología para la cura de la inmunodeficiencia combinada severa

Como las células de los pulmones, la mayoría de las células del cuerpo humano mueren y son reemplazadas por nuevas células. En muchos casos, las nuevas células provienen de poblaciones especiales llamadas *células madre*; cuando se dividen, estas células madre dan lugar a descendientes que pueden diferenciarse en varios tipos de células maduras (*véase* la página 146). Por ejemplo, en el cerebro las células madre dan lugar a varios tipos de células nerviosas y numerosos tipos de células no nerviosas de apoyo. Es posible que algunas células madre, en las condiciones de laboratorio correctas, sean capaces de originar ¡*cualquier* tipo de célula del organismo! Por ahora, veremos una función más limitada de estas células: la producción o el reemplazo de uno o dos tipos de células.

Todas las células del sistema inmunitario (fundamentalmente leucocitos) se originan en la médula ósea. Algunas se dedican a producir anticuerpos, otras eliminan células que fueron infectadas por virus y algunas regulan las acciones de otras células. A medida que mueren las células maduras, las reemplazan células nuevas que provienen de la división de células madre en la médula ósea.

La inmunodeficiencia combinada severa (SCID, por sus siglas en inglés) es un trastorno raro en el que un niño no desarrolla un sistema inmunitario. Aproximadamente uno de 80 mil niños nacen con alguna forma de SCID. Infecciones que serían triviales en un niño normal se vuelven una amenaza de muerte para un niño con SCID. En algunos casos, si el niño tiene algún pariente no afectado con una formación genética similar, éste podría donarle médula ósea para un trasplante, lo cual puede concederle al niño células madre funcionales para que desarrolle un sistema inmunitario que funcione; pero casi todas las víctimas de SCID mueren antes de cumplir el primer año.

Casi todas las formas de SCID son defectos recesivos de un solo gen. En algunos casos, los niños son homocigotos recesivos de un alelo defectuoso que codifica una enzima llamada adenosina desaminasa. En 1990 se realizó la primera prueba de terapia genética humana en una paciente con SCID, Ashanti DeSilva, de cuatro años. Parte de sus leucocitos fueron retirados, alterados genéticamente con un virus que contiene una versión funcional de su alelo defectuoso y devuelto a su torrente sanguíneo. Ashanti se convirtió en una adulta sana, con un sistema inmunitario razonablemente funcional. Sin embargo, conforme los leucocitos alterados mueren, hay que reemplazarlos con otros nuevos; por tanto, Ashanti necesita tratamientos repetidos. También recibe inyecciones de una forma de adenosina desaminasa, lo que hace difícil evaluar los beneficios exactos de su terapia genética. Con todo, Ashanti recibe una dosis mucho menor de adenosina desaminasa de la que se administra a los adultos, así que la terapia genética, aunque imperfecta, marca sin duda una importante diferencia.

En 2005, investigadores italianos aparentemente curaron por completo el tipo de SCID de Ashanti en seis niños. En lugar de insertar una copia del gen de la adenosina desaminasa en leucocitos maduros, el equipo italiano insertó el gen en células madre. Como las células madre "curadas" seguirían multiplicándose y elaborando nuevos leucocitos, es probable que estos niños tengan un sistema inmunitario funcional para el resto de su vida (en 1990, cuando Ashanti recibió los tratamientos pioneros, la investigación con células madre era incipiente; en ese entonces, no habría sido posible aislar células madre y corregir sus genes de adenosina desaminasa).

13.7 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES PROBLEMAS ÉTICOS DE LA BIOTECNOLOGÍA MODERNA?

La biotecnología moderna promete —algunos dirían que amenaza— cambiar enormemente nuestra vida y la vida de otros organismos en la Tierra. Como dice el Hombre araña: "Con los grandes poderes vienen grandes responsabilidades". ¿Es capaz la humanidad de manejar la biotecnología con responsabilidad? Aquí vamos a explorar dos debates importantes sobre la biotecnología: el uso de organismos genéticamente modificados en la agricultura y las perspectivas de modificar genéticamente a los seres humanos.

¿Deben permitirse los organismos genéticamente modificados en la agricultura?

El objetivo de la biotecnología agrícola "tradicional" y "moderna" es el mismo: modificar la composición genética de los organismos vivos para hacerlos más útiles. Sin embargo, hay tres diferencias principales. En primer lugar, la biotecnología tradicional es lenta; se necesitan muchas generaciones de reproducción selectiva para que aparezcan nuevos caracteres útiles en plantas y animales. En cambio, la ingeniería genética tiene la posibilidad de introducir cambios genéticos masivos en una sola generación. En segundo lugar, la biotecnología tradicional casi siempre recombina material genético de la misma especie o de una muy emparentada, mientras que la ingeniería genética puede recombinar el ADN de diferentes especies en un organismo. Por último, los especialistas en biotecnología tradicional no tenían modo de manipular la secuencia del ADN de los propios genes. Por su parte, la ingeniería genética puede producir nuevos genes nunca antes visto sobre la Tierra.

Los mejores cultivos transgénicos tienen ventajas muy claras para los agricultores. Las cosechas resistentes a los herbicidas les permiten despejar sus campos de maleza, que reducen las cosechas 10% o más, por medio del uso de herbicidas potentes y no

selectivos en prácticamente cualquier etapa del ciclo agrícola. Las siembras resistentes a los insectos reducen la necesidad de aplicar insecticidas sintéticos, lo que ahorra el costo de los insecticidas en sí, además del combustible del tractor y la mano de obra. Por tanto, los cultivos transgénicos son capaces de ofrecer abundantes cosechas a menor costo. Estos ahorros se pueden trasladar al consumidor. Los cultivos transgénicos tienen también el potencial de ser más nutritivos que los "estándar" (*véase* la sección "Guardián de la salud: Arroz dorado").

Sin embargo, muchas personas objetan vigorosamente los cultivos o el ganado transgénico. Por ejemplo, en noviembre de 2005, los ciudadanos de Suiza votaron por prohibir el cultivo de transgénicos (aunque pueden importarse y venderse algunos alimentos hechos de cosechas transgénicas cultivadas en otros países). Las principales preocupaciones tienen que ver con que los organismos genéticamente modificados (OGM) sean dañinos para la salud humana y/o peligrosos para el ambiente.

¿Es peligroso comer alimentos de organismos modificados genéticamente?

En la mayoría de los casos no hay motivo para pensar que sea peligroso comer organismos modificados genéticamente. Por ejemplo, se ha demostrado en pruebas que la proteína codificada por el gen *Bt* no es tóxica para los mamíferos y no debe presentar un peligro para la salud humana. Si alguna vez se comercializa el ganado gigante, simplemente tendrá más carne, compuesta exactamente por las mismas proteínas que tienen los animales no transgénicos, así que tampoco debería ser peligroso.

Por otro lado, es probable que algunas personas sean alérgicas a plantas modificadas genéticamente. En la década de 1990, se insertó un gen de nueces de Brasil en frijol de soya, con la intención de mejorar el equilibrio de los aminoácidos de las proteínas de la soya. No obstante, se descubrió que las personas que son alérgicas a las nueces de Brasil probablemente serían también alérgicas a la soya transgénica. Estas plantas de soya transgénica nunca llegaron a los campos de cultivo. Ahora, la U.S. Food and Drug Administration (FDA, Administración de Alimentos y Fármacos de Estados Unidos) vigila el potencial alergénico de todas las plantas de cultivos transgénicos.

En 2003, la Society of Toxicology (Sociedad de Toxicología) de Estados Unidos estudió los riesgos de las plantas genéticamente modificadas y concluyó que las plantas transgénicas actuales no presentan peligros importantes para la salud humana. Esta sociedad reconoció también que la seguridad del pasado no garantiza la seguridad en el futuro y recomendó que se continuaran las pruebas y evaluaciones de todas las plantas nuevas genéticamente modificadas. En 2004, la National Academy of Sciences (Academia Nacional de Ciencias) de Estados Unidos llegó a conclusiones similares y consideró que "no se ha comprobado que la ingeniería genética sea inherentemente peligrosa pero [...] toda técnica, incluyendo la ingeniería genética, presenta el potencial de producir cambios imprevistos en la composición de los alimentos".

¿Los organismos genéticamente modificados son peligrosos para el ambiente?

Los efectos ambientales de los organismos genéticamente modificados son mucho más polémicos. Un efecto positivo patente de los cultivos *Bt* es que los granjeros aplican menos insecticidas en sus campos. Esto debe traducirse en menos contaminación del ambiente y menos daño a los agricultores. Por ejemplo, en 2002 y 2003, agricultores chinos que cultivaron arroz *Bt* redujeron el empleo de insecticidas en 80% en comparación con los agricultores que plantaron arroz convencional. Además, no tuvieron casos de envenenamiento por insecticida, en comparación con 5% de los agricultores que plantaron el arroz convencional. En un estudio de 10 años realizado en Arizona se demostró que el algodón *Bt* permitió a los agricultores usar menos insecticidas y obtuvieron los mismos rendimientos de algodón.

Por otro lado, los genes *Bt* o de resistencia a los herbicidas pueden dispersarse fuera de las tierras de un agricultor. Como estos genes se incorporan en el genoma de los cultivos transgénicos, los genes estarán también en el polen. Un agricultor no puede controlar adónde irá el polen proveniente de los cultivos transgénicos. En 2006, investigadores de la Environmental Protection Agency (Oficina de Protección al Ambiente) de Estados Unidos identificó pastos "prófugos" resistentes a herbicidas a más de tres kilómetros de distancia de una parcela de pruebas en Oregon. A partir de análisis genéticos, parte de los genes resistentes a insecticidas escaparon en el polen (casi todos los pastos son polinizados por el aire) y algunos escaparon en semillas (casi todos los pastos tienen semillas muy ligeras).

¿Tiene alguna importancia? Muchos cultivos, como el maíz, el girasol y, en Europa oriental y Medio Oriente, donde se originaron muchos cultivos como trigo, cebada y avena, tienen especies silvestres emparentadas que viven cerca. Supongamos que estas plantas silvestres se cruzan con cultivos transgénicos y se vuelven resistentes a los insecticidas o a las plagas. ¿Crearía problemas importantes para la agricultura el hecho de tener maleza que no fuera susceptible a los herbicidas? ¿Desplazarían a otras plantas silvestres locales porque sería menos probable que se las comieran los insectos? Aun si los cultivos transgénicos no tuvieran parientes silvestres, bacterias y virus podrían llevar genes de una planta a otra, incluso entre especies no relacionadas. ¿Podrían los virus diseminar genes indeseados entre las poblaciones de plantas silvestres? En realidad, nadie sabe la respuesta a estas preguntas.

En 2002, un comité de la National Academy of Sciences (Academia Nacional de Ciencias) de Estados Unidos estudió el posible impacto de los cultivos transgénicos en el ambiente. El comité señaló que los cultivos modificados por los métodos tradicionales de cruza y por las tecnologías de ADN recombinante tienen el potencial de provocar grandes cambios en el ambiente. Además, el comité encontró que Estados Unidos no tiene un sistema adecuado para vigilar los cambios en los ecosistemas que pudieran ser causados por cultivos transgénicos. Recomendó un examen más atento de las plantas transgénicas antes de comercializarlas y establecer una vigilancia ecológica constante de los entornos agrícolas y naturales después de la comercialización.

¿Qué sucede con los animales transgénicos? A diferencia del polen, la mayoría de los animales domesticados, como el ganado y las ovejas, se desplazan poco. Es más, la mayoría tiene pocos animales silvestres con los que estén emparentados y con los que pudieran intercambiar genes, así que los peligros para los ecosistemas naturales son mínimos. Sin embargo, algunos animales transgénicos, en particular los peces, tienen el potencial de plantear amenazas más importantes, porque se dispersan fácilmente y es casi imposible volver a capturarlos. Si fueran más agresivos, más rápidos o si maduraran antes que los peces silvestres, reemplazarían pronto a las poblaciones nativas. Una posible salida del dilema, propuesta por la compañía Aqua Bounty, es cultivar únicamente peces transgénicos estériles, de modo que los prófugos mueran sin reproducirse y ocurra el mínimo impacto en los ecosistemas naturales.

Guardián de la salud

Arroz dorado

El arroz es el principal alimento de alrededor de dos tercios de los habitantes de la Tierra (FIGURA E13-2). El arroz proporciona carbohidratos y algunas proteínas, pero es mala fuente de muchas vitaminas, incluyendo la vitamina A. Si la gente no come suficientes frutas y verduras, presenta deficiencia de vitamina A y puede tener muy baja visión, defectos del sistema inmunitario y daños de los sistemas respiratorio, digestivo y urinario. Según la Organización Mundial de la Salud, más de 100 millones de niños sufren por deficiencia de vitamina A. En consecuencia, cada año pierden la vista de 250 mil a 500 mil niños, principalmente en Asia, África y Latinoamérica. La deficiencia de vitamina A perjudica a los pobres, porque es probable que sólo puedan comer arroz. En 1999, la biotecnología aportó un posible remedio: arroz genéticamente modificado que contiene betacaroteno, un pigmento que da a los narcisos su color amarillo y que el organismo humano convierte fácilmente en vitamina A.

La creación de una cepa de arroz con concentraciones elevadas de betacaroteno no fue simple. Sin embargo, con financiamiento del Rockefeller Institute, el European Community Biotech Program (Programa de Biotecnología de la Comunidad Europea) y la Swiss Federal Office for Education and Science (Oficina Federal Suiza para la Educación y la Ciencia), los biólogos moleculares Ingo Potrykus y Peter Beyer cumplieron la tarea. Insertaron tres genes en el genoma del arroz, dos de narcisos y uno de una bacteria. Como resultado, los granos del "arroz dorado" sintetizan betacaroteno (FIGURA E13-3, arriba a la derecha).

El problema fue que el arroz dorado original tenía ciertas desventajas, no producía mucho betacaroteno, de modo que la gente tendría que comer cantidades enormes de arroz para asimilar suficiente vitamina A. La comunidad Golden Rice (Arroz dorado) no se rindió. Resulta que los narcisos no son la mejor fuente de genes que dirigen la síntesis de betacaroteno. El arroz dorado 2, con genes de maíz, produce más de 20 veces más betacaroteno que el arroz dorado original (compara el arroz de las secciones izquierda y superior derecha de la figura E13-3). Aproximadamente tres tazas de arroz cocido 2 proporcionan suficiente betacaroteno para igualar la ingesta diaria recomendada de vitamina A. El arroz dorado 2 se entregó sin costo al Humanitarian Rice Board (Consejo Humanitario del Arroz) para realizar experimentos y plantarlo en el sureste de Asia.

▲ **FIGURA E13-2 ¿Campo de sueños?** Para cientos de millones de personas, el arroz es la fuente principal de calorías, pero no tiene suficientes vitaminas ni minerales. ¿Puede la biotecnología mejorar la calidad del arroz y, por consiguiente, la calidad de vida de estas personas?

▲ **FIGURA E13-3 Arroz dorado** El arroz convencional es blanco o con un tono muy pálido (abajo a la derecha). El arroz dorado original (arriba a la derecha) era amarillo dorado pálido por su mayor contenido de betacaroteno. La segunda generación de arroz dorado (izquierda) es de amarillo mucho más profundo porque contiene alrededor de 20 veces más betacaroteno que el arroz dorado original.

Pese a todo, el arroz dorado enfrenta otros inconvenientes. En primer lugar, muchas personas se resisten enérgicamente a plantar a gran escala el arroz (o cualquier otro cultivo transgénico). Segundo, la variedad usada para crear el arroz dorado no es grata para los pueblos del sureste asiático. Obtener los genes de las variedades asiáticas que son populares tomó años de cruzas genéticas tradicionales. En 2007, el International Rice Research Institute (Instituto Internacional de Investigación del Arroz) logró incorporar los genes que sintetizan caroteno del arroz dorado en cepas de arroz asiático. En abril de 2008 comenzaron los primeros estudios de campo con estas variedades del arroz dorado.

¿El arroz dorado es la mejor manera, o la única, de resolver los problemas de desnutrición de los pobres? Quizá no. Para empezar, la dieta de muchos pobres carece de numerosos nutrimentos, no sólo de vitamina A. Para contribuir a resolver el problema, la Fundación Bill y Melinda Gates financia investigaciones para aumentar las concentraciones de vitamina E, hierro y zinc en el arroz. Además, no todos los pobres tienen como su alimento principal al arroz. En algunas partes de África, la principal fuente de almidones es el camote. Comer camotes anaranjados, en lugar de blancos, ha aumentado notablemente el consumo de vitamina A de muchas de estas personas. Por último, en muchas partes del mundo, gobiernos y organizaciones humanitarias han emprendido programas de complementos de vitamina A. En algunas partes de África y Asia, hasta 80% de los niños reciben dosis grandes de vitamina A aun cuando son muy pequeños. Algún día, la combinación de estos esfuerzos dará por resultado un mundo en el que ningún niño se quede ciego por falta de un nutrimento simple en su comida.

Guardián de la salud

Examen genético prenatal

El diagnóstico prenatal de diversos trastornos genéticos, incluyendo fibrosis quística, anemia de células falciformes y síndrome de Down, requiere muestras de células fetales o de compuestos químicos producidos por el feto. En la actualidad, se aplican tres técnicas para el diagnóstico prenatal: amniocentesis, muestra del vello coriónico y toma de sangre de la madre.

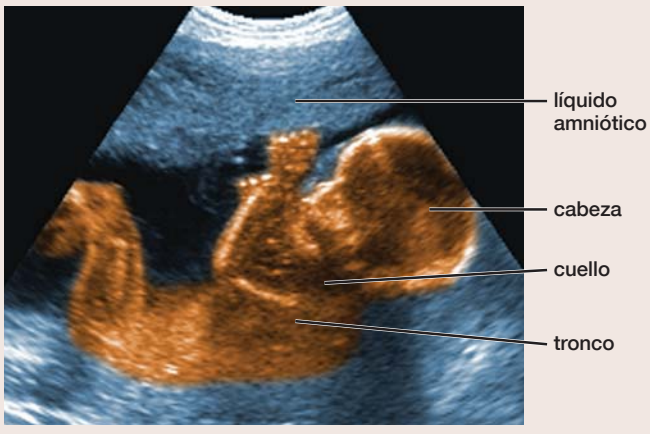
Amniocentesis

El feto humano, como todos los embriones de mamíferos, se desarrolla en un medio acuático. Una membrana impermeable llamada "amnios" rodea al feto y contiene el líquido. A medida que el feto se desarrolla, expulsa varios compuestos químicos (casi siempre en la orina) y vierte algunas de sus propias células al líquido amniótico. Cuando un feto tiene 15 semanas o más, puede extraerse sin peligro líquido amniótico mediante un procedimiento llamado **amniocentesis**.

Primero, el médico determina la posición del feto mediante un barrido de ultrasonido. Probablemente ya sabes cómo encuentran los murciélagos a las polillas por la noche: producen un sonido de una frecuencia extremadamente alta (muy por encima de los límites de la audición humana) y escuchan los ecos que rebotan del cuerpo de la polilla. Para localizar un feto con ultrasonido, se emiten ondas de frecuencia elevada sobre el abdomen de la gestante y unos sofisticados instrumentos convierten el eco en una imagen en tiempo real del feto (FIGURA E13-4). Tomando como guía la imagen del ultrasonido, el médico inserta cuidadosamente una aguja esterilizada que atraviesa la pared abdominal, el útero y el amnios (asegurándose de no tocar al feto ni la placenta) y extrae de 10 a 20 mL de líquido amniótico (FIGURA E13-5). La amniocentesis comporta un riesgo leve de aborto espontáneo de 0.5% o menos.

Muestreo del vello coriónico

El corion es una membrana que produce el feto y se convierte en parte de la placenta. El corion engendra numerosas proyecciones pequeñas llamadas *vellosidades*. En el **muestreo del vello coriónico (MVC)**, un médico inserta un pequeño tubo estrecho por el útero a través de la vagina de la madre, y succiona algunas vellosidades para analizarlas (*véase* la figura E13-5). La pérdida de algunas vellosidades no daña al feto. El MVC tiene dos ventajas importantes sobre la amniocentesis. La primera, que puede hacerse mucho más temprano durante el embarazo, desde la octava semana, aunque normalmente se practica entre la décima y duodécima semanas. Esto es muy importante si la mujer está considerando someterse a un aborto terapéutico si el feto tuviera un defecto grave. Segunda, la muestra contiene una concentración mucho mayor de células fetales de las que se obtienen por amniocentesis. Sin embargo, el MVC tiene un riesgo ligeramente mayor de producir un aborto espontáneo que la amniocentesis. Además, como el corion está fuera del saco amniótico, el MVC no extrae muestras del líquido amniótico. Por último, en algunos casos las células coriónicas tienen anomalías cromosómicas que no están presentes en el feto, lo que complica la determinación del cariotipo. Por estos motivos, el MVC es menos común que la amniocentesis.



▲ FIGURA E13-4 **Imagen por ultrasonido de un feto humano**

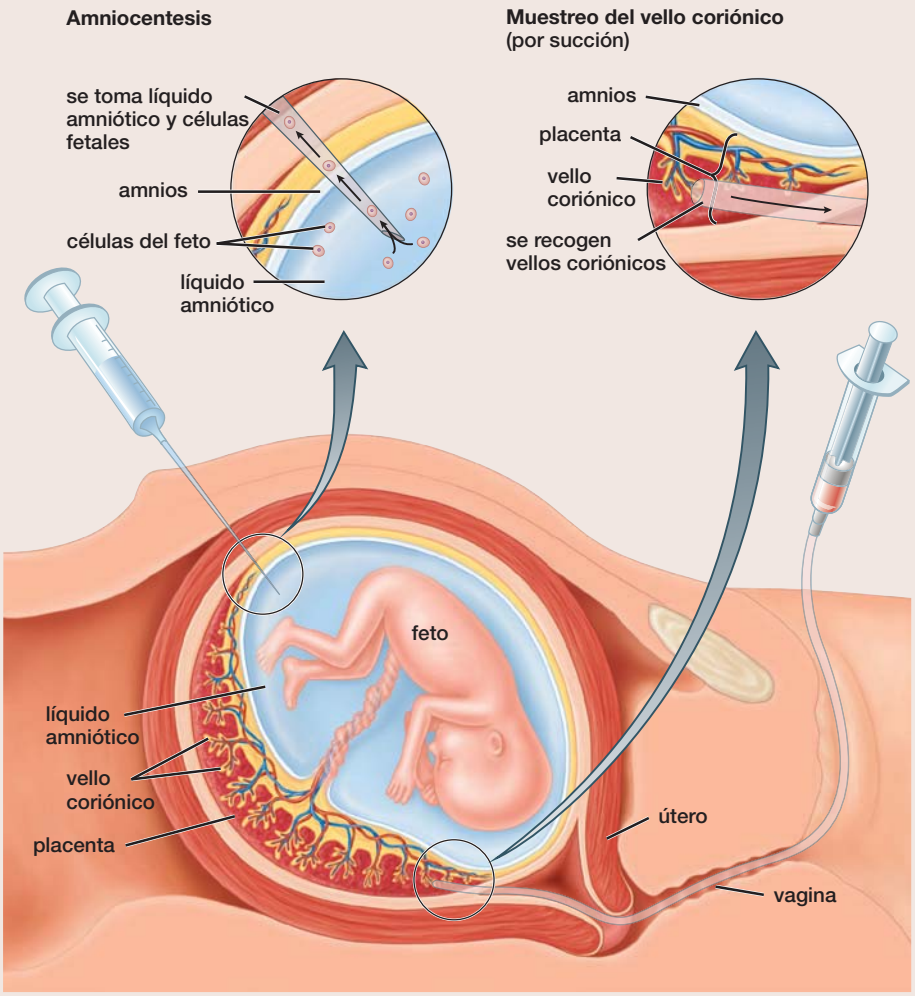
Toma de sangre materna

Una cantidad reducida de células fetales atraviesan la placenta y entra en el torrente sanguíneo de la madre ya desde la sexta semana del embarazo. Separar las células fetales (quizá tan pocas como una por cada mL de sangre) de la enorme cantidad de células de la madre es muy difícil, pero puede hacerse. Por sorprendente que parezca, también flota ADN del feto en la sangre de la madre. Además, diversas proteínas y otros compuestos químicos producidos por el feto pueden pasar al torrente sanguíneo materno.

El análisis de las muestras

Tanto el líquido amniótico como la sangre materna se centrifugan brevemente para separar las células del líquido (el líquido amniótico o el plasma). Se practican análisis bioquímicos para medir la concentración de diversas proteínas, hormonas o enzimas en los líquidos. Por ejemplo, si el líquido amniótico contiene concentraciones elevadas de una proteína embrionaria llamada alfafetoproteína, indica que el feto puede tener ciertos trastornos del sistema nervioso, como espina bífida, en la que la columna está incompleta, o anencefalia, en la que no se desarrollan partes del cerebro. Ciertas combinaciones de alfafetoproteína, estrógenos y otros compuestos químicos del suero materno (en pruebas llamadas de triple detección, cuádruple detección y quíntuple detección, según sea que se analicen tres, cuatro o cinco compuestos) indican la probabilidad de que haya síndrome de Down, espina bífida u otros trastornos. Sin embargo, estos estudios bioquímicos no ofrecen diagnósticos concluyentes, así que se realizan otras pruebas, como determinación de cariotipos o análisis del ADN de células fetales o bien exámenes ultrasonográficos detallados, para valorar si el feto tiene o no uno de esos defectos.

Se necesitan células fetales, o por lo menos el ADN fetal, para establecer el cariotipo o para un análisis de ADN. Hasta 2008, el diagnóstico prenatal que utilizaba células o ADN del feto en la sangre materna era un procedimiento básicamente experimental, aunque actualmente varias compañías ofrecen pruebas de paternidad basadas en células y ADN del feto en sangre materna. El líquido amniótico contiene pocas células fetales, así que para obtener suficientes células para la determinación del cariotipo o



▲ **FIGURA E13-5 Técnicas de muestreo prenatal** Los dos medios más frecuentes de tomar muestras para el diagnóstico prenatal son la amniocentesis y el muestreo del vello coriónico (en realidad, el MVC se practica cuando el feto es mucho más joven que el que aparece representado en la ilustración).

el análisis del ADN, el procedimiento usual consiste en cultivar las células una semana o dos. El gran número de células fetales obtenido por MVC significa que la determinación del cariotipo y los análisis de ADN pueden realizarse sin tener que cultivar primero las células (aunque en algunos laboratorios cultivan las células algunos días). La determinación del cariotipo de las células fetales puede mostrar si hay demasiadas o muy pocas copias de los cromosomas y si algún cromosoma exhibe anomalías estructurales. El síndrome de Down, por ejemplo, resulta de la presencia de tres copias del cromosoma 21 (*véanse* las páginas 195-196).

Se aplican diversas técnicas de biotecnología para analizar el ADN del feto en busca de alelos defectuosos; por ejemplo, el análisis de RFLP para la anemia de células falciformes (*véase* figura 13-11) o el análisis de matriz de ADN para la fibrosis quística (*véase* figura 13-12). Aunque todavía no está completamente disponible, algunos laboratorios recurren a la RCP para amplificar el ADN del feto antes de las pruebas de síndrome de Down y otros trastornos genéticos. Si se generaliza, la amplificación por RCP eliminaría la necesidad de cultivar las células del feto obtenidas por amniocentesis, a veces durante dos semanas, para obtener una cantidad suficiente de células y ADN.

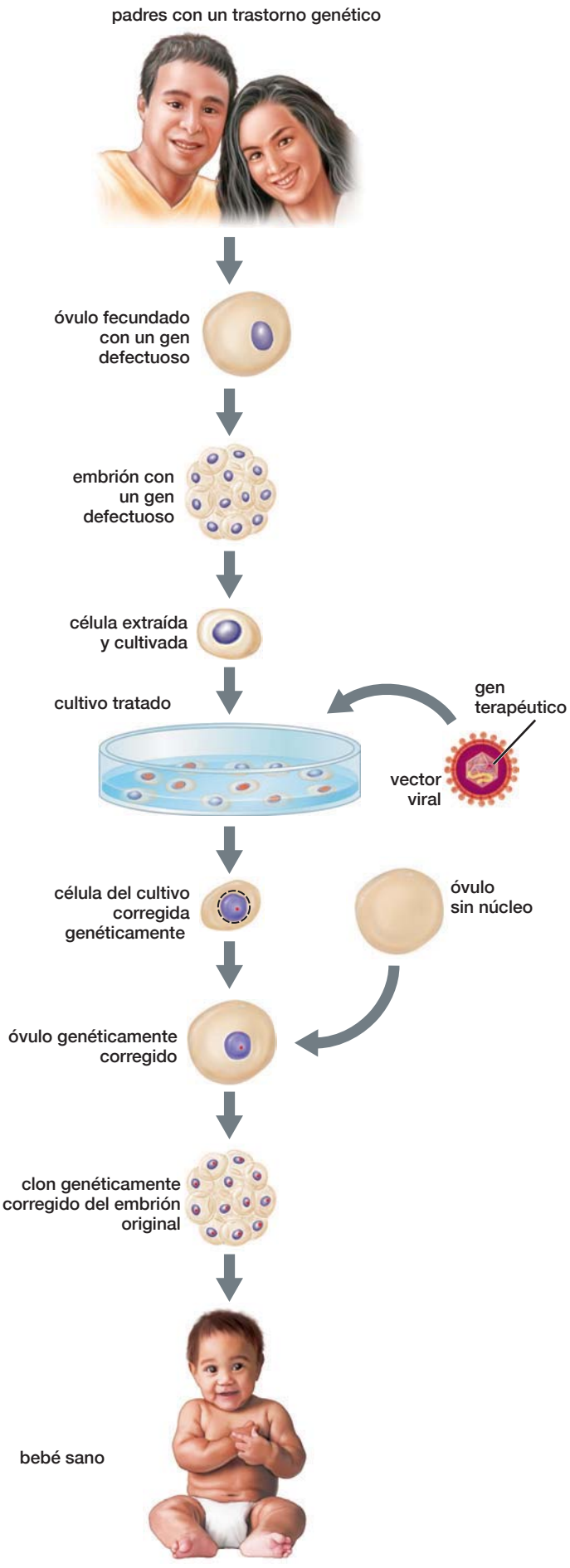
Quizá te parezca que el diagnóstico prenatal es útil principalmente cuando los padres están considerando el aborto si es que el feto presenta un trastorno genético severo. Sin embargo, el diagnóstico prenatal también se usa para prestar mejores cuidados a un bebé afectado. Por ejemplo, si el feto es homocigoto para el alelo de la anemia de células falciformes. Pueden tomarse algunas medidas terapéuticas a partir del nacimiento. En particular, dosis regulares de penicilina disminuyen en gran medida las infecciones bacterianas que, en otras circunstancias, matan a alrededor de 15% de los niños homocigotos. Además, si se sabe que un niño tiene un trastorno, se asegura un diagnóstico correcto y un tratamiento rápido en la crisis de la enfermedad, cuando los glóbulos rojos deformes se aglutinan y bloquean el flujo de la sangre. Los fetos con espina bífida suelen nacer por cesárea programada, tanto para reducir el daño a la columna durante el parto como para que un equipo de neurocirugía esté preparado para el caso de que se necesite cirugía inmediata del bebé. También pueden planearse intervenciones médicas y conductuales semejantes para otros trastornos.

¿Debe modificarse con biotecnología el genoma de los seres humanos?

Muchas de las implicaciones éticas de las aplicaciones de la biotecnología en los seres humanos son, en lo fundamental, las mismas que las relacionadas con otros procedimientos médicos. Por ejemplo, mucho antes de que la biotecnología pudiera hacer pruebas prenatales de fibrosis quística o de anemia de células falciformes, la trisomía 21 (síndrome de Down) podía diagnosticarse en los embriones por simple conteo de los cromosomas de células tomadas del líquido amniótico (*véase* la sección "Guardián de la salud: Examen genético prenatal" de las páginas 258-259). El hecho de que los padres empleen dicha información como base para realizar un aborto o para preparar el cuidado del niño afectado, es un asunto que genera una considerable controversia. En cambio, otras preocupaciones éticas han surgido exclusivamente por los avances de la biotecnología. Por ejemplo, ¿debería permitirse que los padres *seleccionen* y/o *cambien* los genomas de sus descendientes?

El 4 de julio de 1994 nació en Colorado una niña con anemia de Fanconi, un trastorno genético que es mortal si no se realiza un trasplante de médula ósea. Sus padres querían otro hijo, un hijo muy especial. Desde luego, querían uno sin anemia de Fanconi, pero también querían que fuera el donador de médula ósea para su hija. Buscaron la ayuda de Yury Verlinsky del Reproductive Genetics Institute (Instituto de Genética Reproductiva) en Estados Unidos. Verlinsky utilizó los gametos de ambos padres para crear docenas de embriones en cultivos. Los embriones fueron sometidos a pruebas para detectar el defecto genético y para verificar la compatibilidad con los tejidos de su pequeña hija. Verlinsky escogió un embrión con el fenotipo deseado y lo implantó en el útero de la madre. Nueve meses después nació un niño. La sangre del cordón umbilical proporcionó las células para el trasplante de médula ósea para su hermana. Finalmente, la falla de la médula ósea de la niña quedó curada, aunque siempre tendrá anemia y muchos de los síntomas que la acompañan. ¿Se empleó correctamente el diagnóstico genético? ¿Deben crearse docenas de embriones a sabiendas de que la mayoría se descartarán? ¿Es ético hacer esto si es la única manera de salvar la vida de otro niño?

La tecnología actual permite a los médicos únicamente seleccionar entre los embriones existentes y no cambiar su genoma. Pero hay tecnologías que alteran el genoma de, por ejemplo, las células madre de la médula ósea para curar la SCID. ¿Qué pasaría si la biotecnología pudiera cambiar los genes del óvulo fecundado (**FIGURA 13-14**)? Todavía no es posible, pero con seguridad una investigación intensa llegará en su momento. Supongamos que fuera posible insertar alelos *CFTR* funcionales en óvulos humanos, a modo de prevenir la fibrosis quística. ¿Sería un cambio ético del genoma humano? ¿Qué tal crear jugadores de futbol más grandes y fuertes? Si bien la tecnología se desarrolla para curar enfermedades, será difícil evitar que se aproveche para fines distintos. ¿Quién va a determinar qué empleos son los apropiados y cuándo es sólo una frívola vanidad?



▶ **FIGURA 13-14 Empleo de la biotecnología para corregir defectos genéticos en embriones de seres humanos** En este ejemplo hipotético, se obtienen embriones de seres humanos de óvulos fecundados cultivados en cajas de Petri, con espermatozoides y óvulos de un hombre y una mujer que tienen, uno de los dos o ambos, un trastorno genético. Cuando un embrión con un gen defectuoso crece y se convierte en un pequeño grupo de células, se puede extraer una sola célula y cambiar el gen defectuoso usando un vector adecuado, usualmente un virus neutralizado. El núcleo reparado se implanta en otro óvulo (tomado de la misma mujer) al cual previamente se le retiró el núcleo. El óvulo reparado puede implantarse entonces en el útero de la mujer para que se desarrolle de forma normal.

Estudio de caso otro vistazo

¿Culpable o inocente?

La determinación del perfil del ADN se considera el estándar de oro de las evidencias, porque su tasa de error es extremadamente baja. Gracias al poder de los perfiles de ADN, Dennis Maher ahora está libre.

Muchas personas exoneradas después de años en la cárcel han tenido dificultades para adaptarse a la vida "exterior". Sin embargo, la historia de Maher es de éxito. Al poco tiempo de su liberación, consiguió un trabajo en el área de mantenimiento de camiones en Waste Management (Gestión de Residuos), una compañía de recolección y reciclaje de basura. Conoció a su esposa, Melissa, por medio de un servicio de citas en línea, usando como nombre de usuario DNADennis. Tienen dos hijos, nombró a su hija Alizza, en honor a su abogada del Proyecto Inocencia. Hasta llegó a convertirse en una especie de estrella del cine, pues apareció en *After Innocence*, una cinta premiada que narra la vida de ocho hombres excarcelados. ¿Guarda Maher resentimientos contra el sistema que le quitó 19 años de su vida? Por supuesto. Como él dice: "Perdí lo que nunca podré recuperar"; pero añade: "No tengo tiempo para estar enojado. Si lo hiciera, no tendría lo que tengo en mi vida".

Si has visto las series de televisión *CSI* o *Cold Case*, sabes que la determinación del perfil de ADN también le sirve a la policía para resolver casos en todo el país. La mayoría de los departamentos de policía de las grandes ciudades tienen una unidad de "casos sin resolver" que revisan pruebas pasadas con una nueva perspectiva, que en ocasiones llevan a detenciones y condenas muchos años después, cuando todo indicaba que el responsable de un delito se había salido con la suya. Por ejemplo, en Pasadena, California, una mujer de 72 años fue asesinada en su domicilio en 1987, antes de que se inventaran las pruebas de ADN. Aunque la policía pensó que conocía al atacante, no reunió evidencias suficientes para probarlo, así que se dejó en libertad al hombre. Pero en 2007, Pasadena instituyó una unidad de homicidios sin resolver. Su primer éxito comprendió el uso de perfiles de ADN para identificar, detener y condenar al asesino, quien ahora tiene 15 años en prisión.

Considera esto

¿Quiénes son los "héroes" en estas historias? Claro que están los obvios: Barry Scheck y Peter Neufeld, los fundadores del Proyecto Inocencia (FIGURA 13-15), la abogada Aliza Kaplan, los estudiantes de derecho que dedicaron muchas horas a revisar cajas mal etiquetadas en busca de pruebas, los miembros del Departamento de Policía de Pasadena y, desde luego, el propio Dennis Maher. ¿Pero qué hay de Thomas Brock, quien descubrió el *Thermus aquaticus* y su inusual forma de vida en los surtidores de Yellowstone? ¿O el biólogo molecular Kary Mullis, quien descubrió la RCP? ¿O los cientos de biólogos, químicos y matemáticos que desarrollaron los procedimientos para la electroforesis en gel, marcaje del ADN y el análisis estadístico de la comparación de muestras?

Los científicos acostumbran decir que la ciencia vale por sí misma y que es difícil o imposible pronosticar qué descubrimientos traerán los mayores beneficios a la humanidad. Cuando se pide a legos de la ciencia que financien proyectos científicos, a veces se muestran escépticos a esas afirmaciones. ¿Cómo crees que debe asignarse el presupuesto público para las ciencias? Hace 45 años, ¿hubieras votado por dar a Thomas Brock fondos públicos para que investigara qué organismos viven en los géiseres?

▲ **FIGURA 13-15 Peter Neufeld y Barry Scheck, fundadores del Proyecto Inocencia**

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

13.1 ¿Qué es la biotecnología?

La biotecnología es el uso y, especialmente, la alteración de organismos, células o moléculas biológicas para producir alimentos, medicamentos y otros bienes. La biotecnología moderna genera material genético modificado mediante la ingeniería genética. A menudo, la ingeniería genética consiste en la producción de ADN recombinante de diferentes organismos. Cuando el ADN se transfiere de un organismo a otro, los receptores se llaman organismos transgénicos o genéticamente modificados. Las principales aplicaciones de la biotecnología moderna incluyen aumentar nuestra comprensión de la función de los genes, tratar enfermedades, mejorar la agricultura y resolver casos criminales.

13.2 ¿Cómo se recombina el ADN en la naturaleza?

La recombinación del ADN ocurre naturalmente en, por ejemplo, la reproducción sexual; en la transformación bacteriana, en la que bacterias adquieren ADN de plásmidos de otras bacterias, y en las infecciones virales, en las que los virus asimilan fragmentos de ADN de su huésped y los transfieren a miembros de la misma especie o de otra.

13.3 ¿Cómo se usa la biotecnología en la ciencia forense?

Regiones específicas de cantidades muy pequeñas de ADN, como las que se obtendrían en la escena de un crimen, pueden ser

amplificadas por la reacción en cadena de la polimerasa (RCP). Las regiones más comunes usadas en el laboratorio forense son las repeticiones cortas en tándem (RCT). Las RCT se separan por electroforesis en gel y se hacen visibles con sondas de ADN. El diseño de las RCT, llamado perfil de ADN, puede usarse para comparar el ADN encontrado en la escena del crimen con el ADN de los sospechosos, con una precisión muy alta.

13.4 ¿Cómo se usa la biotecnología en la agricultura?

Muchos granos han sido modificados con la adición de genes que promueven la resistencia a los herbicidas o a las plagas. El procedimiento más común usa enzimas de restricción para insertar el gen en un plásmido Ti de la bacteria *Agrobacterium tumefaciens*. A continuación, el plásmido Ti genéticamente modificado sirve para transformar bacterias que luego infectan células vegetales. El plásmido Ti inserta el nuevo gen en uno de los cromosomas de las plantas. Mediante cultivos celulares se producen plantas completas a partir de células transgénicas y al cabo se comercializan. También se modifican plantas para elaborar proteínas, vacunas y anticuerpos humanos. Igualmente pueden producirse animales transgénicos, con propiedades como mayor crecimiento, mayor rendimiento de productos apreciados, como leche, o la capacidad de elaborar proteínas, vacunas y anticuerpos humanos.

13.5 ¿Cómo se aprovecha la biotecnología para aprender sobre el genoma humano?

Se aplicaron técnicas de la biotecnología para descubrir la secuencia completa de los nucleótidos del genoma humano. Este conocimiento se aprovechará para saber la identidad y función de los nuevos genes, para descubrir genes de importancia médica, para explorar la variabilidad genética entre individuos y para entender mejor las relaciones evolutivas entre los seres humanos y otros organismos.

13.6 ¿Cómo se aprovecha la biotecnología para diagnosticar y tratar enfermedades?

La biotecnología puede usarse para diagnosticar trastornos genéticos como la anemia de células falciformes o la fibrosis quística. Por ejemplo, en el diagnóstico de la anemia de células falciformes, enzimas de restricción cortan alelos normales y defectuosos de globina en diferentes lugares. Así, los fragmentos resultantes de ADN de diferente longitud pueden separarse e identificarse por electroforesis en gel. En el diagnóstico de la fibrosis quística, los alelos se colocan en una matriz de ADN. Se aparean las bases del ADN de un paciente con sondas específicas de la matriz para identificar qué alelos posee este paciente.

Las enfermedades hereditarias son causadas por alelos defectuosos de genes cruciales. La ingeniería genética puede servir para insertar alelos funcionales en células normales, células madre o incluso en óvulos para corregir el trastorno genético.

13.7 ¿Cuáles son los principales problemas éticos de la biotecnología moderna?

El aprovechamiento de organismos genéticamente modificados en la agricultura es polémico por dos razones principales: la preocupación por la seguridad de los consumidores y los posibles efectos nocivos en el ambiente. En general, los organismos genéticamente modificados contienen proteínas inofensivas para los mamíferos, se digieren con facilidad o ya se encuentran en otros alimentos. La transferencia de posibles proteínas alergénicas a alimentos que no causan alergias puede evitarse con pruebas exhaustivas. Los efectos ambientales de los organismos genéticamente modificados son más difíciles de anticipar. Es posible que los genes extraños, como los de la resistencia a plagas o a herbicidas, se transfieran a plantas silvestres con el consiguiente daño a la agricultura o el trastorno de los ecosistemas. Si escapan animales transgénicos de muy alta movilidad, podrían desplazar a sus parientes.

Seleccionar o modificar genéticamente embriones humanos es sumamente controvertido. A medida que las tecnologías mejoran, la sociedad enfrentará decisiones sobre el grado en que debe permitirse que los padres corrijan o perfeccionen el genoma de sus hijos.

Términos clave

ADN recombinante *241*
amniocentesis *258*
biotecnología *241*
electroforesis en gel *246*
enzima de restricción *250*
ingeniería genética *241*
muestreo del vello coriónico (MVC) *258*
organismo genéticamente modificado *241*
perfil de ADN *247*
plásmido *242*
polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción (RFLP) *252*
reacción en cadena de la polimerasa (RCP) *244*
repeticiones cortas en tándem (RCT) *245*
sonda de ADN *247*
transformación *242*
transgénico *241*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. _____ son organismos que contienen ADN que fue modificado, usualmente con tecnología de ADN recombinante, o que fue derivado de otras especies.
2. _____ es el proceso por el cual bacterias toman ADN de la misma o de otra especie y de su ambiente. Este ADN puede ser parte de un cromosoma o puede estar compuesto por círculos pequeños de ADN llamados _____.
3. _____ es una técnica para multiplicar el ADN en el laboratorio.
4. En el laboratorio forense, la comparación de muestras de ADN usa un conjunto especial de "genes" pequeños llamados _____. Los alelos de estos genes varían con las personas en cuanto _____ del alelo. El diseño que producen los alelos que posee una persona son su _____.
5. Segmentos de ADN pueden separarse por su tamaño en un proceso denominado _____. La identidad de una muestra específica de ADN está determinada por el enlace de un segmento de ADN sintético llamada _____ que se une a la muestra de ADN por _____.

Preguntas de repaso

1. Describe tres formas naturales de recombinación genética y comenta las semejanzas y diferencias entre la tecnología del ADN recombinante y estas formas naturales de recombinación genética.
2. ¿Qué es un plásmido? ¿Qué parte tienen en la transformación bacteriana?
3. ¿Qué es una enzima de restricción? ¿Cómo se aprovechan las enzimas de restricción para acoplar una sección de ADN humano en un plásmido?

4. Describe la reacción en cadena de la polimerasa.
5. ¿Qué es una repetición corta en tándem? ¿Cómo se usan las repeticiones cortas en tándem en el laboratorio forense?
6. ¿Cómo se separan segmentos de ADN mediante electroforesis en gel?
7. ¿Cómo se usan sondas de ADN para identificar secuencias específicas de nucleótidos del ADN? ¿Cómo se usan para el diagnóstico de trastornos genéticos?
8. Describe algunos usos de la ingeniería genética en la agricultura.
9. Describe varios usos de la ingeniería genética en la medicina humana.
10. Describe la amniocentesis y el muestreo de vello coriónico. Cita las ventajas y desventajas de cada una. ¿Cuáles son sus usos médicos?

Aplicación de conceptos

1. **BioÉtica** En una encuesta realizada por Internet en 2004 por el Canadian Museum of Nature (Museo Natural de Canadá), 84% de las personas entrevistadas dijeron que estarían dispuestas a comer un plátano genéticamente modificado que tuviera una vacuna contra una enfermedad infecciosa, mientras que sólo 47% de las personas dijo que estarían dispuestas a comer un plátano GM con vitamina C producida por la acción de un gen de rata. ¿Crees que esta diferencia en la aceptación de los organismos genéticamente modificados es válida desde el punto de vista científico? ¿Por qué?
2. **BioÉtica** Como sabes, muchos insectos han adquirido por evolución la resistencia a insecticidas comunes. ¿Crees que los insectos desarrollarán una resistencia a los cultivos *Bt*? Si esto es un riesgo, ¿crees que los cultivos *Bt* deben plantarse? ¿Por qué?
3. **BioÉtica** Comenta los temas éticos que plantea la dispersión de organismos genéticamente modificados (plantas, animales o bacterias) en el ambiente. ¿Qué podría salir mal? ¿Qué precauciones evitarían los problemas que señalaste? ¿Qué beneficios crees que justificarían los riesgos?
4. **BioÉtica** Si estuvieras planeando tener un hijo, ¿considerarías necesario que tú y tu pareja se hicieran la prueba del gen de la fibrosis quística? Si los dos fueran portadores, ¿cómo crees que enfrentarían esta situación?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

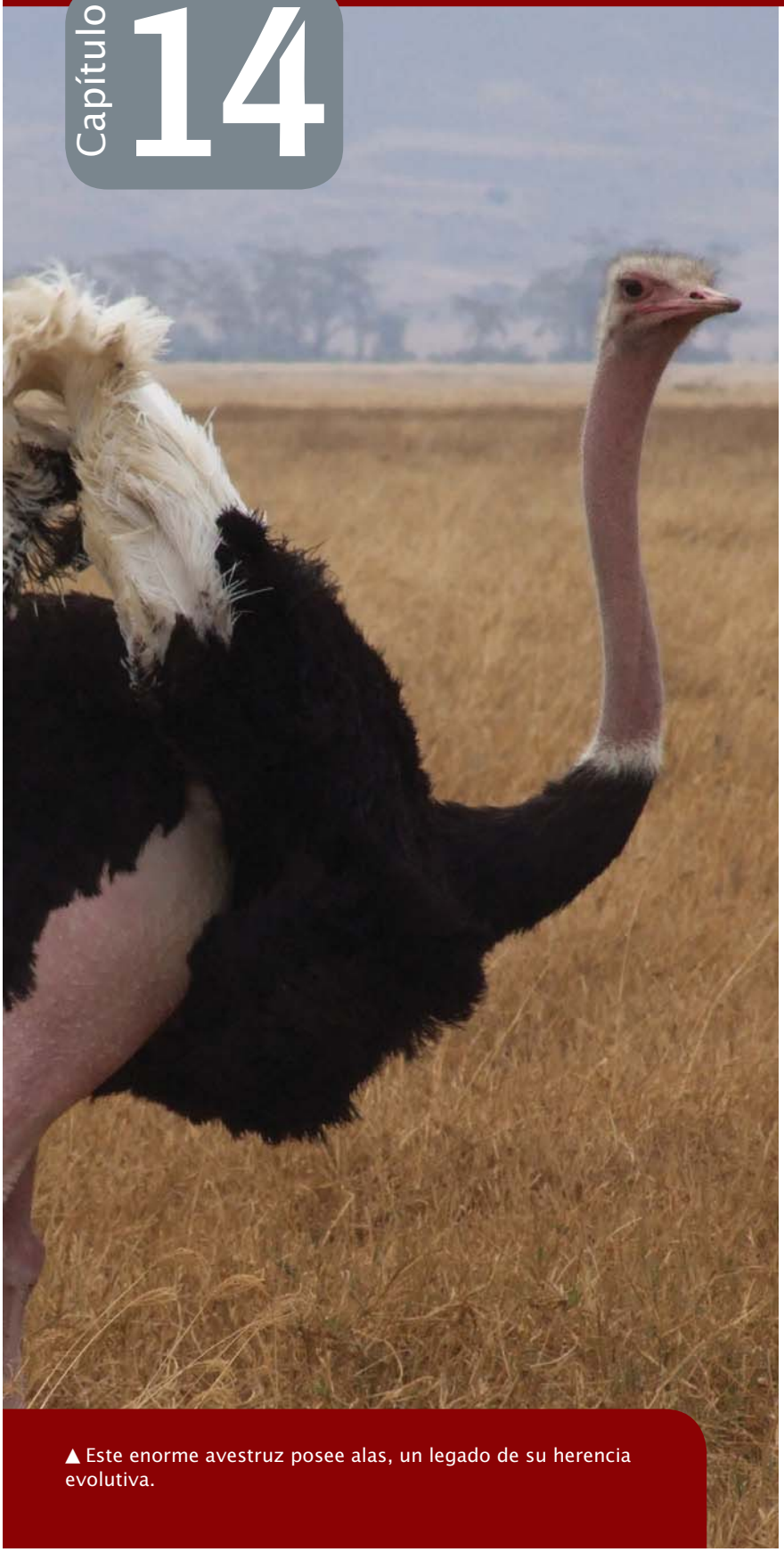
UNIDAD 3

Evolución y diversidad de la vida

Todas las especies de la Tierra, incluido este camaleón sorprendentemente colorido, están ligadas por descender de un ancestro común.

Principios de la evolución

Capítulo 14



▲ Este enorme avestruz posee alas, un legado de su herencia evolutiva.

Estudio de caso

¿Qué tan útiles son las muelas del juicio?

¿YA TE EXTRAJERON LAS MUELAS DEL JUICIO? Si no es así, probablemente sólo es cuestión de tiempo. Casi todas las personas tienen que recurrir a un cirujano dental para que les extraigan las muelas del juicio. En las mandíbulas no hay suficiente espacio para estos molares y extraerlos es la mejor forma de evitar dolor, infecciones y enfermedades de las encías. Además, la extracción no causa daño, puesto que dichos molares no son indispensables. En realidad, son inútiles.

Si ya te extrajeron alguna de las muelas del juicio, quizá te hayas preguntado por qué *tienes* estos molares que carecen de utilidad. Los biólogos plantean la hipótesis de que se tienen porque nuestros antepasados, parecidos a los monos, los tenían y uno simplemente los hereda, aun cuando no se necesiten. La presencia de estructuras que no tienen una función en ciertas especies vivas, pero que *son* útiles en otras, demuestra que diferentes especies comparten antepasados comunes.

Una excelente evidencia de la conexión entre caracteres que carecen de utilidad y antepasados que evolucionaron está en las aves que no vuelan. Considera al avestruz, un ave que puede llegar a medir 2.5 metros y pesar unos 136 kilogramos (*véase* la fotografía de la izquierda). Estas enormes criaturas no vuelan. A pesar de ello, poseen alas, al igual que los gorriones y los patos. ¿Por qué los avestruces tienen alas que no les permiten volar? Porque el antepasado común de los gorriones, patos y avestruces tenía alas, y así también todos sus descendientes, incluso los que no pueden volar. Los cuerpos de los organismos actuales poseen algunas estructuras heredadas de sus antepasados que carecen de función.

De un vistazo

Estudio de caso ¿Qué tan útiles son las muelas del juicio?

14.1 ¿Cómo se desarrolló el pensamiento evolutivo?

Los primeros estudios de biología no incluían el concepto de evolución
La exploración de nuevos territorios reveló una sorprendente diversidad de la vida
Algunos científicos plantearon que la vida había evolucionado
Los descubrimientos de fósiles demostraron que la vida había cambiado a través del tiempo
Algunos científicos idearon explicaciones no evolutivas para los fósiles
La geología ofreció pruebas de que la Tierra es sumamente antigua
Algunos biólogos anteriores a Darwin propusieron mecanismos de evolución
Darwin y Wallace plantearon un mecanismo de evolución

14.2 ¿Cómo funciona la selección natural?

La teoría de Darwin y Wallace se basa en cuatro postulados
Investigación científica Charles Darwin. La naturaleza era su laboratorio
Postulado 1: los individuos varían en una población
Postulado 2: los caracteres se heredan de padres a descendientes
Postulado 3: algunos individuos no logran sobrevivir y reproducirse
Postulado 4: la supervivencia y la reproducción no están determinadas por el azar
La selección natural modifica las poblaciones con el paso del tiempo

14.3 ¿Cómo sabemos que ocurrió la evolución?

Los fósiles ofrecen evidencias del cambio evolutivo al paso del tiempo
La anatomía comparada ofrece evidencia de la descendencia con modificación
Las similitudes embriológicas sugieren ancestros comunes
Los análisis bioquímicos y genéticos modernos revelan el parentesco entre organismos distintos
Estudio de caso continuación ¿Qué tan útiles son las muelas del juicio?

14.4 ¿Cuáles son las evidencias de que las poblaciones evolucionan por selección natural?

La reproducción controlada modifica los organismos
La evolución por selección natural ocurre en la actualidad
Guardián de la Tierra La humanidad promueve la evolución a gran velocidad
Estudio de caso otro vistazo ¿Qué tan útiles son las muelas del juicio?

14.1 ¿CÓMO SE DESARROLLÓ EL PENSAMIENTO EVOLUTIVO?

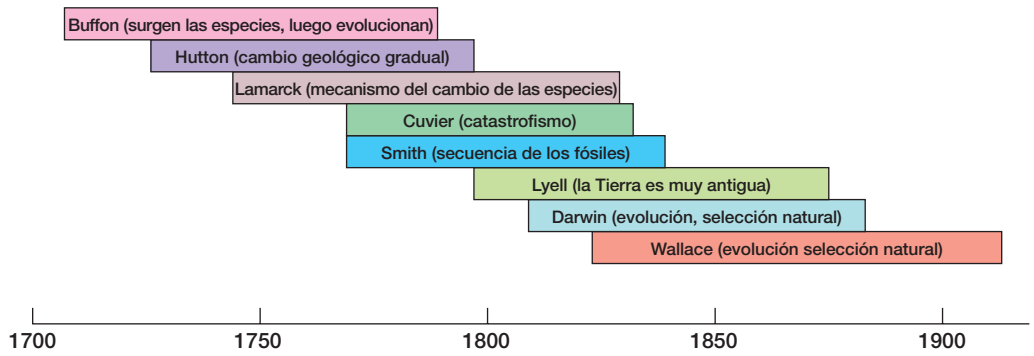
Cuando comenzaste a estudiar biología, es muy probable que no hayas encontrado la conexión entre tus muelas del juicio y las alas del avestruz. Pero la conexión existe y se puso al descubierto gracias al concepto que unifica toda la biología: la **evolución**, que es el cambio que ocurre a lo largo del tiempo en las características de las poblaciones.

La biología moderna se basa en la comprensión de que la vida ha evolucionado, pero los primeros científicos no reconocieron este principio fundamental. Las principales ideas de la biología evolutiva se aceptaron de manera generalizada sólo después de la publicación del trabajo de Charles Darwin a finales del siglo XIX. No obstante, el fundamento intelectual sobre el que se basan estas ideas se desarrolló gradualmente a lo largo de los siglos anteriores a la época en que vivió Darwin. (Te recomendamos consultar la línea del tiempo de la **FIGURA 14-1** a medida que lees la siguiente reseña histórica.)

Los primeros estudios de biología no incluían el concepto de evolución

La ciencia antes de Darwin, fuertemente influida por la teología, sostenía que todos los organismos fueron creados simultáneamente por Dios, y que toda forma de vida permanecía inalterable desde el momento de su creación. Esta explicación del origen de la diversidad de la vida fue expresada de forma elegante por los antiguos filósofos griegos, en especial por Platón y Aristóteles. Platón (427-347 a.C.) propuso que todo objeto existente en la Tierra era simplemente un reflejo temporal de su "forma ideal" inspirada por la divinidad. Aristóteles (384-322 a.C.), discípulo de Platón, clasificó todos los organismos en una jerarquía lineal a la que llamó la "escala de la Naturaleza" (**FIGURA 14-2**).

Estas ideas constituyeron el fundamento de la idea de que la forma de cada tipo de organismo permanecía inalterable. Dicha opinión prevaleció sin cuestionarse durante casi 2,000 años. Sin embargo, en el siglo XVIII varias líneas de evidencia comenzaron a erosionar el dominio de esta visión estática de la creación.



◀ FIGURA 14-1 Línea del tiempo de los orígenes del pensamiento evolucionista Cada barra representa el periodo de vida de un científico que jugó un papel esencial en el desarrollo de la biología evolutiva moderna.

▲ **FIGURA 14-2 Escala de la naturaleza de Aristóteles** En la visión de Aristóteles, las especies inalterables podían clasificarse de acuerdo con su cercanía creciente a la perfección; los tipos inferiores se encuentran en la parte baja y los superiores en la parte más alta.

La exploración de nuevos territorios reveló una sorprendente diversidad de la vida

Los europeos que exploraron y colonizaron África, Asia y América con frecuencia se hacían acompañar de naturalistas, quienes observaban y recolectaban las plantas y los animales de estas tierras antes desconocidas (para los europeos). En el siglo XVIII, las observaciones y colecciones acumuladas por los naturalistas comenzaron a revelar la verdadera magnitud de la diversidad de la vida. El número de especies, o diferentes tipos de organismos, era mucho mayor de lo que se pensaba.

Estimulados por la nueva evidencia de la increíble diversidad de la vida, algunos naturalistas del siglo XVIII comenzaron a tomar nota de algunos patrones fascinantes. Por ejemplo, observaron que cada área tenía su propio conjunto de especies. Además, los naturalistas notaron que algunas de las especies en un determinado lugar se parecían mucho entre ellas, aunque diferían en otras características. Para algunos científicos de la época, las diferencias entre las especies de distintas áreas geográficas y la existencia de grupos de especies similares dentro de una misma área parecían incongruentes con la idea de que las especies eran inalterables.

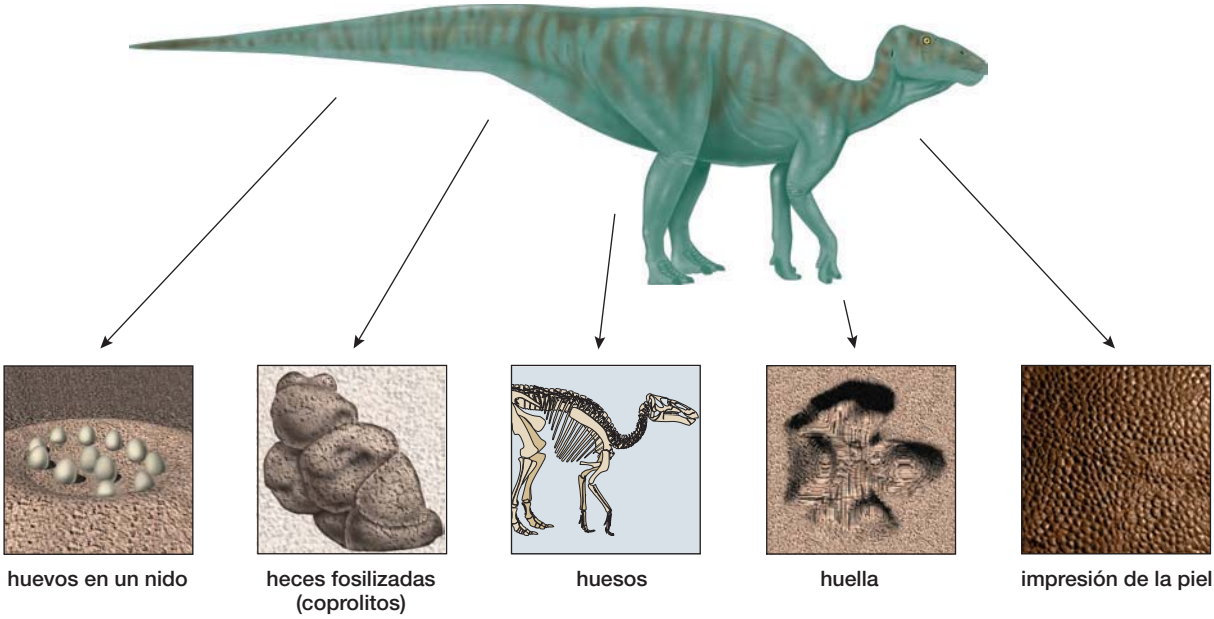
Algunos científicos plantearon que la vida había evolucionado

Algunos científicos del siglo XVIII se atrevieron a especular que las especies habían cambiado a través del tiempo. Por ejemplo, el naturalista francés Georges Louis LeClerc (1707-1788), conocido con el título de conde de Buffon, sugirió que quizá la creación original suministró un número relativamente reducido de especies fundadoras y que algunas de las especies modernas fueron "concebidas por la Naturaleza y producidas por el Tiempo"; es decir, que cambiaron con el tiempo mediante procesos naturales.

Los descubrimientos de fósiles demostraron que la vida había cambiado a través del tiempo

Conforme Buffon y sus contemporáneos ponderaban las repercusiones de los nuevos descubrimientos biológicos, los avances en geología despertaron más dudas acerca de la idea de que las especies permanecían inalterables. Fueron especialmente importantes los descubrimientos —durante las excavaciones para construir caminos, minas y canales— de fragmentos de roca que parecían ser parte de organismos vivos. La gente tenía conocimiento de tales objetos desde el siglo XV, pero la mayoría pensaba que se trataba de rocas comunes que el viento, el agua o las personas labraron hasta darles forma de seres vivos. Sin embargo, a medida que se descubrían más y más rocas con formas de organismos, se hizo evidente que se trataba de **fósiles**: restos o rastros conservados de organismos que murieron hace mucho tiempo (FIGURA 14-3). Muchos fósiles son huesos, madera, conchas o sus huellas en fango que se petrificó, o convirtió en piedra. Los fósiles también comprenden otros tipos de rastros conservados, como pisadas, madrigueras, granos de polen, huevos y heces fecales.

A principios del siglo XIX, algunos investigadores pioneros se dieron cuenta de que también era significativa la manera en que los fósiles estaban distribuidos en la roca. Muchas rocas aparecen en capas, las capas más recientes se ubican sobre las capas más antiguas. El topógrafo británico William Smith (1769-1839), quien estudió capas de rocas y los fósiles incrustados en ellas, reconoció que algunos fósiles siempre se encontraban en las mismas capas de roca. Más aún, la organización de los fósiles y de las capas de roca eran consistentes: el fósil de tipo A siempre se encontraba en una capa de roca asentada debajo de una capa más reciente que contenía el fósil de tipo B, que a su vez se ubicaba debajo de una capa aún más reciente donde se encontraba el fósil de tipo C, y así sucesivamente.



▲ **FIGURA 14-3 Tipos de fósiles** Cualquier parte o rastro conservado de un organismo es un fósil.

Los científicos de esa época también descubrieron que los restos fósiles mostraban una notable variación gradual en su forma. La mayoría de los fósiles encontrados en las capas de roca más antiguas eran muy diferentes de los organismos modernos, y la semejanza con los organismos modernos aumentaba de manera gradual a medida que las rocas eran cada vez más recientes. Muchos fósiles eran de especies vegetales o animales que se habían *extinguido*; es decir: ningún ejemplar de las especies vivía aún en la Tierra (**FIGURA 14-4**).

Al considerar en conjunto estos hechos, algunos científicos llegaron a una conclusión inevitable: distintos tipos de organismos vivieron en diferentes épocas del pasado.

Algunos científicos idearon explicaciones no evolutivas para los fósiles

A pesar de contar cada vez con más evidencia fósil, muchos científicos de la época no aceptaban la teoría de que las especies cambiaban y de que algunas surgieron con el transcurrir del tiempo. Con el fin de explicar la extinción de especies y al mismo tiempo dejar intacta la idea de la creación por parte de Dios, Georges Cuvier (1769-1832) propuso la teoría del *catastrofismo*. Cuvier, un paleontólogo francés, formuló la hipótesis de que en un principio se creó una cantidad inmensa de especies. Catástrofes sucesivas (como el diluvio universal descrito en la Biblia) produjeron las capas de roca y destruyeron muchas especies, y algunos de sus restos se fosilizaron en el proceso. Según esta teoría, los organismos del mundo moderno son las especies que sobrevivieron a las catástrofes.

La geología ofreció pruebas de que la Tierra es sumamente antigua

La hipótesis de Cuvier de un mundo moldeado por catástrofes sucesivas fue cuestionada por el trabajo del geólogo Charles Lyell (1797-1875). Con base en el pensamiento de James Hutton (1726-1797), Lyell consideró las fuerzas del viento, el agua y los volcanes, y llegó a la conclusión de que no había necesidad de recurrir a las catástrofes para explicar los descubrimientos de la geología. ¿Acaso los ríos desbordados no depositan capas de sedimentos? ¿Los flujos de lava no producen capas de basalto? ¿No debe concluirse, entonces, que las capas de roca son una prueba de procesos naturales ordinarios, que ocurren de manera repetida en el transcurso de periodos prolongados? Este concepto acerca de que el paisaje actual de la Tierra se produjo por la acción de los mismos procesos geológicos graduales que se observan en la actualidad, se llama *uniformitarismo*. La aceptación del uniformitarismo por parte de la comunidad científica de la época tuvo un profundo impacto, pues supone la idea de que la Tierra es sumamente antigua.

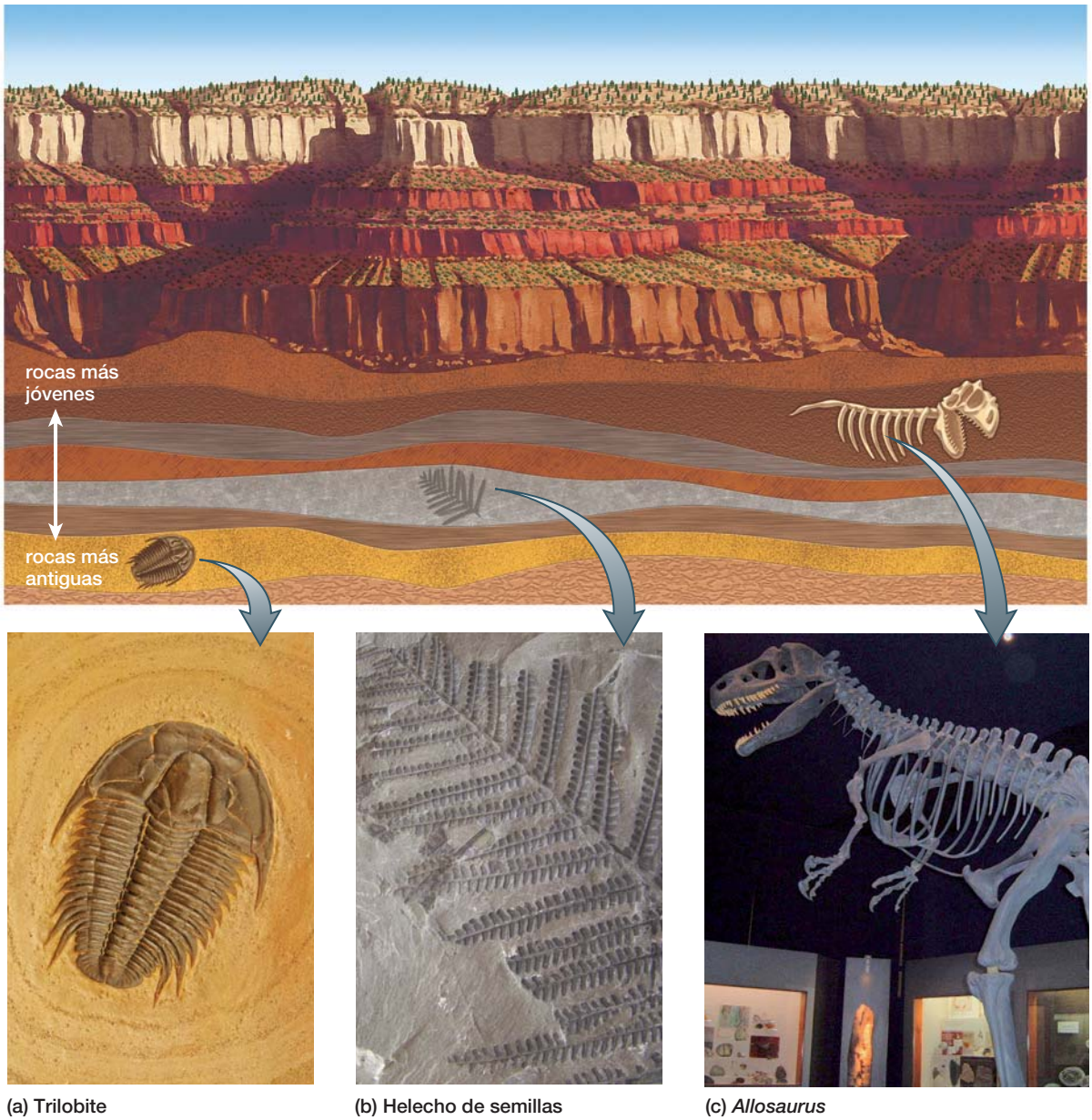
Antes de la publicación en 1830 de las pruebas de Lyell que sustentaban el uniformitarismo, algunos científicos pensaban que la Tierra podría tener tan sólo unos cuantos miles de años de antigüedad. Por ejemplo, si se cuentan las generaciones en el Antiguo Testamento se obtiene una edad máxima de 4,000 a 6,000 años. Una Tierra así de joven plantea problemas ante la idea de que la vida evolucionó. Por ejemplo, escritores tan antiguos como Aristóteles describieron lobos, ciervos, leones y otros organismos que eran idénticos a los que existieron en Europa más de 2,000 años después. Si los organismos cambiaron tan poco durante ese periodo, ¿cómo era posible que especies completamente nuevas hubieran surgido, si la Tierra fue creada tan sólo un par de miles de años antes de la época de Aristóteles?

Pero si, como pensaba Lyell, las capas de roca con un grosor de cientos de metros se formaron mediante lentos procesos naturales, entonces la Tierra debía ser realmente antigua, con una edad de varios millones de años. De hecho, Lyell concluyó que la Tierra era eterna. Los geólogos modernos estiman que la Tierra tiene una edad aproximada de 4,500 millones de años (consulta "Investigación científica: ¿Cómo se sabe cuán antiguo es un fósil?", en la página 324).

Lyell (y Hutton, su predecesor intelectual) demostraron que había suficiente tiempo para que hubiese ocurrido la evolución. Pero, ¿cuál era el mecanismo? ¿Qué proceso pudo desencadenarla?

Algunos biólogos anteriores a Darwin propusieron mecanismos de evolución

Uno de los primeros científicos en proponer un mecanismo de evolución fue el biólogo francés Jean Baptiste Lamarck (1744-



▲ **FIGURA 14-4 Fósiles de organismos extintos** Los fósiles constituyen una sólida evidencia de que los organismos actuales no fueron creados todos de una sola vez, sino que surgieron con el transcurso del tiempo por el proceso de evolución. Si todas las especies se hubieran creado simultáneamente, no se encontraría **(a)** los primeros trilobites en capas de roca más antiguas que **(b)** los primeros helechos de semilla, los que a su vez no se encontrarían en capas más antiguas que **(c)** los dinosaurios, como el *Allosaurus*. Los trilobites aparecieron por primera vez hace alrededor de 520 millones de años, los helechos de semillas alrededor de hace 380 millones de años y los dinosaurios hace aproximadamente 230 millones de años.

1829). A Lamarck le impresionó la secuencia de organismos en las capas de roca. Observó que los fósiles más antiguos tienden a ser más simples, en tanto que los fósiles más recientes tienden a ser más complejos y más parecidos a los organismos actuales. En 1801 Lamarck planteó la hipótesis de que los organismos evolucionan mediante la herencia de características adquiridas, un proceso por el que los organismos vivos sufren modificaciones en función del uso o desuso de algunas de sus partes, y heredan estas modificaciones a sus descendientes. ¿Por qué tendría que modificarse el cuerpo de los organismos? Lamarck propuso que todos los organismos poseen un impulso innato hacia la perfección. Por ejemplo, si los antepasados de las jirafas intentaban aumentar su ración alimenticia al estirarse para comer las hojas que crecían a gran altura en los árboles, sus cuellos se alargaban un poco en consecuencia. Sus descendientes heredarían este cuello más largo y luego se estirarían aún más para alcanzar hojas todavía más altas. Con el tiempo, este proceso produciría las jirafas modernas, con cuellos en verdad muy largos.

En la actualidad se sabe cómo funciona la herencia y puedes ver que el proceso evolutivo propuesto por Lamarck no podría funcionar tal como él lo describió. Las características adquiridas no se heredan. El hecho de que un futuro padre levante pesas no significa que su hijo parecerá un campeón de culturismo. Sin embargo, recuerda que en tiempos de Lamarck todavía no se descubrían los principios de la herencia. (Gregorio Mendel nació algunos años antes de la muerte de Lamarck, y su trabajo con la herencia en plantas de chícharo no se reconoció de manera universal sino hasta 1900; consulta las páginas 181-182.) De

cualquier forma, la idea de Lamarck de que la herencia desempeña una función importante en la evolución, tuvo una influencia notable en los biólogos posteriores, quienes descubrieron el mecanismo clave de la evolución.

Darwin y Wallace plantearon un mecanismo de evolución

A mediados del siglo XIX, cada vez más biólogos concluyeron que las especies existentes habían evolucionado de otras que les precedieron. Pero, ¿cómo lo hicieron? En 1858, Charles Darwin (1809-1882) y Alfred Russel Wallace (1823-1913), cada uno por su lado, aportaron pruebas convincentes de que la evolución era impulsada por un proceso simple, pero poderoso.

Aunque sus antecedentes sociales y su educación eran muy distintos, Darwin y Wallace eran muy semejantes en algunos aspectos. Ambos viajaron mucho por los trópicos y estudiaron las plantas y animales que habitaban esas regiones. También descubrieron que algunas especies diferían sólo en algunos aspectos (**FIGURA 14-5**). Darwin y Wallace estaban familiarizados con los fósiles que se habían descubierto, los cuales mostraban una tendencia a aumentar su complejidad con el paso del tiempo. Por último, ambos conocían los estudios de Hutton y Lyell, quienes proponían que la Tierra era sumamente antigua. Estos hechos sugirieron a Darwin y a Wallace que las especies cambian con el tiempo. Los dos buscaban el mecanismo capaz de provocar tal cambio evolutivo.

De estos dos hombres, Darwin fue el primero en plantear un mecanismo para la evolución, que describió en un ensayo escrito en 1842. Sin embargo, no lo publicó quizá porque sentía temor de la controversia que generaría la publicación. Algunos historiadores se preguntan si Darwin habría publicado su trabajo alguna vez de no haber recibido —16 años después— el borrador de un documento de Wallace que contenía ideas notablemente similares a las suyas. Darwin comprendió que no podía esperar más.

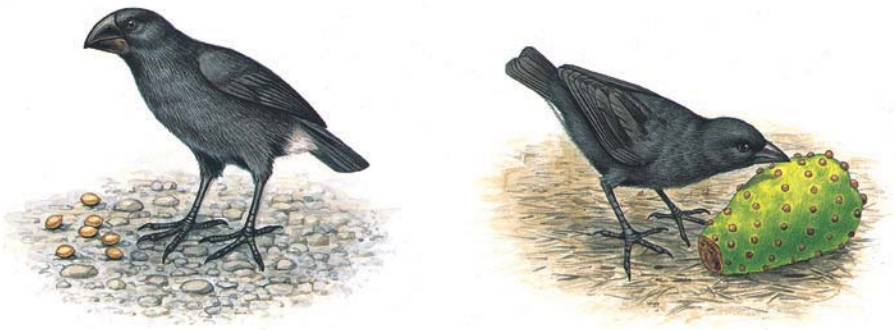
En artículos independientes pero similares que presentaron a la Linnaean Society de Londres en 1858, Darwin y Wallace describieron el mismo mecanismo de la evolución. En un principio, sus artículos tuvieron poca repercusión. De hecho, el secretario de la Sociedad escribió en su informe anual que nada interesante había ocurrido ese año. Por fortuna, al año siguiente, Darwin publicó su monumental obra, *El origen de las especies por medio de la selección natural*, que atrajo gran atención hacia las nuevas ideas acerca de la forma en que evolucionan las especies. (Para aprender más acerca de la vida de Darwin, consulta "Investigación científica: Charles Darwin. La naturaleza era su laboratorio", en la página 272.)

14.2 ¿CÓMO FUNCIONA LA SELECCIÓN NATURAL?

Darwin y Wallace propusieron que la inmensa variedad de excelentes diseños de vida surgió por un proceso de descendencia con modificación, en el que los individuos de cada generación difieren ligeramente de los miembros de la generación anterior. A lo largo de periodos prolongados, estas pequeñas diferencias se acumulan para producir grandes transformaciones.

La teoría de Darwin y Wallace se basa en cuatro postulados

El razonamiento que condujo a Darwin y Wallace a su propuesta de proceso de evolución resulta ser sorprendentemente simple y



(a) Pinzón grande de tierra, con pico adaptado para semillas grandes

(b) Pinzón pequeño de tierra, con pico adaptado para semillas pequeñas

(c) Pinzón gorjeador, con pico adaptado para insectos

(d) Pinzón arbóreo vegetariano, con pico adaptado para hojas

◀ **FIGURA 14-5 Los pinzones de Darwin, residentes de las islas Galápagos** Darwin estudió un grupo de especies estrechamente relacionadas de pinzones en las Islas Galápagos. Cada especie se especializa en comer un tipo distinto de alimento y tiene un pico con tamaño y forma característicos, porque la selección natural favoreció a los individuos más aptos para explotar eficientemente cada fuente de alimento local.

Investigación científica

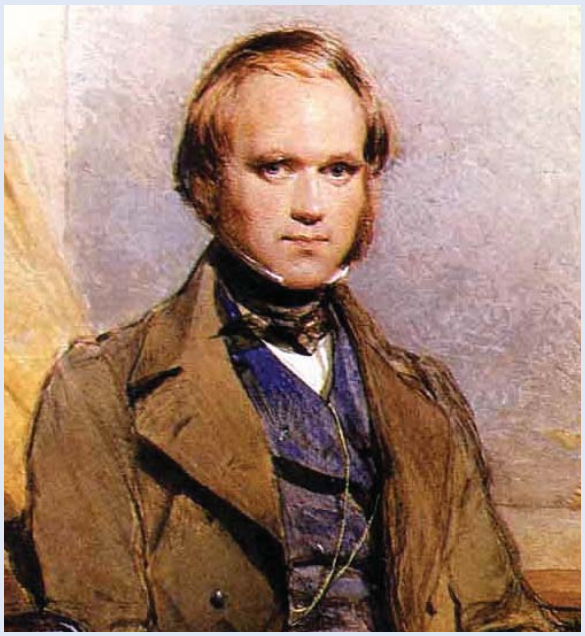
Charles Darwin. La naturaleza era su laboratorio

En 1831, cuando Charles Darwin tenía 22 años (**FIGURA E14-1**), obtuvo el puesto de "caballero de compañía" del capitán Robert Fitzroy en el HMS *Beagle*. El *Beagle* pronto se embarcó en una expedición de exploración que duró cinco años, primero a lo largo del litoral de América del Sur y luego alrededor del mundo.

El viaje de Darwin a bordo del *Beagle* sembró las semillas de su teoría sobre la evolución. Además de sus funciones como acompañante del capitán, Darwin fungió como el naturalista oficial de la expedición ya que sus tareas consistían en observar y recolectar especímenes geológicos y biológicos. El *Beagle* navegó hacia América del Sur e hizo muchas escalas a lo largo de su costa. Ahí, Darwin observó las plantas y los animales de los trópicos y quedó asombrado por la diversidad de especies en comparación con las de Europa.

Aunque abordó el *Beagle* convencido de la permanencia de las especies, sus experiencias le llevaron muy pronto a poner en duda esta idea. Darwin descubrió una serpiente con extremidades posteriores rudimentarias, a la cual calificó de "vía mediante la cual la naturaleza une los lagartos con las serpientes" (**FIGURA E14-2**). Darwin también advirtió que los pingüinos usaban sus alas como remos en el agua y no para volar, y observó otra serpiente que no tenía cascabel pero hacía vibrar la cola como dicha especie. Si el creador hubiese diseñado individualmente a cada animal en su forma presente, en armonía con su medio ambiente actual, ¿qué propósito podrían tener estos arreglos provisionales?

Tal vez la escala más importante del viaje fue el mes que permaneció en las islas Galápagos, cerca de la costa noroccidental de América del Sur. Ahí, Darwin halló tortugas enormes. En estas diversas islas habitaban tipos claramente diferentes de tortugas. Darwin también encontró varios tipos de pinzones y, como con las tortugas, distintas islas tenían pinzones un poco diferentes. ¿Sería posible que las diferencias entre estos organismos hubieran surgido después de quedar aislados unos de otros en islas separadas? La diversidad de tortugas y pinzones le obsesionó durante muchos años.



▲ **FIGURA E14-1 Charles Darwin en su juventud**

▲ **FIGURA E14-2 Vestigios de extremidades posteriores en una serpiente** Algunas serpientes tienen pequeños "espolones" donde sus lejanos antepasados tenían extremidades posteriores. En algunas especies, estas estructuras vestigiales inclusive conservan garras.

En 1836, Darwin regresó a Inglaterra y desde entonces se le consideró uno de los naturalistas más destacados de su época. Pero en su mente estaba siempre presente, atormentándolo, el problema de cómo llegaron a diferenciarse las poblaciones aisladas.

A partir de su experiencia como naturalista, Darwin comprendió que los miembros de una especie por lo general compiten mutuamente para sobrevivir. También reconoció que los ganadores y perdedores de la competencia no se determinan al azar, sino por las características y habilidades de los individuos competidores. En palabras de su colega Alfred Wallace: "Quienes año con año sobreviven a esta terrible destrucción deben ser, en conjunto, aquellos que cuentan con alguna pequeña superioridad que les permite escapar a cada forma especial de muerte a la que la gran mayoría sucumbe". Darwin comprendió que si los descendientes heredaban estas "pequeñas superioridades", las especies evolucionarían mediante selección natural. Escribió que "bajo estas circunstancias, las variaciones favorables tenderían a conservarse, y las desfavorables, a destruirse" y que "el resultado... sería la formación de nuevas especies. Así, tuve por fin una teoría con la que podía trabajar".

Cuando Darwin publicó finalmente *El origen de las especies,* en 1859, sus pruebas resultaron abrumadoras. Si bien las repercusiones no se comprendieron plenamente durante varias décadas, la teoría de Darwin de la evolución por selección natural se convirtió en un concepto unificador en prácticamente todo el campo de la biología.

directo. Se basa en cuatro postulados acerca de las **poblaciones**, es decir, todos los individuos de una especie en una área particular.

Postulado 1 Los individuos varían en una población. Cada uno de los integrantes de una población difiere de los demás en muchos aspectos.
Postulado 2 Los caracteres se heredan de padres a descendientes. Al menos algunas de las diferencias entre los miembros de una población se deben a características que pueden transmitirse de los progenitores a la descendencia.
Postulado 3 Algunos individuos no logran sobrevivir y reproducirse. En cada generación, algunos individuos de una población sobreviven y se reproducen con éxito, pero otros no.
Postulado 4 La supervivencia y la reproducción no están determinadas por el azar. El destino de los individuos no está determinado completamente por el azar o la suerte. En vez de ello, la probabilidad de supervivencia y reproducción de un individuo depende de sus características. Los individuos con caracteres que les confieren ventajas sobreviven más tiempo y dejan mayor número de descendientes, un proceso conocido como **selección natural**.

Darwin y Wallace comprendieron que, si los cuatro postulados eran verdaderos, las poblaciones inevitablemente cambiarían a través del tiempo. Si los miembros de una población tienen caracteres diferentes, y si los individuos mejor adaptados a su medio ambiente dejan más descendencia y transmiten sus caracteres favorables a la siguiente generación, entonces los caracteres favorables serán más comunes en las generaciones posteriores. Las características de la población cambiarán ligeramente con cada generación. Este proceso es la evolución por selección natural.

¿Son verdaderos los cuatro postulados? Darwin así lo pensaba y dedicó buena parte de *El origen de las especies* a describir evidencia que lo sustentara. Examina brevemente cada postulado, en algunos casos con la ventaja del conocimiento que no estaba disponible para Darwin y Wallace.

Postulado 1: los individuos varían en una población

La precisión del postulado 1 es evidente para quienquiera que haya observado gente dentro de una habitación llena. Las personas difieren en estatura, color de ojos, de piel y muchas otras características físicas. La misma variabilidad se presenta en poblaciones de otros organismos, aunque esto podría ser menos obvio para el observador casual (**FIGURA 14-6**). Ahora se sabe que las variaciones en las poblaciones naturales surgen enteramente por el azar, como resultado de mutaciones aleatorias en el ADN (*véanse* las páginas 213-214 y 229-231). Por ende, las diferencias entre individuos se extienden al nivel molecular. La razón de que las pruebas de ADN permitan relacionar sangre en la escena del crimen con un sospechoso es que la secuencia exacta del ADN de cada persona es única.

Postulado 2: Los caracteres se heredan de padres a descendientes

Cuando Darwin publicó *El origen de las especies* todavía no se descubrían los principios de la genética. Por consiguiente, aunque la observación de la gente, las mascotas y los animales de granja parecía indicar que la descendencia generalmente se parece a sus progenitores, Darwin y Wallace no contaban con evidencias científicas que fundamentaran el postulado 2. Sin embargo, el trabajo posterior de

▲ **FIGURA 14-6 Variación en una población de caracoles**
Aunque todos estos caracoles son miembros de la misma población, no hay dos iguales.

PREGUNTA Para generar la variabilidad en estructuras y comportamientos que se necesitan para la selección natural, ¿se requiere la reproducción sexual?

Mendel demostró de manera concluyente que hay caracteres particulares que pueden transmitirse a la descendencia. Desde la época de Mendel, los investigadores en el campo de la genética han producido una imagen detallada de cómo funciona la herencia.

Postulado 3: algunos individuos no logran sobrevivir y reproducirse

La formulación de Darwin del postulado 3 tuvo una fuerte influencia del *Ensayo sobre el principio de la población* (1798) de Thomas Malthus, que describía los peligros del crecimiento sin control de las poblaciones humanas. Darwin estaba muy consciente de que los organismos pueden producir mucha más descendencia de la que se requiere sólo para reemplazar a los progenitores. Por ejemplo, calculó que una sola pareja de elefantes se multiplicaría hasta constituir una población de 19 millones en 750 años si cada descendiente tuviera seis hijos.

Pero el mundo no está invadido de elefantes. El número de elefantes, al igual que el número de individuos en la mayoría de las poblaciones naturales, tiende a permanecer relativamente constante. Por tanto, deben nacer más organismos que sobrevivan el tiempo suficiente para reproducirse. En cada generación, muchos individuos deben morir jóvenes. Incluso entre los que sobreviven, muchos no se reproducen, engendran pocos descendientes o producen una descendencia poco vigorosa que no logra sobrevivir ni reproducirse. Como cabría esperar, siempre que los biólogos hacen un conteo de la progenie en una población, encuentran que algunos individuos tienen más descendientes que otros.

Postulado 4: la supervivencia y la reproducción no están determinadas por el azar

Si la reproducción desigual es la norma en las poblaciones, ¿qué determina cuáles individuos dejan más descendientes? Una gran

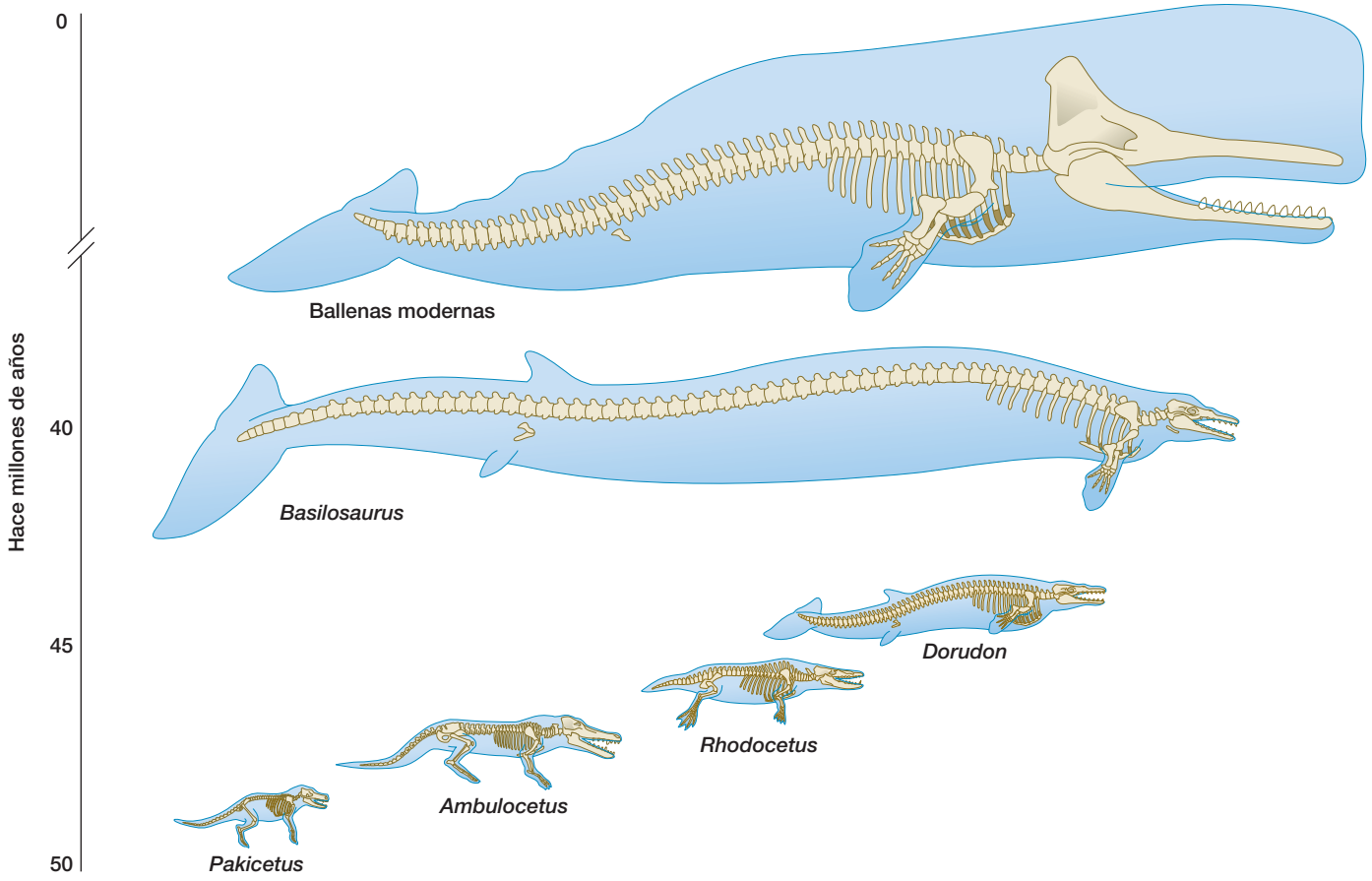
cantidad de evidencia científica ha demostrado que el éxito reproductivo depende de las características de un individuo. Por ejemplo, los científicos descubrieron que los elefantes marinos machos más grandes en una población de California tienen más descendencia que los de menor tamaño (porque las hembras prefieren aparearse con los machos grandes). En una población de Colorado, las plantas llamadas boca de dragón con flores blancas tienen más descendencia que las plantas con flores amarillas (porque los polinizadores encuentran más atractivas las flores blancas). En el cuerpo de un paciente de hospital, las bacterias de tuberculosis resistentes a un antibiótico se reprodujeron más rápidamente que las sensibles al antibiótico (porque el paciente era tratado con antibióticos). Tales resultados, y cientos de otros similares, demuestran que, en la competencia por sobrevivir y reproducirse, los ganadores se determinan no por el azar, sino por los caracteres que poseen.

La selección natural modifica las poblaciones con el paso del tiempo

La observación y los experimentos sugieren que los cuatro postulados de Darwin y Wallace son sólidos. La lógica sugiere que la consecuencia resultante debe ser el cambio a lo largo del tiempo en las características de las poblaciones. En *El origen de las especies*, Darwin propuso el siguiente ejemplo: "Tomemos el caso de un lobo, que se alimenta de diversos animales y [los] atrapa mediante... velocidad... Los lobos más veloces y esbeltos tendrían las mejores posibilidades de sobrevivir, y de esta forma de conservarse o ser seleccionados... Ahora bien, si un leve cambio innato de hábito o estructura beneficiara a un lobo individual, éste tendría la mayor probabilidad de sobrevivir y dejar descendientes. Algunas de sus crías probablemente heredarían los mismos hábitos o estructuras y, mediante la repetición de este proceso, se podría formar una nueva variedad". El mismo argumento sería aplicable a las presas del lobo; las más rápidas o las que están más alerta tendrían mayores posibilidades de evadir a sus depredadores y transmitirían dichos caracteres a su progenie.

Observa que la selección natural actúa sobre los individuos dentro de una población. La influencia de la selección sobre el destino de los individuos a la larga tiene consecuencias para la población en su totalidad. Al paso de las generaciones, la población cambia conforme aumenta el porcentaje de individuos que heredan caracteres favorables. Un individuo no evoluciona, pero una población sí lo hace.

Aunque resulta más fácil comprender cómo la selección natural generaría cambios dentro de una misma especie, en circunstancias adecuadas el proceso puede producir especies completamente *nuevas*. En el capítulo 16 estudiarás las circunstancias que dan origen a especies nuevas.



▲ **FIGURA 14-7 La evolución de la ballena** Durante los últimos 50 millones de años, las ballenas evolucionaron de ser animales terrestres de cuatro patas, a remadores semiacuáticos, a nadadores acuáticos con patas traseras encogidas, hasta los habitantes del océano con cuerpo liso de la actualidad.

PREGUNTA La historia fósil de algunos tipos de organismos modernos, como los tiburones y cocodrilos, muestra que su estructura y apariencia cambió muy poco a lo largo de cientos de millones de años. Esta falta de cambio, ¿es evidencia de que tales organismos no evolucionaron con el paso del tiempo?

14.3 ¿CÓMO SABEMOS QUE OCURRIÓ LA EVOLUCIÓN?

En la actualidad, la evolución es una teoría científica aceptada. Recuerda, del capítulo 1, que una teoría científica es una explicación general de fenómenos naturales importantes, desarrollada a través de amplias observaciones reproducibles. Un conjunto abrumador de datos respalda la conclusión de que la evolución ocurrió. Las líneas fundamentales de prueba proceden de los fósiles, la anatomía comparada (estudio de cómo las estructuras anatómicas difieren entre las especies), la embriología, la bioquímica y la genética.

Los fósiles ofrecen evidencias del cambio evolutivo al paso del tiempo

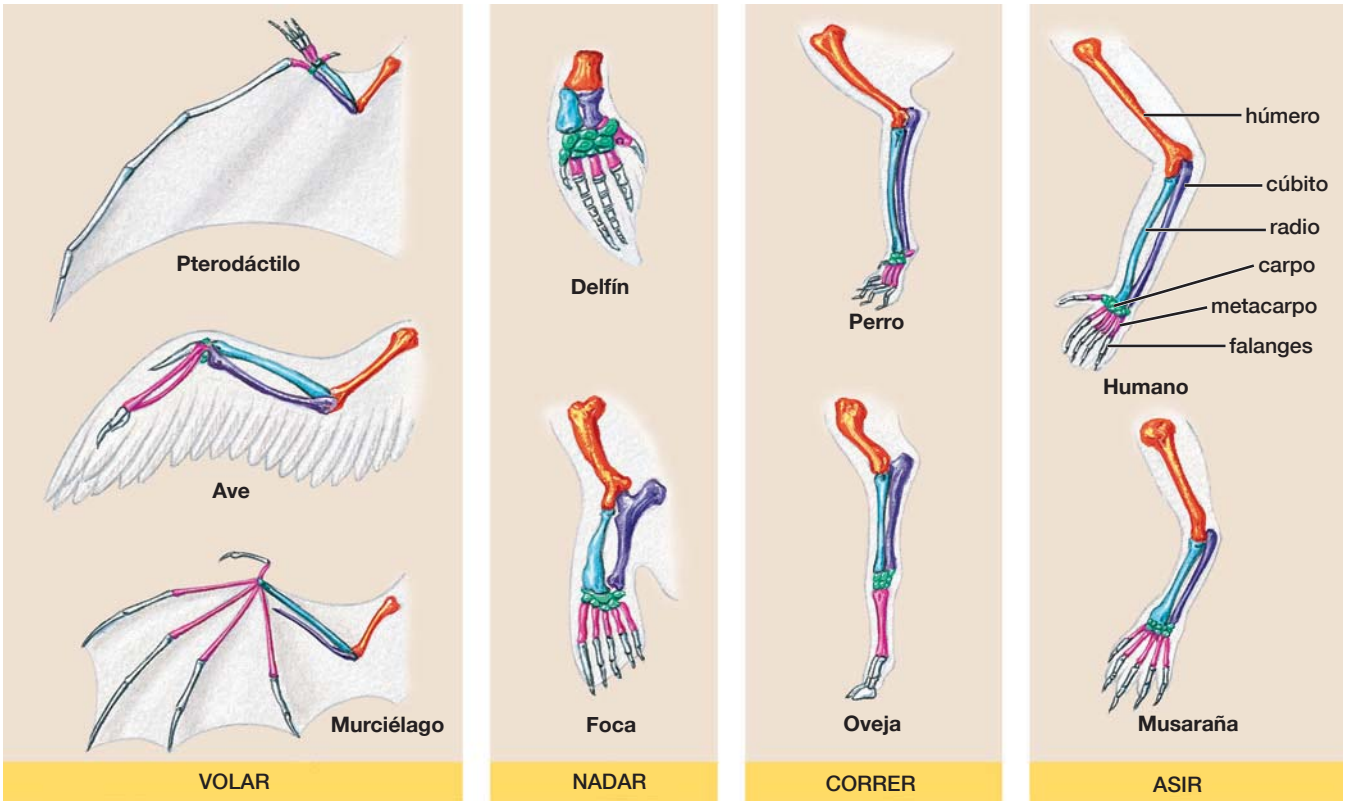
Si es cierto que muchos fósiles son los restos de especies ancestrales de las especies modernas, cabe esperar el descubrimiento de series progresivas de fósiles que partan de un organismo antiguo, pasen por varias etapas intermedias y culminen en una especie moderna. De hecho, esas series progresivas se han encontrado. Por ejemplo, los fósiles de los antepasados de las ballenas modernas ilustran las etapas en la evolución de una especie acuática a partir de ancestros terrestres (**FIGURA 14-7**). Series de fósiles pertenecientes a jirafas, elefantes, caballos y moluscos también muestran la evolución de sus estructuras corporales con el transcurso del tiempo. Estas series de fósiles sugieren que las nuevas especies evolucionaron a partir de especies previas y tomaron su lugar.

La anatomía comparada ofrece evidencia de la descendencia con modificación

Los fósiles brindan fotografías instantáneas del pasado, que permiten a los biólogos seguir el rastro de los cambios evolutivos, pero el examen meticuloso de los organismos actuales también ayuda a descubrir evidencia de la evolución. La comparación de los cuerpos de organismos de diferentes especies puede revelar semejanzas que sólo se explican mediante ancestros compartidos, y diferencias que sólo podrían resultar de cambios evolutivos en la descendencia de un ancestro común. De esta forma, el estudio de la anatomía comparada aporta fuerte evidencia de que diferentes especies están vinculadas mediante una herencia evolutiva común.

Estructuras homólogas ofrecen pruebas de ancestros comunes

Una estructura corporal puede modificarse mediante evolución para cumplir diferentes funciones en distintas especies. Por ejemplo, las extremidades anteriores de aves y mamíferos tienen usos diversos, como volar, nadar, correr en diferentes tipos de terreno y asir objetos como ramas de árboles y herramientas. A pesar de esta enorme diversidad de funciones, la anatomía interna de todas las extremidades anteriores de aves y mamíferos es muy similar (**FIGURA 14-8**). Parece inconcebible pensar que una misma disposición de huesos sirva para desempeñar funciones tan diversas, si cada animal se hubiera creado por separado. Sin embargo, esta



▲ **FIGURA 14-8 Estructuras homólogas** Pese a grandes diferencias en cuanto a función, las extremidades anteriores de todos estos animales contienen el mismo conjunto de huesos, heredados de un ancestro común. Los diferentes colores de los huesos resaltan las correspondencias entre las diversas especies.

PREGUNTA Recopila una lista de estructuras vestigiales humanas. Para cada estructura, menciona la correspondiente estructura homóloga en una especie no humana.

semejanza es exactamente la que se esperaría si las extremidades anteriores de aves y mamíferos provinieran de un ancestro común. Mediante selección natural, las extremidades anteriores ancestrales experimentaron diferentes modificaciones en distintos tipos de animales. Las estructuras resultantes con similitudes internas se llaman **estructuras homólogas**, lo que significa que tienen el mismo origen evolutivo, a pesar de las posibles diferencias en función o aspecto actuales.

Estructuras sin función se heredaron de los ancestros

La evolución por selección natural también ayuda a explicar la curiosa circunstancia de **estructuras vestigiales** que, al parecer, carecen de un propósito definido. Los ejemplos incluyen estructuras como los molares de los vampiros (que se alimentan de sangre y, por tanto, no mastican sus alimentos) y los huesos pélvicos de las ballenas y ciertas serpientes (FIGURA 14-9). Es claro que estas dos estructuras vestigiales son homólogas a estructuras que tienen y usan otros vertebrados (animales con columna vertebral). El hecho de que sigan existiendo en animales que no las usan se explica mejor como una especie de "equipaje evolutivo". Por ejemplo, los antiguos mamíferos a partir de los cuales evolucionaron las ballenas tenían cuatro patas y un conjunto bien desarrollado de huesos pélvicos (consulta la figura 14-7). Las ballenas no tienen patas traseras, pero poseen pequeños huesos pélvicos y de extremidades dentro de sus costados. Durante la evolución de las ballenas, la pérdida de las patas traseras les dio una ventaja: un cuerpo más aerodinámico para desplazarse dentro del agua. El resultado es la ballena moderna con pequeños huesos pélvicos inútiles.

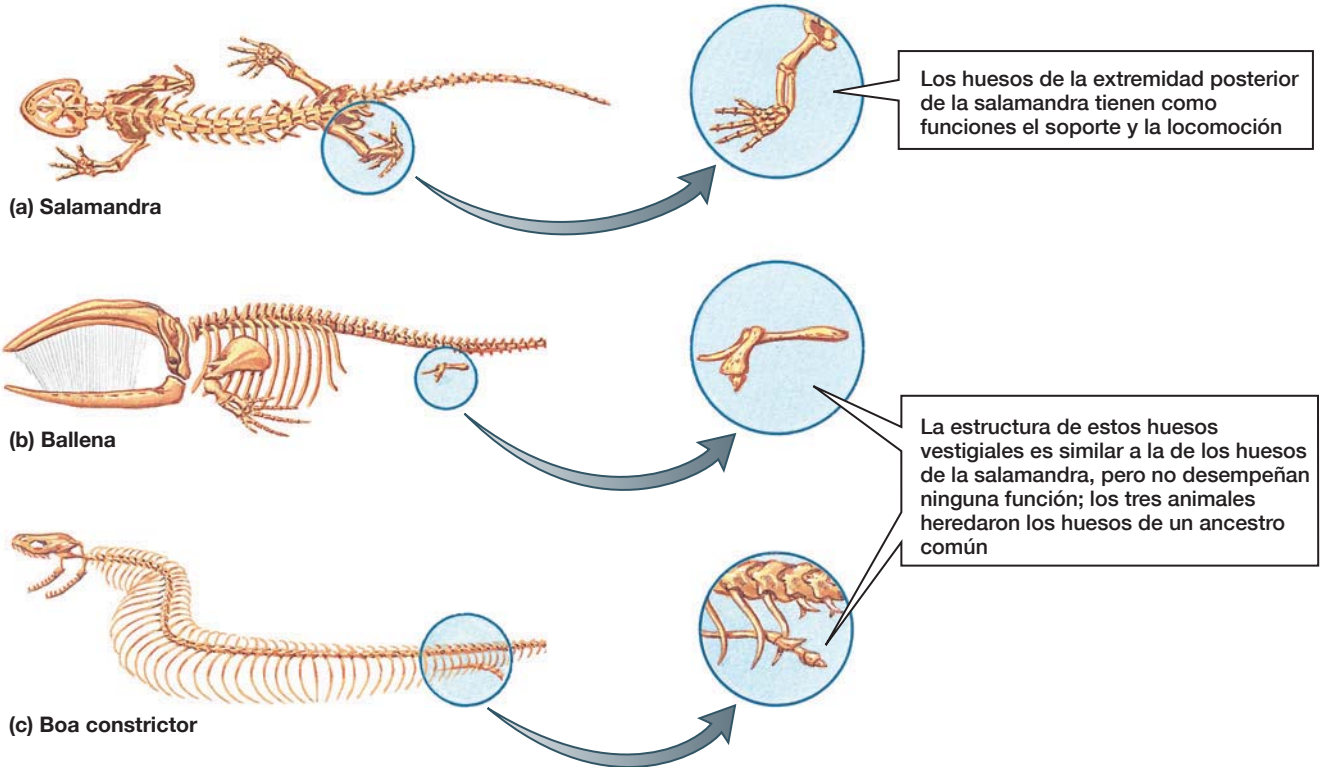
¿Te has preguntado...

por qué los dolores de espalda son tan comunes?

Entre 70 y 85% de las personas experimentará dolor lumbar en algún momento de su vida y, para muchas personas, este padecimiento es crónico. Esta situación es una consecuencia desafortunadamente dolorosa del proceso evolutivo. Los seres humanos caminan erectos sobre dos extremidades, y los ancestros distantes caminaban en cuatro patas. Por ende, para que la columna vertebral tuviera una orientación vertical, la selección natural remodeló una cuya orientación normal era paralela al suelo. La anatomía vertebral evolucionó y sufrió algunas modificaciones en respuesta a su nueva postura pero, como es frecuente con la evolución, esto tuvo un costo. La disposición de huesos y músculos que permiten el suave andar bípedo también genera compresión vertical de la columna vertebral, y la presión resultante puede causar lesiones dolorosas a los tejidos musculares y nerviosos, como sucede con frecuencia.

Algunas semejanzas anatómicas resultan de la evolución en ambientes similares

El estudio de la anatomía comparada demostró la ancestría compartida de la vida al identificar estructuras homólogas que diferentes especies heredaron de sus ancestros comunes, aunque las personas dedicadas a esta disciplina también han identificado muchas semejanzas anatómicas que no provienen de un ancestro común. En vez de ello, dichas similitudes provienen de una


(a) Salamandra
(b) Ballena
(c) Boa constrictor
Los huesos de la extremidad posterior de la salamandra tienen como funciones el soporte y la locomoción
La estructura de estos huesos vestigiales es similar a la de los huesos de la salamandra, pero no desempeñan ninguna función; los tres animales heredaron los huesos de un ancestro común

▲ FIGURA 14-9 **Estructuras vestigiales** Muchos organismos poseen estructuras vestigiales que no tienen una función evidente. **(a)** La salamandra, **(b)** la ballena y **(c)** la boa constrictor heredaron los huesos de las extremidades posteriores de un ancestro común. Dichos huesos todavía desempeñan una función en la salamandra, pero son vestigiales en la ballena y la serpiente.

evolución convergente, donde la selección natural hace que estructuras no homólogas que tienen funciones similares se parezcan entre ellas. Por ejemplo, tanto aves como insectos poseen alas, pero esta semejanza no surgió de la modificación evolutiva de una estructura que tanto aves como insectos heredaron de un ancestro común, sino que surgió de la modificación de dos estructuras no homólogas diferentes que con el tiempo originaron estructuras superficialmente similares. Puesto que la selección natural favoreció el vuelo tanto en las aves como en los insectos, los dos grupos desarrollaron estructuras superficialmente similares: las alas, que son útiles para el vuelo. Tales estructuras similares en lo externo, mas no homólogas, se denominan **estructuras análogas** (FIGURA 14-10). Por lo general, las estructuras análogas son muy diferentes en su anatomía interna, porque sus partes no provienen de estructuras ancestrales comunes.

(a) Libélula

(b) Golondrina

▲ FIGURA 14-10 **Estructuras análogas** La evolución convergente puede producir estructuras similares en lo externo que difieren anatómicamente, como las alas de **(a)** los insectos y **(b)** las aves.

PREGUNTA La cola de un pavo real y la cola de un perro, ¿son estructuras homólogas o análogas?

Las similitudes embriológicas sugieren ancestros comunes

A principios del siglo XIX, el embriólogo alemán Karl von Baer observó que todos los embriones (organismos en desarrollo en el periodo que va de la fertilización al nacimiento o salida del cascarón) de vertebrados muestran un gran parecido entre ellos en las primeras etapas de su desarrollo (FIGURA 14-11). En estas etapas embrionarias iniciales, peces, tortugas, pollos, ratones y seres humanos tienen cola y hendiduras branquiales (también llamadas ranuras branquiales). Pero entre este grupo de animales, sólo los peces conservan las branquias como adultos, y sólo peces, tortugas y ratones conservan colas apreciables.

¿Por qué vertebrados que son tan diferentes presentan etapas de desarrollo similares? La única explicación convincente es que los vertebrados ancestrales poseían genes que dirigían el desarrollo de branquias y colas. Todos sus descendientes poseen todavía esos genes. En los peces, estos genes permanecen activos durante todo el desarrollo, lo que resulta en adultos con cola y branquias totalmente desarrollados. En los seres humanos y en los pollos estos genes sólo están activos durante las etapas iniciales del desarrollo, y las estructuras se pierden o son poco notorias en los adultos.

(a) Ratón

(b) Cerdo

(c) Ser humano

▲ FIGURA 14-11 **Las etapas embrionarias revelan relaciones evolutivas** Etapas embrionarias tempranas de **(a)** un ratón, **(b)** un cerdo y **(c)** un ser humano presentan características anatómicas sorprendentemente similares.

Los análisis bioquímicos y genéticos modernos revelan el parentesco entre organismos distintos

Durante siglos, los biólogos han estado conscientes de las similitudes anatómicas y embriológicas entre organismos, pero era necesario el surgimiento de la tecnología moderna para descubrir la semejanza a nivel molecular. Las semejanzas bioquímicas entre los organismos proporcionan acaso la evidencia más sorprendente de su parentesco evolutivo. Tanto las estructuras anatómicas homólogas como las moléculas homólogas ponen de manifiesto el parentesco.

Los científicos modernos tienen acceso a una poderosa herramienta para revelar las homologías moleculares: la secuenciación de ADN. Ahora es posible determinar rápidamente la secuencia de nucleótidos en una molécula de ADN y comparar el ADN de diferentes organismos. Por ejemplo, considera el gen que codifica la proteína citocromo *c* (consulta los capítulos 11 y 12 para información acerca del ADN y cómo codifica proteínas). El citocromo *c* está presente en todas las plantas y animales (y en muchos organismos unicelulares) y desempeña la misma función en todos ellos. La secuencia de nucleótidos en el gen para citocromo *c* es similar en estas especies diversas (**FIGURA 14-12**). La presencia generalizada de la misma proteína compleja, codificada por el mismo gen y que realiza la misma función, es evidencia de que el ancestro común de plantas y animales tenía citocromo *c* en sus células. Sin embargo, al mismo tiempo, la secuencia del gen del citocromo *c* difiere un poco en diferentes especies, lo que demuestra que las variaciones surgieron durante la evolución independiente de la multitud de especies vegetales y animales de la Tierra.

Algunas similitudes bioquímicas son tan fundamentales que se extienden a todas las células vivientes. Por ejemplo:

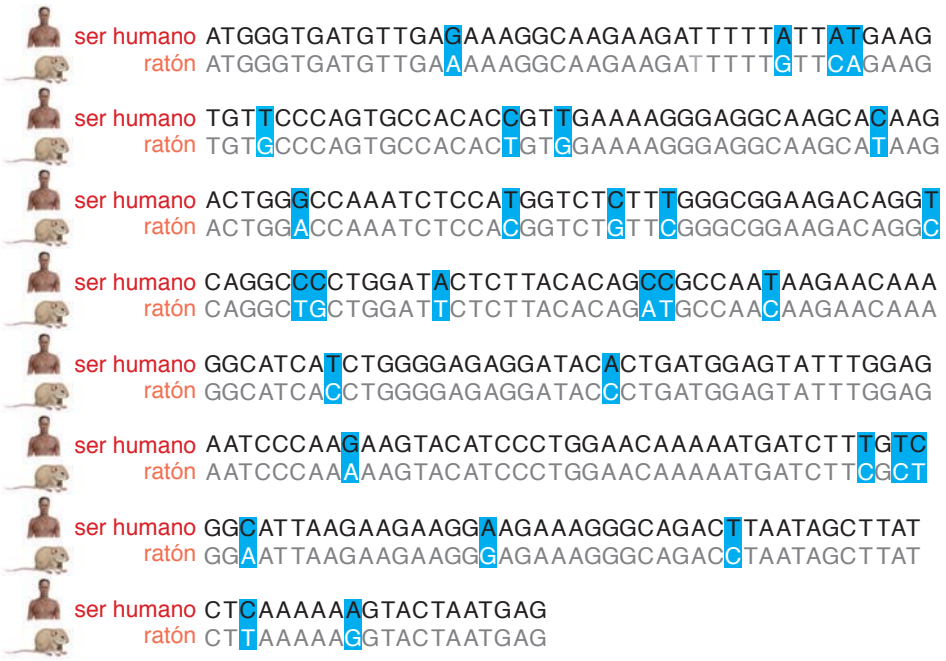
- Todas las células tienen ADN como el portador de información genética.
- Todas las células usan ARN, ribosomas y aproximadamente el mismo código genético para traducir dicha información genética en proteínas.
- Todas las células usan aproximadamente el mismo conjunto de 20 aminoácidos para construir proteínas.
- Todas las células usan ATP como portador de energía celular.

La manera más convincente de explicar el hecho de que se compartan de forma tan generalizada caracteres bioquímicos complejos y específicos es que los caracteres son homologías. Esto es, surgieron sólo una vez, en el ancestro común de todas las cosas vivientes, de donde la heredaron todos los organismos actuales.

Estudio de caso continuación

¿Qué tan útiles son las muelas del juicio?

Así como la homología anatómica puede conducir a estructuras vestigiales como las muelas del juicio en los seres humanos y las alas de las aves que no vuelan, la homología genética puede conducir a secuencias vestigiales de ADN. Por ejemplo, muchas especies de mamíferos producen una enzima, la l-gulonolactona oxidasa, que cataliza el último paso en la producción de vitamina C. Las especies que producen la enzima pueden hacerlo porque todas heredaron de un ancestro común el gen que la codifica. Sin embargo, los seres humanos no producen l-gulonolactona oxidasa, de modo que no pueden producir vitamina C ellos mismos y deben consumirla en sus dietas. Pero, aun cuando no produzcan la enzima, las células de los seres humanos contienen una hebra de ADN con una secuencia muy similar a la del gen que produce la enzima en las ratas y casi todos los demás mamíferos. No obstante, la versión humana no codifica la enzima (o proteína alguna). Esta hebra de ADN se heredó de un ancestro que el ser humano comparte con otras especies de mamíferos, pero en los seres humanos, la secuencia experimentó un cambio que la volvió no funcional. Permanece como carácter vestigial, evidencia de la ancestría compartida.



▶ **FIGURA 14-12 La semejanza molecular demuestra las relaciones evolutivas** Secuencias de ADN de los genes que codifican el citocromo *c* en un ser humano y en un ratón. De los 315 nucleótidos en el gen, sólo 30 (resaltados en azul) difieren entre las dos especies.

14.4 ¿CUÁLES SON LAS EVIDENCIAS DE QUE LAS POBLACIONES EVOLUCIONAN POR SELECCIÓN NATURAL?

Hemos observado evidencia de que la evolución proviene de muchas fuentes. Pero, ¿cuál es la prueba de que la evolución ocurre mediante el proceso de selección natural?

La reproducción controlada modifica los organismos

Una línea de evidencia que respalda la evolución por selección natural es la **selección artificial**, la reproducción de plantas y animales domésticos para producir características específicas deseables. Las diversas razas de perros ofrecen un ejemplo notable de selección artificial (FIGURA 14-13). Los perros descienden de los lobos y aun en la actualidad ambas especies se cruzarían con facilidad. Sin embargo, con raras excepciones, los perros modernos no se parecen a los lobos. Algunas razas son tan diferentes entre sí que se les consideraría como especies distintas si se encontraran en estado salvaje. Los seres humanos produjeron estos perros radicalmente diferentes en unos cuantos miles de años sólo con seleccionar repetidamente individuos con caracteres deseables para cruzarlos. Por consiguiente, es muy creíble que la selección natural pudiera producir, mediante un proceso análogo que actuara durante cientos de millones de años, el espectro de los organismos vivos. Darwin estaba tan impresionado por la conexión entre la selección artificial y la selección natural que dedicó a este tema un capítulo entero de *El origen de las especies*.

(a) Lobo gris

(b) Perros diversos

▲ FIGURA 14-13 **La diversidad de los perros ilustra la selección artificial** Una comparación de **(a)** el perro ancestral (lobo gris, *Canis lupus*) con **(b)** varias razas de perros en la actualidad. La selección artificial practicada por los seres humanos produjo gran divergencia en el tamaño y forma de los perros en unos cuantos miles de años.

La evolución por selección natural ocurre en la actualidad

La lógica de la selección natural no brinda razones que hagan pensar que el cambio evolutivo se limita al pasado. Al fin y al cabo, la variación hereditaria y la competencia por el acceso a los recursos sin duda no se limitan al pasado. Si Darwin y Wallace tuvieron razón en cuanto a que esas condiciones llevan inevitablemente a la evolución por selección natural, entonces los observadores y experimentadores científicos tendrían que ser capaces de detectar el cambio evolutivo mientras éste ocurre, y lo han hecho. A continuación, considera algunos ejemplos que te permitirán ver la selección natural en acción.

Cuando hay menos depredadores, puede evolucionar la coloración más brillante

En la isla de Trinidad, los peces millón (guppis) viven en arroyos donde también habitan varias especies de peces depredadores más grandes, que suelen alimentarse de guppis (FIGURA 14-14). Sin embargo, en las partes más altas de estos arroyos, el agua no tiene la profundidad que necesitan los depredadores y los guppis están a salvo de ellos. Cuando los científicos compararon un grupo de guppis machos en una zona situada corriente arriba con guppis

▲ FIGURA 14-14 **Los guppis evolucionan para volverse más coloridos en ambientes sin depredadores** Los guppis machos (arriba) tienen colores más brillantes que las hembras (abajo). Algunos guppis machos son más coloridos que otros. En algunos ambientes se seleccionan los machos más brillantes; en otros se seleccionan los machos menos vistosos.

de un área corriente abajo, descubrieron que los primeros tenían una coloración mucho más brillante que los guppis del otro grupo. Los científicos sabían que la fuente de la población que vivía corriente arriba eran guppis que encontraron su camino hacia aguas menos profundas muchas generaciones atrás.

La explicación para la diferencia en coloración entre las dos poblaciones surge de las preferencias sexuales de los guppis hembras. Las hembras prefieren aparearse con los machos de colores más brillantes; así que los machos más vistosos gozan de una gran ventaja en materia de reproducción. En las zonas donde no hay depredadores, los guppis machos con los colores brillantes que prefieren las hembras tienen más descendencia que los machos menos vistosos. Sin embargo, la coloración brillante hace a los guppis más llamativos para los depredadores y, en consecuencia, aumenta para ellos el riesgo de ser devorados. Por tanto, donde abundan los depredadores, éstos actúan como agentes de selección natural al eliminar a los machos de coloración brillante antes de que puedan reproducirse. En dichas áreas, los machos menos llamativos tienen la ventaja y engendran más descendientes. La diferencia de color entre las poblaciones de guppis corriente arriba y corriente abajo es un resultado directo de la selección natural.

La selección natural puede conducir a la resistencia a los pesticidas

La selección natural también es evidente en los numerosos casos de plagas de insectos que se vuelven resistentes a los pesticidas con los que se intenta combatirlos. Por ejemplo, hace algunas décadas, los habitantes de Florida quedaron consternados al darse cuenta de que las cucarachas se mostraban indiferentes ante un cebo envenenado anteriormente eficaz llamado Combat®. Los investigadores descubrieron que el cebo actuó como agente de selección natural. Las cucarachas a las que les gustaba el cebo morían invariablemente; las que sobrevivieron heredaron una rara mutación que hacía que les disgustara la glucosa, un tipo de azúcar presente en el jarabe de maíz utilizado como cebo en el Combat®. Para cuando los investigadores identificaron el problema, la mutación que antes era rara se había vuelto común entre la población de cucarachas urbanas de Florida. (Para más ejemplos de cómo los seres humanos influyen en la evolución, consulta el "Guardián de la Tierra: La humanidad promueve la evolución a gran velocidad".)

Por desgracia, la evolución de la resistencia a los pesticidas en los insectos es un ejemplo frecuente de selección natural en acción. Tal resistencia se ha documentado en más de 500 especies de insectos que dañan los sembradíos, y prácticamente todos los pesticidas han impulsado la evolución de la resistencia en al menos una especie de insectos. Por este fenómeno evolutivo se paga un precio muy alto. Los pesticidas adicionales que los granjeros aplican en su intento por exterminar los insectos resistentes cuestan casi dos mil millones de dólares cada año sólo en Estados Unidos, además de que añaden millones de toneladas de sustancias tóxicas al suelo y agua del planeta.

Los experimentos pueden demostrar la selección natural

Además de observar la selección natural en la naturaleza, los científicos también idearon numerosos experimentos que confirman la acción de la selección natural. Por ejemplo, un grupo de biólogos evolutivos dejaron en libertad pequeños grupos de lagartos *Anolis sagrei* en 14 pequeñas islas de las Bahamas donde antes no habitaban los lagartos (**FIGURA 14-15**). Los lagartos originales provenían de una población del Cayo Staniel, una isla con vegetación alta que incluía abundantes árboles. Por el contrario, las islas donde se

▲ **FIGURA 14-15 El tamaño de las patas del lagarto *Anolis sagrei* evoluciona en respuesta a los cambios en el ambiente**

introdujeron los pequeños grupos de colonizadores tenían pocos árboles o ninguno, y estaban cubiertas principalmente con pequeños arbustos y otras plantas de escasa altura.

Los biólogos regresaron a esas islas 14 años después de liberar a los colonizadores y descubrieron que los pequeños grupos originales de lagartos produjeron florecientes poblaciones de cientos de individuos. En las 14 islas experimentales, los lagartos tenían patas más cortas y delgadas que los lagartos de la población original del Cayo Staniel. Al parecer, en poco más de una década, las poblaciones de lagartos cambiaron en respuesta a su nuevo ambiente.

¿Por qué las nuevas poblaciones de lagartos evolucionaron para tener patas más cortas y delgadas? Las patas largas permiten correr más rápido, pero las patas más cortas permiten mayor agilidad y maniobrabilidad sobre superficies angostas. De este modo, la selección natural favorece unas patas tan largas y gruesas como sea posible, siempre y cuando permitan suficiente maniobrabilidad. Cuando los lagartos se mudaron de un ambiente con árboles de ramas gruesas a uno donde sólo había arbustos de ramas delgadas, los individuos con patas largas, antes favorables, se encontraron en desventaja. En el nuevo ambiente, los individuos de patas más cortas eran más ágiles y, en consecuencia, más capaces de escapar de los depredadores y sobrevivir para producir mayor número de crías. Por consiguiente, los miembros de generaciones posteriores tuvieron patas más cortas en promedio.

La selección actúa sobre la variación aleatoria para favorecer los fenotipos que funcionan mejor en ambientes específicos

Dos puntos importantes subyacen en los cambios evolutivos recién descritos:

- **Las variaciones sobre las que opera la selección natural son producto de mutaciones fortuitas.** La brillante coloración de los guppis de Trinidad, la aversión de las cucarachas de Florida

Guardián de la Tierra

La humanidad promueve la evolución a gran velocidad

Probablemente tú no te consideres como un gran motor de evolución. No obstante, a medida que abordas las tareas de tu vida diaria, contribuyes a lo que acaso es hoy la causa más significativa de cambio evolutivo rápido. La actividad humana ha cambiado enormemente los ambientes de la Tierra, y cuando los ambientes cambian, las poblaciones se adaptan o perecen. La lógica biológica de la selección natural, explicada tan claramente por Darwin, dice que el cambio ambiental conduce inevitablemente al cambio evolutivo. Por tanto, al cambiar el medio ambiente, los seres humanos se convirtieron en un gran agente de selección natural.

Por desgracia, muchos de los cambios evolutivos causados por las personas resultan ser malas noticias para la humanidad. El uso indiscriminado de pesticidas selecciona plagas resistentes que frustran los esfuerzos para proteger las fuentes de alimentos. Al tomar antibióticos u otros medicamentos en exceso, se seleccionaron "supergérmenes" resistentes y enfermedades que cada vez son más difíciles de tratar. La pesca excesiva en los océanos del mundo favorece a peces más pequeños que pueden deslizarse con mayor facilidad y escapar de las redes, lo que por tanto selecciona a individuos de crecimiento lento que permanecen pequeños incluso cuando son adultos maduros. Como resultado, los peces de muchas especies con importancia comercial ahora son tan pequeños que la posibilidad de extraer alimentos del mar está en riesgo.

El uso de pesticidas, antibióticos y tecnología pesquera ha provocado cambios evolutivos que amenazan la salud y el bienestar de las personas, pero el alcance de dichos cambios puede empequeñecer ante los que surgirán por la modificación humana del clima de la Tierra. Las actividades de los seres humanos, en especial las actividades que usan energía derivada de combustibles fósiles, modifica el clima al contribuir al calentamiento global. En los años por venir, la evolución de las especies estará influida por cambios ambientales asociados a un clima más caliente, como la reducción del hielo y la nieve, periodos más largos de cultivo y cambios en los ciclos de vida de otras especies que proporcionan alimento o cobijo.

Cada vez hay más evidencia de que el calentamiento global ya provoca cambios evolutivos. La evolución relacionada con el calentamiento se ha descubierto en varias especies de poblaciones vegetales y animales. Por ejemplo, algunos investigadores descubrieron que, en poblaciones norteñas de una especie de mosquito, la respuesta genéticamente programada del mosquito ante el cambio en la duración del día se ha modificado durante las últimas cuatro décadas. (Los mosquitos usan la duración del día como una pista que les dice qué época del año es.) Como resultado, ahora se necesitan días más cortos para estimular las larvas de los mosquitos para que entren a su etapa de pupa en hibernación, y la transición tiene lugar mucho más tarde en el otoño. La demora permite que las larvas saquen ventaja de la época de alimentación y crecimiento más larga producida por el calentamiento global.

En Canadá, las ardillas rojas de una colonia vigilada muy de cerca por científicos ahora producen camadas 18 días antes, en promedio, de lo que lo hacían hace 10 años (**FIGURA E14-3**). El cambio está ligado a un clima más caliente, porque ahora la primavera llega más pronto y los abetos producen semillas más temprano, el único alimento de las ardillas. Las ardillas que se aparean tempranamente obtienen una ventaja competitiva al explotar mejor el clima más cálido y comida más abundante. Y, dado que la época cuando una ardilla da a luz está influida por la constitución genética del animal, las ardillas de apareamiento temprano transmiten a sus descendientes los genes que confieren esta ventaja. Como resultado, la constitución genética de la población de ardillas está cambiando, y las ardillas de apareamiento temprano se vuelven más comunes que las de apareamiento tardío.

La evidencia disponible sugiere que el cambio climático global tendrá un enorme impacto evolutivo, lo que potencialmente afectará la evolución de casi todas las especies. ¿Cómo estos cambios evolutivos afectarán a la humanidad y a los ecosistemas de los que depende? Esta pregunta no se responde con facilidad, porque la ruta de la evolución no es predecible. Sin embargo, hay esperanza de que una monitorización cuidadosa de las especies en evolución y un conocimiento cada vez más profundo de los procesos evolutivos ayuden a dar los pasos adecuados para asegurar la salud y el bienestar de los seres humanos a medida que la Tierra se calienta.

▲ **FIGURA E14-3 Las ardillas rojas evolucionaron en respuesta al calentamiento global**

a la glucosa y las patas más cortas de los lagartos de las Bahamas no fueron *producto* de las preferencias de apareamiento de las hembras, del jarabe de maíz envenenado o de las ramas más delgadas. Las mutaciones que produjeron cada uno de estos caracteres ventajosos surgieron espontáneamente.

- **La selección natural favorece a los organismos mejor adaptados a un ambiente particular.** La selección natural no es un mecanismo para generar grados cada vez mayores de perfección. La selección natural no selecciona lo "mejor" en un sentido absoluto, sino sólo lo que es mejor en el contexto de un medio ambiente particular, que varía de un lugar a otro y puede cambiar con el paso del tiempo. Un carácter que es ventajoso bajo un conjunto de condiciones puede llegar a ser desfavorable si las condiciones cambian. Por ejemplo, en presencia de jarabe de maíz envenenado, la aversión a la glucosa produce una ventaja para una cucaracha, pero bajo condiciones naturales el rechazo de la glucosa haría que el insecto pasara por alto valiosas fuentes de alimento.

Estudio de caso otro vistazo

¿Qué tan útiles son las muelas del juicio?

Las muelas del juicio son un ejemplo entre muchas estructuras anatómicas humanas que, al parecer, ya no desempeñan alguna función importante (**FIGURA 14-16**). El mismo Darwin hizo notar la existencia de estos caracteres "sin utilidad o casi sin utilidad" en el primer capítulo de su libro *El origen de las especies* y afirmó que constituían la principal evidencia de que los seres humanos evolucionaron a partir de especies anteriores.

El vello corporal es otro carácter vestigial humano. Parece ser una reliquia evolutiva del pelaje que mantenía calientes a los ancestros distantes (y que aún brinda calor a los parientes evolutivos más cercanos, los grandes simios). No sólo se conserva el vello corporal carente de función, también se conservan los erectores del pelo, las fibras musculares que permiten a otros mamíferos esponjar su pelaje para aislarse mejor. En los seres humanos, estas estructuras vestigiales sólo provocan el efecto de "piel de gallina".

Si bien los seres humanos no tienen ni necesitan cola, sí tienen el hueso correspondiente o cóccix. El cóccix consta de algunas vértebras diminutas fundidas en una pequeña estructura en la base de la columna vertebral, en donde se hallaría una cola si tuvieran una. Las personas que nacen sin cóccix o a quienes se les extirpa quirúrgicamente no sufren consecuencias negativas.

Considera esto

Los defensores del creacionismo argumentan que no hay órganos vestigiales porque, si una estructura puede hacer *algo*, no puede considerársele inútil, incluso si al eliminarla no se produce un efecto. Por tanto, desde esta perspectiva, las muelas del juicio no son evidencia de la evolución porque, si no se extraen, *pueden* utilizarse para masticar. ¿Consideras que este argumento es convincente?

▲ **FIGURA 14-16 Muelas del juicio** Apretadas en una mandíbula sin espacio suficiente para contenerlas, las muelas del juicio con frecuencia se impactan, por lo que quedan imposibilitadas para salir a la superficie de la encía. Los dientes superior e inferior en la extrema izquierda de esta radiografía son muelas del juicio impactadas.

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

14.1 ¿Cómo se desarrolló el pensamiento evolutivo?

Históricamente, la explicación más común del origen de las especies fue la creación divina de cada especie en su forma actual, y se creía que las especies permanecían inalterables después de su creación. Esta visión fue puesta en duda por la evidencia de los fósiles, la geología y la exploración biológica de los trópicos. Desde mediados del siglo XIX, los científicos se dieron cuenta de que las especies se originan y evolucionan mediante la operación de procesos naturales que modifican la constitución genética de las poblaciones.

14.2 ¿Cómo funciona la selección natural?

Charles Darwin y Alfred Russel Wallace propusieron de forma independiente la teoría de la evolución por selección natural. Su teoría expresa las consecuencias lógicas de cuatro postulados acerca de las poblaciones. Si (1) las poblaciones son variables, (2) los caracteres variables pueden heredarse, (3) existe reproducción diferencial (desigual) y (4) las diferencias en el éxito reproductivo dependen de los caracteres de los individuos, entonces las características de los individuos exitosos serán "seleccionadas naturalmente" y se volverán más comunes con el paso del tiempo.

14.3 ¿Cómo sabemos que ocurrió la evolución?

Muchas líneas de evidencia indican que ocurrió la evolución, incluidas las siguientes:

- Los fósiles de especies antiguas tienden a ser más simples en forma que las especies modernas. Se han descubierto secuencias de fósiles que muestran una graduación de cambios de forma. Ambas observaciones se esperarían si las especies modernas evolucionaron a partir de especies más antiguas.
- Las especies que se consideran emparentadas a través de la evolución a partir de un ancestro común presentan muchas estructuras anatómicas similares. Un ejemplo son las extremidades anteriores de anfibios, reptiles, aves y mamíferos.
- Las primeras etapas del desarrollo embrionario son muy similares entre tipos muy diferentes de vertebrados.
- Las semejanzas en caracteres bioquímicos como el uso del ADN como portador de la información genética apoyan la noción de que las especies emparentadas descienden por evolución de ancestros comunes.

14.4 ¿Cuáles son las evidencias de que las poblaciones evolucionan por selección natural?

De igual modo, muchas líneas de evidencia indican que la selección natural es el principal mecanismo que dirige los cambios en las características de las especies a lo largo del tiempo, incluidas las siguientes:

- Los caracteres heredables han sido modificados rápidamente en poblaciones de plantas y animales domésticos mediante

la reproducción selectiva de los organismos con características deseadas (selección artificial). Las inmensas variaciones en especies producidas en pocos miles de años de selección artificial por los seres humanos hacen pensar de manera casi inevitable que cambios mucho más grandes pudieron realizarse por efecto de cientos de millones de años de selección natural.

- La evolución se observa en la actualidad. Las actividades tanto naturales como humanas modifican drásticamente el medio ambiente al cabo de periodos breves. Se ha observado que las características heredadas de las especies cambian de manera significativa en respuesta a estos cambios ambientales.

Términos clave

estructura análoga *277*
estructura homóloga *276*
estructura vestigial *276*
evolución *267*
evolución convergente *277*
fósil *268*
población *273*
selección artificial *279*
selección natural *273*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. La aleta de una foca es homóloga con _____ de una ave, y ambas son homólogas con _____ de un ser humano. El ala de una ave y el ala de una mariposa se describen como estructuras _____ que surgen como resultado de evolución _____. Los remanentes de estructuras en animales que no las usan, como los pequeños huesos de las patas traseras de las ballenas, se describen como estructuras _____.
2. El descubrimiento de que todos los organismos comparten el mismo código genético brinda evidencia de que todos descienden de un _____. Más evidencia la proporciona el hecho de que todas las células usan aproximadamente el mismo conjunto de _____ para construir proteínas, y todas las células usan la molécula _____ como portadora de energía.
3. Georges Cuvier apoyó un concepto llamado _____ para explicar las capas de roca con fósiles incrustados. Charles Lyell, con base en la obra de James Hutton, propuso una explicación alternativa llamada _____, que afirma que las capas de roca y muchas otras características geológicas pueden explicarse por procesos graduales que ocurrieron en el pasado tal como lo hacen en el presente. Este concepto sirvió de sustento importante para la evolución porque requirió que la Tierra fuera extremadamente _____.
4. El proceso mediante el cual las características heredadas de las poblaciones pueden cambiar con el tiempo se llama _____. La variabilidad entre los individuos es resultado de cambios aleatorios llamados _____ que ocurren en la molécula hereditaria _____.
5. El proceso mediante el cual los individuos con caracteres que brindan una ventaja en su hábitat natural tienen más éxito reproductivo se llama _____. Las personas que crían animales o plantas pueden producir grandes cambios en sus características en un tiempo relativamente corto, un proceso llamado _____.
6. El postulado 2 de Darwin afirma: _____. El trabajo de _____ proporcionó la primera evidencia experimental de este postulado.

Preguntas de repaso

1. La selección actúa sobre los individuos, pero sólo las poblaciones evolucionan. Explica por qué este enunciado es verdadero.
2. Explica la diferencia entre catastrofismo y uniformitarismo. ¿Cómo contribuyeron estas hipótesis al desarrollo de la teoría de la evolución?
3. Describe la teoría de Lamarck de la herencia de características adquiridas. ¿Por qué no es válida?
4. ¿Qué es la selección natural? Describe cómo la selección natural pudo generar una reproducción diferencial entre los ancestros de un pez depredador de nado rápido, como la barracuda.
5. Describe cómo ocurre la evolución a través de las interacciones entre el potencial reproductivo de una especie, el tamaño normalmente constante de las poblaciones naturales, la variación entre los individuos de una especie, la selección natural y la herencia.
6. ¿Qué es la evolución convergente? Cita un ejemplo.
7. ¿Cómo contribuyen la bioquímica y la genética molecular a la evidencia de que la evolución ocurre?

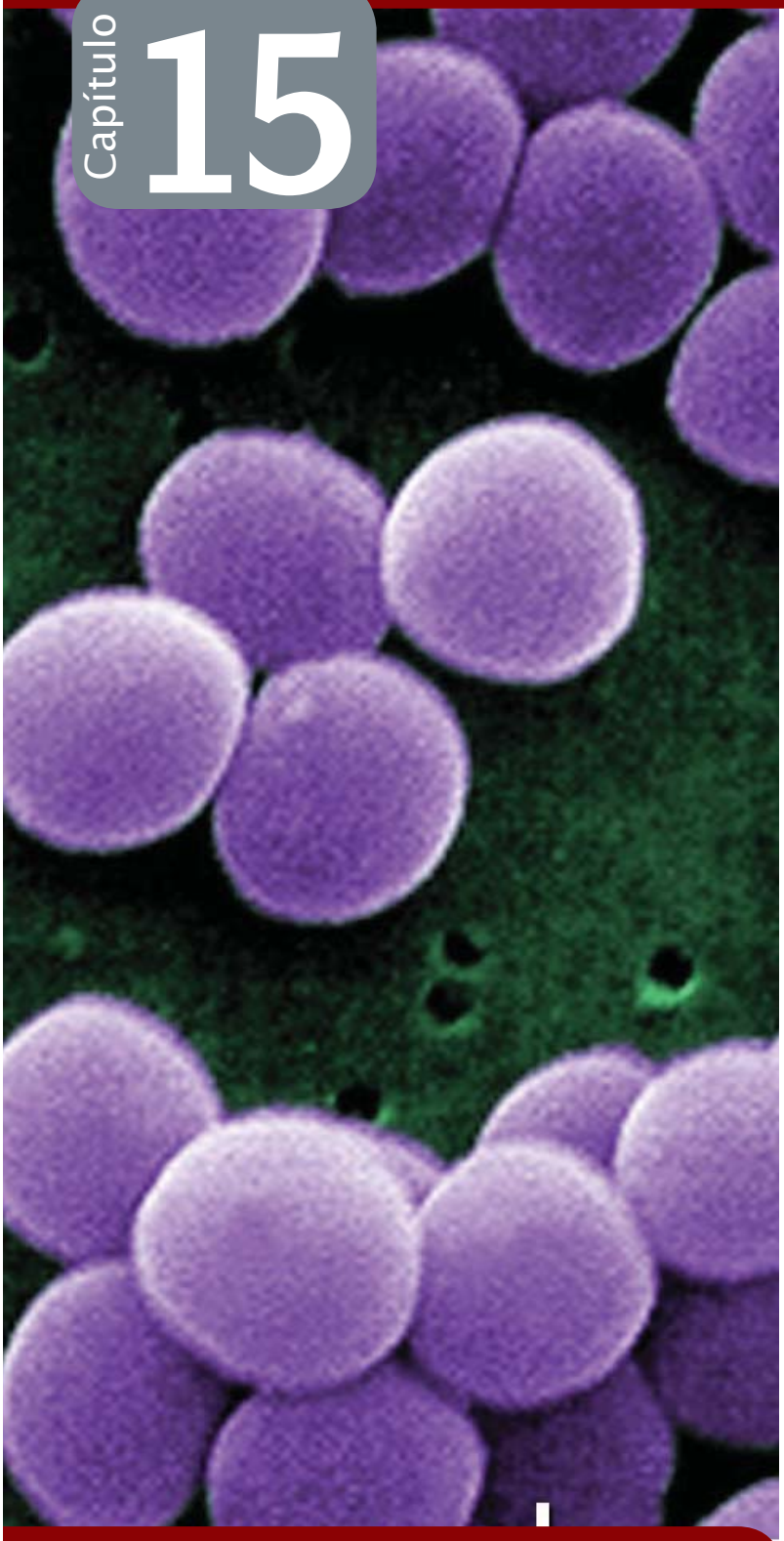
Aplicación de conceptos

1. En comentarios acerca del potencial humano no aprovechado, usualmente se dice que la persona promedio sólo usa el 10% de su cerebro. ¿Es probable que este comentario sea correcto? Explica tu respuesta en términos de selección natural.
2. Tanto la teoría de la evolución por selección natural como la teoría de la creación especial (que afirma que todas las especies fueron creadas simultáneamente por Dios) han tenido repercusiones sobre el pensamiento evolucionista. Comenta por qué una se considera una teoría científica y la otra no.
3. ¿La evolución por selección natural produce "mejores" organismos en un sentido absoluto? ¿Los seres humanos están ascendiendo por la "escala de la naturaleza"? Defiende tu respuesta.
4. ¿En qué sentido los seres humanos actúan ahora como agentes de selección sobre otras especies? Menciona algunos organismos que son favorecidos por los cambios ambientales provocados por los seres humanos.
5. El descubrimiento de Darwin y Wallace de la selección natural es una de las grandes revoluciones del pensamiento científico. Algunas revoluciones científicas se extienden fuera de su ámbito e influyen en el desarrollo de la filosofía y de la religión. ¿Esto se aplica a la evolución? ¿La idea de la evolución por selección natural afecta (o debería afectar) la forma en que los seres humanos ven su lugar en el mundo?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras actividades (disponibles en inglés).

Cómo evolucionan las poblaciones

Capítulo 15



▲ *Staphylococcus aureus*, una fuente frecuente de infecciones en los seres humanos, está entre las muchas especies de bacterias que evolucionaron para ser resistentes a los antibióticos.

Estudio de caso

Evolución de una amenaza

UN DÍA DE FEBRERO DE 2008, un estudiante de 20 años de edad llegó al centro de salud en la Western Washington University (Universidad del Oeste de Washington). Una tos persistente lo molestaba desde hacía un par de semanas; cuando sus síntomas empeoraron y comenzó a tener fiebre y vómito, buscó atención médica. El personal del centro de salud actúo rápidamente, determinó que el estudiante tenía neumonía e inició el tratamiento. Sin embargo, su condición se deterioró y fue trasladado al hospital de la localidad. Pocos días después, murió.

¿Por qué los médicos no pudieron salvar a un joven antes sano de una enfermedad que normalmente es curable? Porque la neumonía de la víctima fue causada por la bacteria *Staphylococcus aureus* resistente a la meticilina (MRSA, por sus siglas en inglés). El *Staphylococcus aureus*, a veces sólo llamado "estafilococo", es una bacteria común que puede infectar la piel, la sangre o el sistema respiratorio. Muchas infecciones por estafilococos pueden curarse con antibióticos, pero las bacterias MRSA son resistentes a los éstos y la mayor parte de los antibióticos de uso común no pueden combatirlas. Hasta hace unos 10 años, las infecciones por MRSA ocurrían de manera casi exclusiva en hospitales. Sin embargo, en la actualidad, el estafilococo resistente está muy difundido, y más del 10% de las infecciones MRSA surgen fuera de los hospitales.

En Estados Unidos, las infecciones por MRSA causan la muerte de alrededor de 19 mil personas al año. Y, por desgracia, los estafilococos no son las únicas bacterias que se están volviendo resistentes a los antibióticos. Por ejemplo, la resistencia a los antibióticos también apareció en las bacterias que causan tuberculosis, una enfermedad que ocasiona casi 2 millones de muertes al año. En un creciente número de casos de tuberculosis, la enfermedad no responde a ninguno de los medicamentos que suelen emplearse para tratarla. La resistencia a los medicamentos también es común en las bacterias que causan envenenamiento por alimentos, envenenamiento sanguíneo, disentería, neumonía, gonorrea, meningitis e infecciones de las vías urinarias. La humanidad experimenta un embate global de "supergérmenes" resistentes y enfrenta la aparición de enfermedades que no pueden curarse.

Muchos médicos y científicos creen que la forma más eficaz de combatir el surgimiento de las enfermedades resistentes es reducir el uso de antibióticos. ¿Por qué puede surtir efecto esa estrategia? Porque el ascenso vertiginoso de la resistencia a los antibióticos es consecuencia del cambio evolutivo en poblaciones de bacterias, y el agente de este cambio es la selección natural aplicada por los antibióticos. Para entender cómo surgió esta crisis y crear una estrategia para resolverla, es necesario comprender claramente los mecanismos mediante los cuales evolucionan las poblaciones.

De un vistazo

Estudio de caso Evolución de una amenaza

15.1 ¿Cómo se relacionan las poblaciones, los genes y la evolución?

Los genes y el ambiente interactúan para determinar caracteres
La poza génica es la suma de los genes de una población
La evolución es el cambio en las frecuencias alélicas dentro de una población
La población en equilibrio es una población hipotética donde no ocurre la evolución

15.2 ¿Qué causa la evolución?

Las mutaciones son la fuente original de la variabilidad genética
De cerca El principio de Hardy-Weinberg
Estudio de caso continuación Evolución de una amenaza
El flujo génico entre poblaciones cambia las frecuencias de alelos
Las frecuencias de alelos pueden derivar en poblaciones pequeñas
Guardián de la Tierra Los peligros de la reducción de la poza génica
El apareamiento dentro de una población casi nunca es aleatorio
No todos los genotipos son igualmente beneficiosos
Estudio de caso continuación Evolución de una amenaza

15.3 ¿Cómo funciona la selección natural?

La selección natural surge de una reproducción diferencial
La selección natural actúa sobre los fenotipos
BioFlix™ Mechanisms of Evolution (disponible en inglés)
Algunos fenotipos se reproducen con mayor éxito que otros
La selección influye en las poblaciones de tres formas
Estudio de caso otro vistazo Evolución de una amenaza

15.1 ¿CÓMO SE RELACIONAN LAS POBLACIONES, LOS GENES Y LA EVOLUCIÓN?

Si vives en una región con un clima estacional y tienes un perro o un gato, quizá hayas observado que su pelaje se vuelve más grueso y pesado conforme se acerca el invierno. ¿Evolucionó el animal? No. Los cambios que ves en un organismo individual en el curso de su vida no son cambios evolutivos. En vez de ello, los cambios evolutivos ocurren de una generación a otra, y hacen que los descendientes sean diferentes de sus ancestros.

Además, no es posible detectar el cambio evolutivo a través de las generaciones con observar sólo un conjunto de progenitores y descendientes. Por ejemplo, si observas que un hombre de 1.80 m de estatura tiene un hijo adulto de sólo 1.50 m de estatura, ¿concluirías que los seres humanos evolucionan para volverse más pequeños? Por supuesto que no. Más bien, si quisieras aprender más acerca del cambio evolutivo de la estatura humana, comenzarías por medir muchos seres humanos de muchas generaciones para saber si la estatura promedio cambia a través del tiempo. La evolución no es una propiedad de los individuos, sino de las poblaciones. Una **población** es un grupo que incluye a todos los miembros de una especie que vive en una región específica.

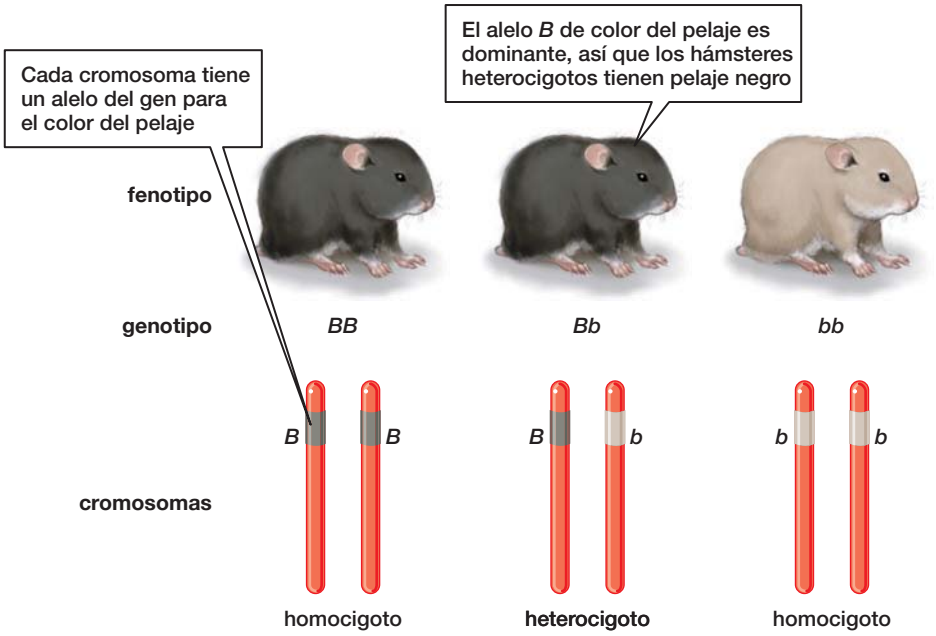
El hecho de reconocer que la evolución es un fenómeno a nivel de poblaciones fue uno de los conocimientos fundamentales que aportó Charles Darwin. No obstante, las poblaciones están compuestas por individuos, y las acciones y los destinos de éstos determinan qué características se heredarán a sus descendientes. En este sentido, la herencia proporciona el vínculo entre las vidas de los organismos individuales y la evolución de las poblaciones. Por consiguiente, el estudio de los procesos evolutivos comenzará con el repaso de algunos principios de la genética en cuanto a su aplicación a los individuos. Luego se extenderán tales principios a la genética de poblaciones.

Los genes y el ambiente interactúan para determinar caracteres

Cada célula de cada organismo contiene información genética codificada en el ADN de sus cromosomas. Recuerda del capítulo 9 que un *gen* es un segmento de ADN ubicado en un sitio particular del cromosoma. La secuencia de nucleótidos en un gen codifica la secuencia de aminoácidos en una proteína, por lo general una enzima que cataliza una reacción particular en la célula. En la ubicación de un gen dado, diferentes miembros de una especie pueden tener secuencias de nucleótidos levemente diferentes, llamadas *alelos*. Diferentes alelos generan formas distintas de la misma enzima. De esta forma, varios alelos del gen que influye en el color de ojos en los seres humanos, por ejemplo, ayudan a producir ojos de color castaño, azul, verde, etcétera.

En cualquier población de organismos, generalmente hay dos o más alelos de cada gen. Un individuo de una especie diploide cuyos alelos de un gen particular son ambos iguales es *homocigoto* para dicho gen, y un individuo con alelos diferentes para dicho gen es *heterocigoto*. Los alelos específicos en los cromosomas de un organismo (su *genotipo*) interactúan con el ambiente para influir en el desarrollo de sus caracteres físicos y de comportamiento (su *fenotipo*).

Un ejemplo puede servir como ilustración de estos principios. El pelaje negro de un hámster es de ese color porque una reacción química en sus folículos capilares produce un pigmento negro. Cuando se dice que un hámster tiene el alelo para un pelaje negro, se indica que un segmento específico del ADN en uno de sus cromosomas contiene una secuencia de nucleótidos que codifica la enzima que cataliza la reacción que produce el pigmento. Un hámster con el alelo para un pelaje pardo tiene una secuencia diferente de nucleótidos en la correspondiente posición cromosómica. Esa secuencia diferente codifica una enzima que no produce pigmento negro. Si un hámster es homocigoto para el alelo negro o es heterocigoto (un alelo negro y un alelo pardo), su pelaje contendrá el pigmento y será negro. Pero si el hámster es homocigoto para el alelo pardo, sus folículos capilares no producirán pigmento negro y su pelaje será pardo (**FIGURA 15-1**). Como el pelaje del hámster es negro aun cuando está presente sólo una copia del alelo negro, el alelo negro se considera *dominante* y el alelo pardo *recesivo*.



▶ **FIGURA 15-1 Alelos, genotipo y fenotipo en los individuos** La combinación particular de alelos de un individuo es su genotipo. La palabra "genotipo" puede referirse a los alelos de un gen único (como se muestra), a un conjunto de genes o a todos los genes de un organismo. El fenotipo de un individuo se determina por su genotipo y su ambiente. El fenotipo puede referirse a un carácter único, a un conjunto de caracteres o a todos los caracteres de un organismo.

La poza génica es la suma de los genes de una población

Se ha demostrado que en el estudio de la evolución, un recurso muy valioso consiste en observar el proceso en relación con un solo gen. En particular, los biólogos evolucionistas han utilizado de forma excelente las herramientas de una rama de la genética llamada *genética de poblaciones*, la cual estudia la frecuencia, distribución y herencia de alelos en las poblaciones. Para aprovechar esta poderosa ayuda y entender la evolución, necesitarás aprender algunos conceptos básicos de la genética de poblaciones.

La genética de poblaciones define a la **poza génica** (también conocida como, pool génico o acervo génico) como la suma de todos los genes de una población. En otras palabras, la poza génica consiste en todos los alelos de todos los genes de todos los individuos de una población. También se considera que cada gen particular tiene su propia poza génica, que consiste de todos los alelos de dicho gen específico en una población (FIGURA 15-2). Si sumaras todas las copias de cada alelo de ese gen de todos los individuos en una población, podrías determinar la proporción relativa de cada alelo, una cantidad llamada **frecuencia alélica** o **de alelos**. Por ejemplo, la población de 25 hámsteres que se muestra en la figura 15-2 contiene 50 alelos del gen que controla el color del pelaje (porque los hámsteres son diploides y cada hámster tiene, por ende, dos copias de cada gen). Veinte de esos 50 alelos son del tipo que codifica el pelaje negro, así que la frecuencia de ese alelo en la población es de 0.40 (o 40%), porque 20/50 = 0.40.

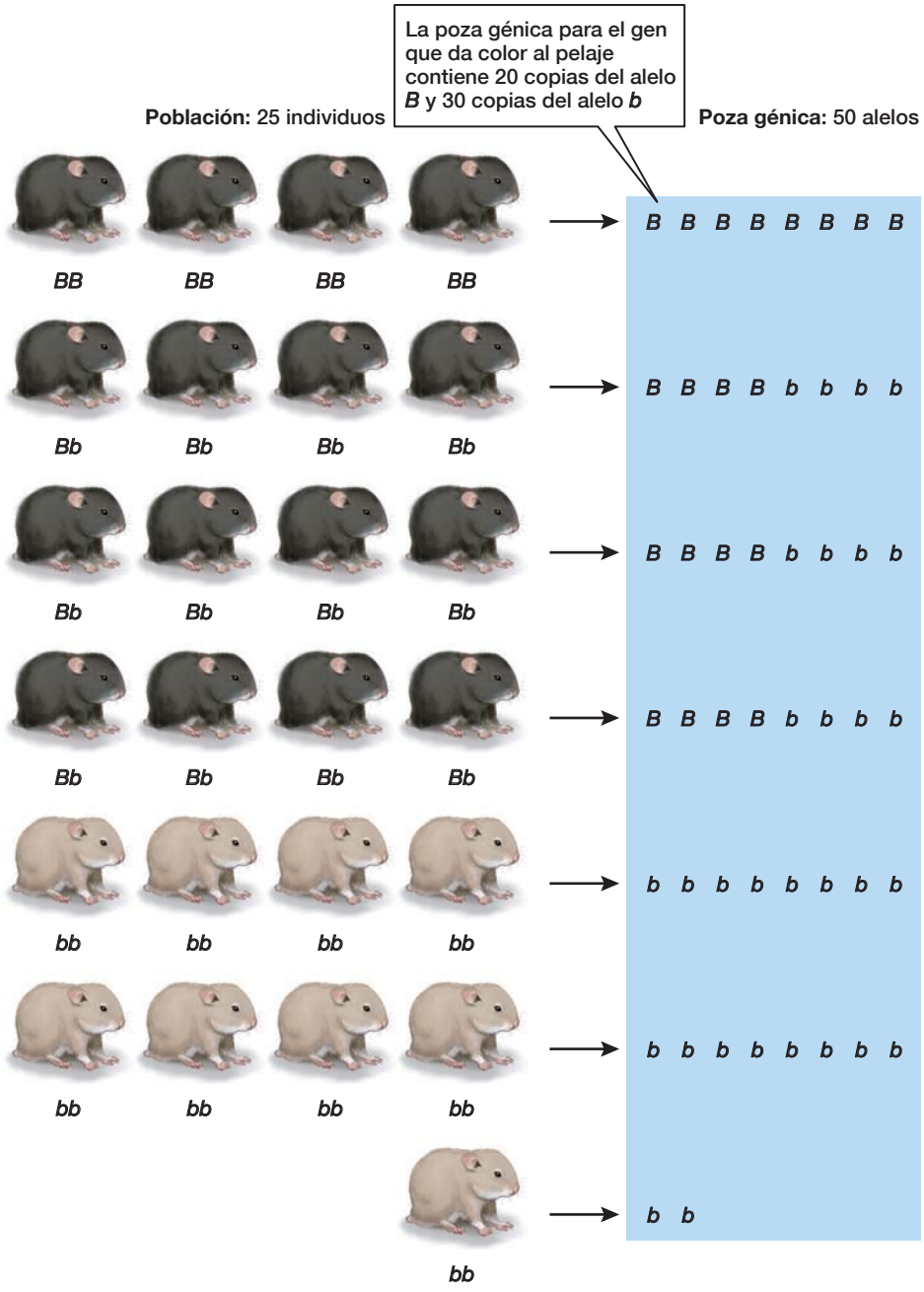
La evolución es el cambio de las frecuencias alélicas dentro de una población

Un observador casual podría definir la evolución sobre la base de los cambios en la apariencia externa o en las conductas de los miembros de una población. Sin embargo, un experto en genética de poblaciones observa una población y aprecia una poza génica que acaba de dividirse en paquetes denominados *organismos individuales*. Así que muchos de los cambios exteriores que observas en los individuos que forman la población pueden verse también como la expresión visible de los cambios subyacentes en la poza génica. Por tanto, dicho experto en genética de poblaciones define la evolución como los cambios en las frecuencias alélicas que ocurren en una poza génica con el transcurso del tiempo. La evolución es un cambio en la composición genética de las poblaciones a través de las generaciones.

La población en equilibrio es una población hipotética donde no ocurre la evolución

Es más fácil comprender qué causa la evolución de las poblaciones, si consideras primero las características de una población que *no* evoluciona. En 1908, el matemático inglés Godfrey H. Hardy y el médico alemán Wilhelm Weinberg desarrollaron de manera independiente un sencillo modelo matemático ahora conocido como el **principio de Hardy-Weinberg** (para más información acerca del modelo, consulta "De cerca: El principio de Hardy-Weinberg", en la página 288). Este modelo demostró que, bajo ciertas condiciones, las frecuencias de alelos y las frecuencias de genotipos en una población permanecerán constantes sin importar cuántas generaciones transcurran. En otras palabras, esta población no evolucionará. Los genetistas de poblaciones usan el término **población en equilibrio** para esta población hipotética que no evoluciona, en la que no cambian las frecuencias alélicas, en tanto se cumplan las siguientes condiciones:

- No debe haber mutación.
- No debe haber **flujo génico**. Es decir: no debe existir movimiento de alelos hacia dentro o fuera de la población (como el movimiento de organismos hacia dentro o fuera de la población).
- La población debe ser muy grande.
- Todos los apareamientos deben ser aleatorios, sin ninguna tendencia hacia ciertos genotipos para aparearse con otros genotipos específicos.
- No debe existir selección natural. Es decir, todos los genotipos deben reproducirse con el mismo éxito.


La poza génica para el gen que da color al pelaje contiene 20 copias del alelo B y 30 copias del alelo b
Población: 25 individuos
Poza génica: 50 alelos
BB BB BB BB
B B B B B B B B
Bb Bb Bb Bb
B B B B b b b b
Bb Bb Bb Bb
B B B B b b b b
Bb Bb Bb Bb
B B B B b b b b
bb bb bb bb
b b b b b b b b
bb bb bb bb
b b b b b b b b
bb
b b

◀ **FIGURA 15-2 Una poza génica** En los organismos diploides, cada individuo de una población aporta dos alelos de cada gen a la poza génica.

Bajo estas condiciones, las frecuencias de alelos en una población permanecerán sin cambio de forma indefinida. Si no se cumple una o más de estas condiciones, entonces las frecuencias de alelos pueden cambiar: la población evolucionará.

Como era de esperarse, pocas o ninguna de las poblaciones naturales están realmente en equilibrio. Entonces, ¿cuál es la importancia del principio de Hardy-Weinberg? Las condiciones de Hardy-Weinberg son puntos de partida que permiten estudiar los mecanismos de la evolución. En las siguientes secciones examinarás algunas de estas condiciones, se demostrará que las poblaciones naturales a menudo no las cumplen y se ilustrarán las consecuencias de tales incumplimientos. De esta forma, podrás entender mejor tanto lo inevitable de la evolución como los procesos que impulsan el cambio evolutivo.

15.2 ¿QUÉ CAUSA LA EVOLUCIÓN?

La teoría de la genética de poblaciones predice que el equilibrio de Hardy-Weinberg puede alterarse por las desviaciones de cualquiera de sus cinco condiciones. Por tanto, es posible predecir cinco causas principales del cambio evolutivo: mutación, flujo génico, población pequeña, apareamiento no aleatorio y selección natural.

Las mutaciones son la fuente original de la variabilidad genética

Una población permanece en equilibrio evolutivo sólo si no hay **mutaciones** (cambios en la secuencia del ADN). La mayoría de las mutaciones tienen lugar durante la división celular, cuando una célula debe hacer una copia de su ADN. En ocasiones,

De cerca *El principio de Hardy-Weinberg*

El principio de Hardy-Weinberg establece que las frecuencias de alelos permanecerán constantes con el paso del tiempo en la poza génica de una población grande, donde haya apareamiento aleatorio más no mutaciones, ni flujo génico, ni selección natural. Además, Hardy y Weinberg demostraron que, si las frecuencias alélicas no cambian en una población en equilibrio, la proporción de individuos con un genotipo específico también permanecerá constante.

Para comprender mejor la relación entre las frecuencias alélicas y la aparición de genotipos, imagina una población en equilibrio cuyos miembros portan un gen que tiene dos alelos, A_1 y A_2. Observa que cada individuo de esta población debe portar uno de tres posibles genotipos diploides (combinaciones de alelos): A_1A_1, A_1A_2, ó A_2A_2.

Supón que en la poza génica de esta población la frecuencia del alelo A_1 es p y la frecuencia del alelo A_2 es q. Hardy y Weinberg demostraron que, si las frecuencias de alelos se dan como p y q, entonces las proporciones de los diferentes genotipos en la población pueden calcularse del siguiente modo:

Proporción de individuos con genotipo $A_1A_1 = p^2$

Proporción de individuos con genotipo $A_1A_2 = 2pq$

Proporción de individuos con genotipo $A_2A_2 = q^2$

Por ejemplo, si en la poza génica de esta población, 70% de los alelos de un gen son A_1 y 30% son A_2 (es decir: $p = 0.7$ y $q = 0.3$), entonces las proporciones genotípicas serían:

Proporción de individuos con genotipo A_1A_1 = 49% (porque $p^2 = 0.7 \times 0.7 = 0.49$)

Proporción de individuos con genotipo A_1A_2 = 42% (porque $2pq = 2 \times 0.7 \times 0.3 = 0.42$)

Proporción de individuos con genotipo A_2A_2 = 9% (porque $q^2 = 0.3 \times 0.3 = 0.09$)

Dado que cada miembro de la población debe poseer uno de los tres genotipos, las tres proporciones siempre deben sumar uno. Por tal razón, la expresión que relaciona la frecuencia de alelos con las proporciones de genotipos puede escribirse como:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

donde los tres términos del lado izquierdo de la ecuación representan los tres genotipos.

ocurren errores durante el proceso de replicado y el ADN que se replica no coincide con el original. La mayor parte de tales errores los corrigen rápidamente sistemas celulares que identifican y reparan los errores de copiado del ADN, pero algunos cambios en la secuencia de nucleótidos escapan a los sistemas de reparación. Una mutación sin reparar en una célula que da origen a gametos (óvulos o espermatozoides) puede transmitirse a los descendientes y entrar a la poza génica de una población.

Las mutaciones heredadas son raras pero importantes

¿Cuán importante es una mutación para cambiar la poza génica de una población? Para un gen dado, sólo una pequeña proporción de una población hereda una mutación de la generación anterior. Por ejemplo, una versión mutante de un gen humano común aparecerá sólo en aproximadamente uno de cada 100 mil gametos producidos y, dado que los nuevos individuos se forman por la fusión de dos gametos, en sólo alrededor de uno de cada 50 mil recién nacidos. Por tanto, la mutación por sí misma usualmente sólo provoca cambios muy pequeños en la frecuencia de cualquier alelo particular.

A pesar de que las mutaciones hereditarias de cualquier gen específico son excepcionales, el efecto acumulado de las mutaciones es esencial para la evolución. La mayoría de los organismos tienen un gran número de genes diferentes, de manera que incluso si la proporción de mutaciones es baja para cualquier gen, ese reducido número de posibilidades significa que cada nueva generación de una población quizá incluirá algunas mutaciones. Por ejemplo, los genetistas estiman que los seres humanos tienen entre 20 mil y 25 mil genes diferentes, por lo que cada persona porta entre 40 mil y 50 mil alelos. En consecuencia, incluso si cada alelo tuviera, en promedio, sólo una en 100 mil probabilidades de mutar, la mayoría de los individuos recién nacidos probablemente portarán en total una o dos mutaciones. Estas mutaciones son alelos nuevos: nuevas variaciones sobre las cuales pueden operar otros procesos evolutivos. Por tanto, son el cimiento del cambio evolutivo. Sin mutaciones no habría evolución.

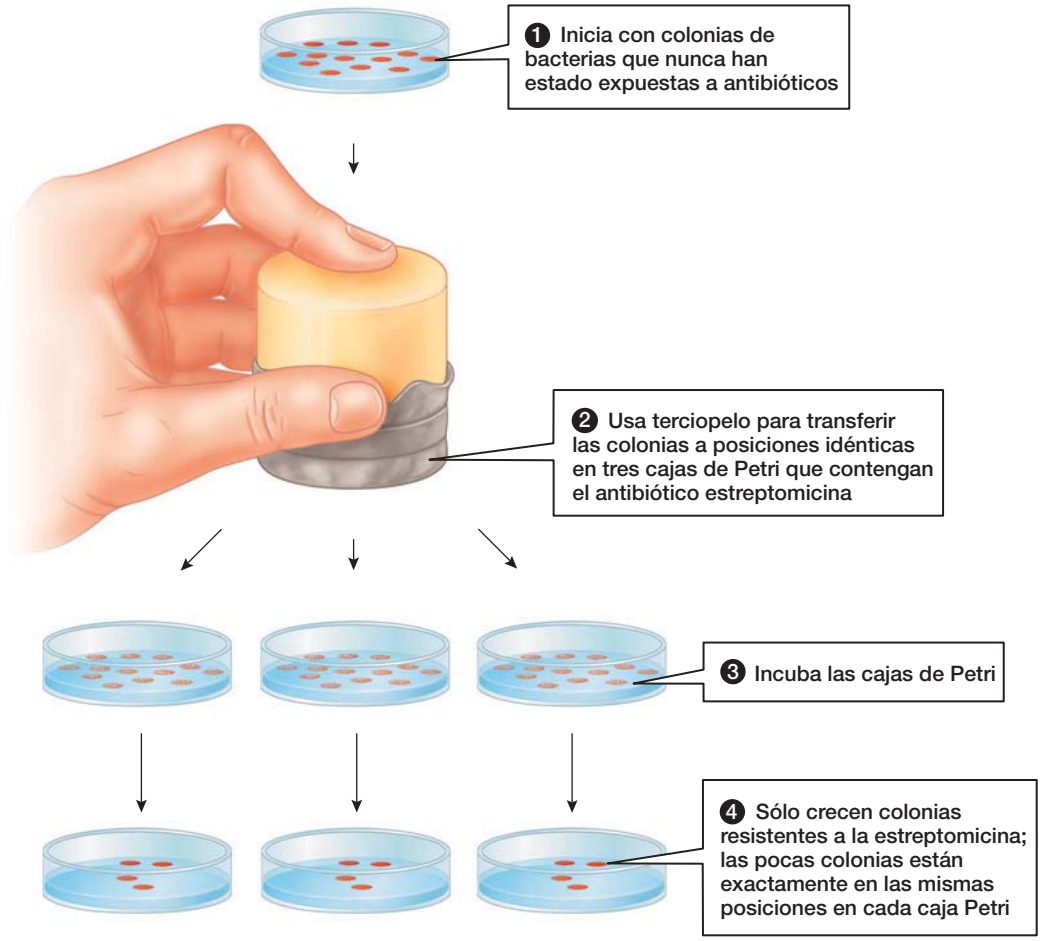
Las mutaciones no están dirigidas hacia una meta

Una mutación no surge como resultado, o en anticipación, de necesidades ambientales. Una mutación simplemente ocurre y a su vez puede producir un cambio en una estructura o función de un organismo. Si el cambio es útil, dañino o neutro, ahora o en el fu-

Estudio de caso continuación

Evolución de una amenaza

Si las mutaciones son raras y aleatorias, ¿por qué los alelos mutantes que confieren resistencia a los antibióticos surgen de manera tan frecuente en las poblaciones bacterianas? El aparentemente inevitable surgimiento de la resistencia se debe en gran medida al enorme tamaño de las poblaciones bacterianas y a sus tiempos de generación tan breves. Una sola gota de saliva humana contiene alrededor de 150 millones de bacterias, y todo un cuerpo humano contiene cientos de billones. Con tantas bacterias presentes, incluso una mutación de resistencia extremadamente rara, que ocurra sólo en un pequeño porcentaje de la población, estará presente en algunos individuos. Además, dado que muchas mutaciones tienen lugar durante la división celular (cuando el ADN se replica y pueden ocurrir errores de copiado), la reproducción rápida ofrece muchas oportunidades para el surgimiento de mutaciones. Las bacterias se reproducen muy rápidamente, con una frecuencia de hasta cada 15 minutos en algunas especies. Esta reproducción rápida, que tiene lugar en poblaciones enormes, incrementa las probabilidades de que las mutaciones que conducen a la resistencia a los antibióticos estén presentes en poblaciones bacterianas.


1 Inicia con colonias de bacterias que nunca han estado expuestas a antibióticos
2 Usa terciopelo para transferir las colonias a posiciones idénticas en tres cajas de Petri que contengan el antibiótico estreptomicina
3 Incuba las cajas de Petri
4 Sólo crecen colonias resistentes a la estreptomicina; las pocas colonias están exactamente en las mismas posiciones en cada caja Petri

▲ **FIGURA 15-3 Las mutaciones ocurren de forma espontánea** Este experimento demuestra que las mutaciones ocurren espontáneamente y no en respuesta a presiones ambientales. Cuando colonias de bacterias que nunca han estado en contacto con antibióticos se exponen al antibiótico estreptomicina, sólo algunas colonias proliferan. La observación de que estas colonias supervivientes crecen exactamente en las mismas posiciones en todas las cajas de Petri demuestra que las mutaciones para la resistencia a la estreptomicina estaban presentes en la caja de Petri original antes de su exposición a la estreptomicina.

PREGUNTA Si fuera cierto que las mutaciones *sí* ocurren en respuesta a la presencia de un antibiótico, ¿cómo se diferenciaría el resultado de este experimento del resultado real?

turo, dependerá de las condiciones ambientales sobre las cuales el organismo tiene poco o ningún control (**FIGURA 15-3**). La mutación ofrece un potencial para el cambio evolutivo. Otros procesos, en especial la selección natural, pueden actuar para diseminar o eliminar la mutación a través de la población.

El flujo génico entre poblaciones cambia las frecuencias de alelos

El movimiento de alelos entre poblaciones, conocido como *flujo génico*, cambia la forma como se distribuyen los alelos entre las poblaciones. Cuando los individuos se mueven de una población a otra y se cruzan en la nueva ubicación, los alelos se transfieren de una poza génica a otra. En los mandriles (mamíferos emparentados con los babuinos), por ejemplo, los individuos se mueven a menudo a nuevas poblaciones. Los mandriles viven en grupos sociales llamados *tropas*. Dentro de cada tropa, las hembras se aparean con un grupo de machos dominantes. Los machos jóvenes suelen abandonar la tropa. Si tienen suerte, se unirán a otra tropa y quizá lleguen a ser dominantes en ella. Así, los descendientes machos de una tropa portan alelos de la poza génica de otras tropas.

Aunque el movimiento de individuos es una causa común de flujo génico, los alelos pueden moverse entre las poblaciones aun cuando los organismos no lo hagan. Las plantas con flores, por ejemplo, no se mueven, pero sí lo hacen sus semillas y su polen (**FIGURA 15-4**). El polen, que contiene espermatozoides, recorre grandes distancias gracias al viento o a los animales polinizadores. Si el polen finalmente llega a las flores de una población diferente de su especie, podría fecundar óvulos y agregar su colección de alelos a la poza génica local. De igual modo, las semillas también son llevadas por el viento, el agua o los animales hasta sitios lejanos, donde pueden germinar para volverse parte de una población alejada de su lugar de origen.

El principal efecto evolutivo del flujo génico es aumentar la similitud genética de diferentes poblaciones de una especie. Para visualizar cómo, imagina dos vasos, uno que contenga agua dulce y el otro, agua salada. Si algunas cucharadas se trasladan del vaso con agua salada al vaso con agua dulce, el líquido en el vaso con agua dulce se vuelve más salado. De la misma forma, el movimiento de alelos de una población a otra tiende a cambiar

▲ **FIGURA 15-4 El polen puede ser un agente de flujo génico** El polen, esparcido por el viento, lleva alelos de una población a otra.

la poza génica de la población de destino, de manera que sea más similar a la población de origen.

Si los alelos se mueven continuamente de un lado a otro entre diferentes poblaciones, las pozas génicas, en efecto, se mezclarán. Esta mezcla evita el desarrollo de diferencias considerables en las composiciones genéticas de las poblaciones. Pero si se bloquea el flujo génico entre las poblaciones de una especie, las diferencias genéticas resultantes podrían aumentar tanto, que una de las poblaciones se convertiría en una nueva especie (proceso que estudiarás en el capítulo 16).

Las frecuencias de alelos pueden derivar en poblaciones pequeñas

Las frecuencias alélicas en las poblaciones pueden cambiar por eventos fortuitos distintos a las mutaciones. Por ejemplo, si la mala suerte impide la reproducción de algunos miembros de una población, al final sus alelos quedarán eliminados de la poza génica, lo cual alterará su composición. ¿Qué clases de sucesos de mala suerte pueden evitar aleatoriamente que algunos individuos se reproduzcan? Las semillas pueden caer en un charco y nunca germinarán; una granizada puede destruir flores; un incendio o una erupción volcánica pueden matar organismos. Cualquier suceso que termine con la vida de manera fortuita, o que de alguna otra forma permita que se reproduzca sólo un subconjunto aleatorio de una población, puede causar cambios azarosos en las frecuencias de alelos. El proceso mediante el cual los eventos fortuitos cambian las frecuencias alélicas se llama **deriva génica**.

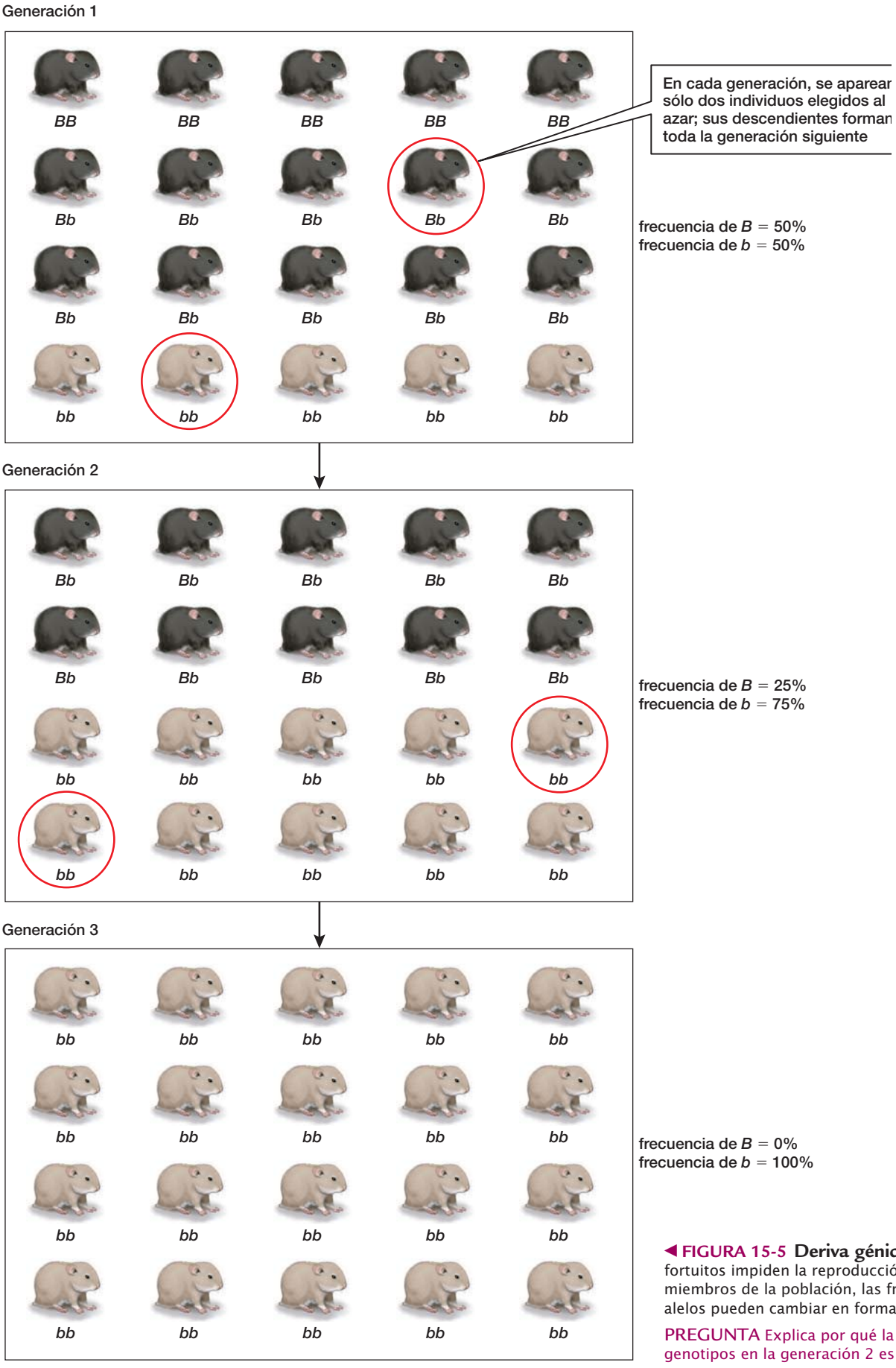
Para visualizar cómo funciona la deriva génica, imagina una población de 20 hámsteres donde la frecuencia del alelo *B* para pelaje negro es 0.50 y la frecuencia del alelo *b* para pelaje pardo es 0.50 (**FIGURA 15-5**, parte superior). Si todos los hámsteres de la población se cruzaran para producir otra población de 20 animales, las frecuencias de los dos alelos no cambiarían en la siguiente generación. Pero, si en lugar de ello, se permite que sólo dos hámsteres elegidos al azar (los encerrados en círculos en la figura 15-5, parte superior) se crucen y se conviertan en los progenitores de la siguiente generación de 20 animales, las frecuencias alélicas pueden ser muy diferentes en la generación 2 (**FIGURA 15-5**, parte central; la frecuencia de *B* disminuyó y la frecuencia de *b* aumentó). Y si el cruce en la segunda generación se restringiera de nuevo a dos hámsteres elegidos al azar (encerrados en círculos en la figura 15-5, parte central), las frecuencias de alelos cambiarían de nuevo en la tercera generación (**FIGURA 15-5**, parte inferior). Las frecuencias alélicas seguirán cambiando de modo aleatorio en tanto la reproducción se restrinja a un subconjunto aleatorio de la población. Observa que los cambios causados por la deriva génica pueden incluir la desaparición de un alelo de la población, como se ilustra mediante la desaparición del alelo *B* en la generación 3 del ejemplo mostrado en la figura 15-5.

El tamaño de la población sí importa

La deriva génica ocurre en cierta medida en todas las poblaciones, pero ocurre con más rapidez y tiene mayor efecto en las poblaciones pequeñas que en las grandes. Si una población es suficientemente grande, es improbable que los sucesos fortuitos alteren de manera significativa su composición genética, ya que la eliminación aleatoria de los alelos de unos cuantos individuos no tendrá gran impacto sobre las frecuencias alélicas de la población en su conjunto. Sin embargo, en una población pequeña, sólo unos cuantos organismos podrían portar un alelo específico. Los sucesos fortuitos podrían eliminar de la población la mayoría o todos los ejemplares de dicho alelo.

Para ver cómo el tamaño de la población afecta la deriva génica, regresa a la generación 1 de la población imaginaria de hámsteres (*véase* la figura 15-5, parte superior). Tres cuartas partes de la población de hámsteres son negros y un cuarto son pardos; las frecuencias de los alelos *B* y *b* son 50% cada una. Ahora imagina otras dos poblaciones con los mismos colores de pelaje y frecuencias alélicas. Sin embargo, imagina que una población sólo tiene ocho individuos, mientras que la otra tiene 20 mil.

Ahora imagina la reproducción en estas dos poblaciones. Selecciona, al azar, un cuarto de los individuos en cada población y deja que se reproduzcan, de tal modo que cada par de hámsteres produzca ocho descendientes y luego muera. En la población grande, se reproducen 5 mil hámsteres, que producen una nueva generación de 20 mil. ¿Cuál es la probabilidad de que los 20 mil miembros de la nueva generación sean pardos? Prácticamente cero; esto ocurriría sólo si los 5 mil progenitores elegidos al azar fueran hámsteres pardos (*bb*). De hecho, sería en extremo improbable que incluso 15 mil hámsteres descendientes fueran pardos, o que 12 mil fueran pardos. El resultado más probable es que cerca de un cuarto de los progenitores sean pardos y tres cuartos sean negros, lo que produciría una nueva generación que también sería 25% parda y 75% negra (con frecuencias alélicas *B* = 50% y *b* = 50%), tal como en la población original. Entonces, en la población mayor no se esperaría un cambio importante en las frecuencias de alelos de una generación a la siguiente.


Generación 1
BB BB BB BB BB
Bb Bb Bb Bb Bb
Bb Bb Bb Bb Bb
bb bb bb bb bb
En cada generación, se aparean sólo dos individuos elegidos al azar; sus descendientes forman toda la generación siguiente
frecuencia de B = 50%
frecuencia de b = 50%
Generación 2
Bb Bb Bb Bb Bb
Bb Bb Bb Bb Bb
bb bb bb bb bb
bb bb bb bb bb
frecuencia de B = 25%
frecuencia de b = 75%
Generación 3
bb bb bb bb bb
bb bb bb bb bb
bb bb bb bb bb
bb bb bb bb bb
frecuencia de B = 0%
frecuencia de b = 100%

◀ **FIGURA 15-5 Deriva génica** Si sucesos fortuitos impiden la reproducción de algunos miembros de la población, las frecuencias de alelos pueden cambiar en forma aleatoria.

PREGUNTA Explica por qué la distribución de genotipos en la generación 2 es como se muestra.

Una forma de poner a prueba esta predicción es escribir un programa de computadora que simule cómo podrían cambiar las frecuencias alélicas a través de varias generaciones en las que sólo se reproduzca un subconjunto aleatorio de la población. La **FIGURA 15-6a** muestra los resultados de cuatro corridas de dicha simulación, en la que la frecuencia inicial de cada alelo se establece en 50%. Observa que la frecuencia del alelo *B* permanece cerca de su frecuencia inicial.

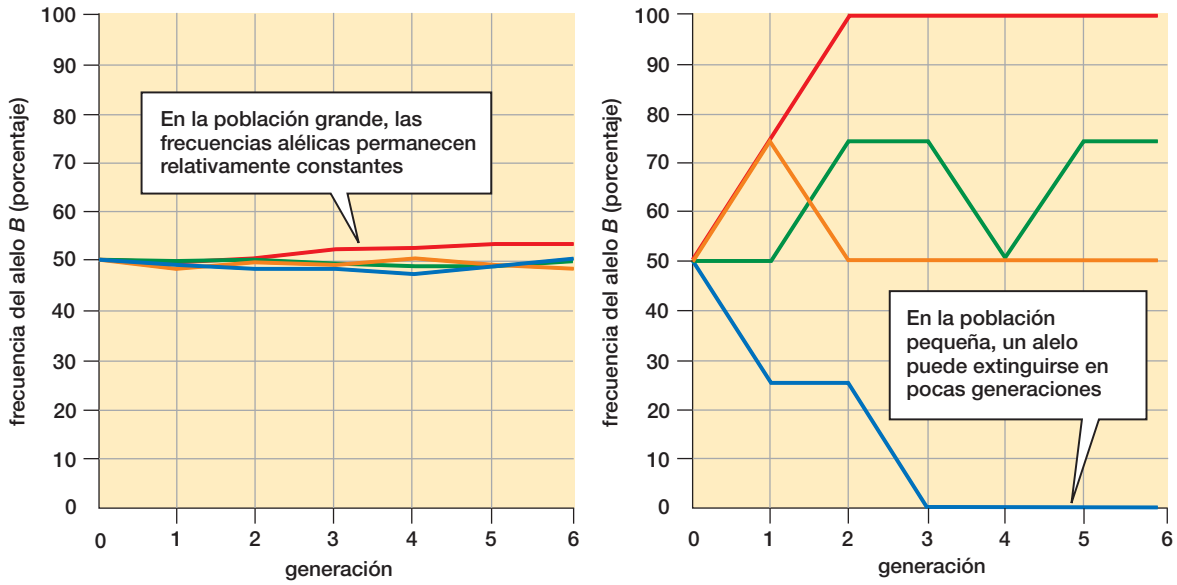
En la población pequeña, la situación es diferente. Sólo se reproducen dos hámsteres y hay una probabilidad de 25% de que ambos reproductores sean pardos. Si sólo se reproducen hámsteres pardos, entonces la siguiente generación consistirá por completo de hámsteres pardos, un resultado poco común mas no terriblemente improbable. Por tanto, es posible, dentro de una sola generación, que el alelo para color de pelaje negro desaparezca de la población.

La **FIGURA 15-6b** muestra el destino del alelo *B* en cuatro corridas de una simulación de la población pequeña. En una de las cuatro corridas (línea roja), el alelo *B* alcanza una frecuencia de 100% en la segunda generación, lo cual significa que todos los hámsteres en la segunda generación y subsecuentes generaciones serán negros. En otra corrida, la frecuencia *B* deriva a 0 en la tercera generación (línea azul) y toda la población subsiguiente es parda. Por eso, uno de los dos fenotipos de hámster desapareció en la mitad de las simulaciones.

Un cuello de botella poblacional puede causar deriva génica

Dos causas de deriva génica, el cuello de botella poblacional y el efecto fundador, ilustran mejor el efecto que tiene el tamaño de una población pequeña sobre las frecuencias alélicas de una especie. En un **cuello de botella poblacional**, una población se reduce en forma drástica, por ejemplo, como resultado de una catástrofe natural o de una cacería excesiva. Entonces, sólo pocos individuos están disponibles para aportar genes a la siguiente generación. Los cuellos de botella poblacionales pueden cambiar con rapidez las frecuencias de alelos y reducir la variabilidad genética al eliminar alelos (**FIGURA 15-7a**). Aunque la población aumente posteriormente, los efectos genéticos del cuello de botella permanecerán durante cientos o miles de generaciones.

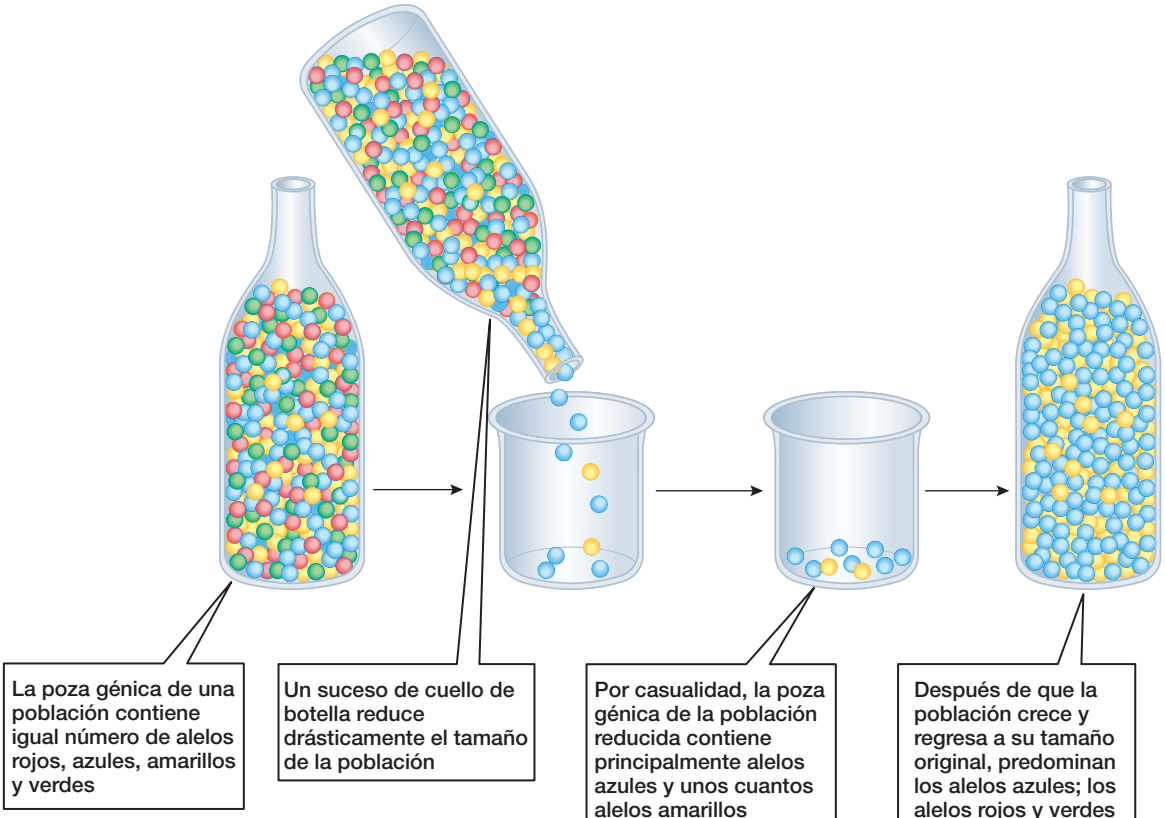
La pérdida de variabilidad genética a causa de los cuellos de botella se ha documentado en numerosas especies, como el elefante marino del norte (**FIGURA 15-7b**). Animal que fue cazado casi hasta su extinción en el siglo XIX; para la última década de ese siglo, apenas sobrevivían unos 20 ejemplares. Lo habitual es que los elefantes marinos machos dominantes monopolicen la reproducción; por tanto, un solo macho que se aparee con un grupo estable de hembras puede ser el progenitor de todos los descendientes en ese punto extremo del cuello de botella. Desde entonces, el número de elefantes marinos aumentó hasta llegar a cerca de 30 mil individuos, pero análisis bioquímicos muestran que todos los elefantes marinos del norte son casi idénticos genéticamente. Otras especies de focas, cuyas poblaciones siempre han sido grandes, muestran una variabilidad genética mucho mayor. Con todo derecho, el rescate de la extinción del elefante marino del norte se considera un triunfo de la conservación. No obstante, con escasa variación genética, el elefante marino tiene mucho menos potencial para evolucionar en respuesta a cambios ambientales (consulta el "Guardián de la Tierra: Los peligros de la reducción de la poza génica" en la página 294). Por esta razón, sin importar cuántos elefantes marinos existan, la especie debe considerarse como amenazada con la extinción.



(a) Tamaño poblacional = 20,000 **(b) Tamaño poblacional = 8**

▲ **FIGURA 15-6 Efecto del tamaño de la población sobre la deriva génica** Cada línea de color representa una simulación por computadora del cambio con el tiempo en la frecuencia del alelo *B* en **(a)** una población grande y **(b)** una población pequeña. En cada población, la mitad de los alelos eran *B* (50%) y se reprodujeron individuos elegidos al azar.

EJERCICIO Dibuja una gráfica que muestre el resultado que esperarías si la simulación se corriera cuatro veces con un tamaño poblacional de 20.


La poza génica de una población contiene igual número de alelos rojos, azules, amarillos y verdes
Un suceso de cuello de botella reduce drásticamente el tamaño de la población
Por casualidad, la poza génica de la población reducida contiene principalmente alelos azules y unos cuantos alelos amarillos
Después de que la población crece y regresa a su tamaño original, predominan los alelos azules; los alelos rojos y verdes desaparecieron

(a) Simulación de un cuello de botella poblacional

(b) Elefantes marinos

▲ **FIGURA 15-7 Los cuellos de botella poblacionales reducen la variación** **(a)** Un cuello de botella poblacional puede reducir drásticamente las variaciones genotípica y fenotípica, porque los pocos organismos que sobreviven pueden portar conjuntos similares de alelos. **(b)** El elefante marino del norte pasó a través de un cuello de botella poblacional en el pasado reciente. Como resultado, la diversidad genética de la población es extremadamente baja.

PREGUNTA Si una población crece mucho otra vez después de un cuello de botella, con el paso del tiempo aumentará la diversidad genética. ¿Por qué?

Las poblaciones fundadoras aisladas pueden originar cuellos de botella

El **efecto fundador** ocurre cuando un número pequeño de organismos funda colonias aisladas. Una parvada de aves, por ejemplo, que se pierde durante la migración o se desvía de su curso por una tormenta, puede asentarse en una isla alejada. El pequeño grupo fundador puede, por casualidad, tener frecuencias de alelos que son muy diferentes de las frecuencias de la población original. Si es así, la poza génica de la población futura, asentada en el nuevo lugar, será muy diferente de la población más grande de donde se originó. Por ejemplo, un conjunto de defectos genéticos conocido como *síndrome de Ellis-van Creveld* es mucho más frecuente entre los amish que habitan el condado de Lancaster, Pensilvania, que entre la población general. Los amish actuales de dicho condado son descendientes de tan sólo unos 200 inmigrantes del siglo XVIII, y se sabe que una pareja de entre esos inmigrantes era portadora del alelo del síndrome de Ellis-van Creveld (**FIGURA 15-8**). En una población de fundadores tan reducida, esta ocurrencia única significó que una proporción relativamente alta de la población fundadora amish portara el alelo (1 o 2 portadores de 200, en

Guardián de la Tierra

Los peligros de la reducción de la poza génica

Muchas especies de la Tierra están en peligro. De acuerdo con World Conservation Union (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales), más de 16 mil especies de plantas y animales están actualmente amenazadas con la extinción. Para la mayoría de tales especies en peligro de extinción, la principal amenaza es la destrucción del hábitat. Cuando el hábitat de una especie de reduce, su tamaño poblacional casi invariablemente lo hace también.

Muchas personas, organizaciones y gobiernos están preocupados por la difícil condición de las especies en peligro de extinción y trabajan para protegerlas a ellas y sus hábitats. La esperanza es que con dichos esfuerzos no sólo protejan estas especies, sino que también se logre restaurar sus poblaciones de modo que ya no estén más en peligro de extinción. Sin embargo, por desgracia, una población que ya se ha convertido lo suficientemente pequeña para merecer el estatus de "en peligro" es probable que experimente cambios evolutivos que aumenten su posibilidad de extinguirse. Los principios de la genética evolutiva que estudiaste en este capítulo pueden ayudarte a comprender estos cambios.

Un problema es que, en poblaciones pequeñas, las opciones de apareamiento son escasas y una alta proporción de apareamientos puede ocurrir entre parientes cercanos. Esta consanguinidad aumenta las posibilidades de que la descendencia sea homocigota para alelos recesivos dañinos. Tales individuos menos aptos pueden morir antes de reproducirse, lo que reduce aún más el tamaño de la población.

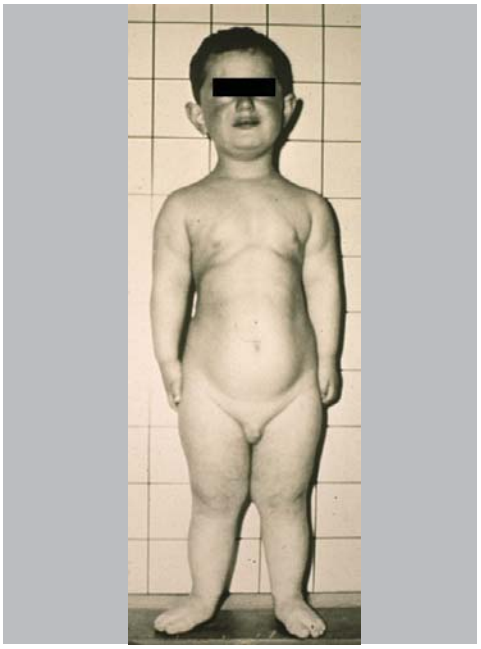
No obstante, la mayor amenaza para las poblaciones pequeñas surge de su inevitable pérdida de diversidad genética (**FIGURA E15-1**). A partir del análisis de los cuellos de botella poblacionales, es evidente que, cuando las poblaciones se reducen a tamaños muy pequeños, muchos de los alelos que estaban presentes en la población original no se representarán en la poza génica de la población restante. Además, hemos observado que la deriva génica en las poblaciones pequeñas hará que muchos de los alelos supervivientes desaparezcan después de la población de manera permanente (*véase* la figura 15-6b). Puesto que la deriva génica es un proceso aleatorio, muchos de los alelos perdidos serán alelos ventajosos, es decir, los que previamente fueron favorecidos por la selección natural. Es inevitable que el número de alelos diferentes en la población se vuelva cada vez más pequeño. Como acertadamente plantea el ecologista Thomas Foose: "la poza génica se convierte en charco génico". Incluso si el tamaño de una población en peligro con el tiempo comienza a crecer, el daño ya está hecho; la diversidad genética perdida se recuperará muy lentamente.

▲ **FIGURA E15-1 Sobreviven sólo algunos cientos de rinocerontes de Sumatra**

¿Por qué es importante que la diversidad genética de una población no disminuya? Porque existen dos riesgos principales. Primero, la adaptación de la población en su conjunto se reduce por la pérdida de alelos ventajosos que subyacen a caracteres adaptativos. Una población menos apta es improbable que prolifere. Segundo, una población genéticamente empobrecida carece de la variación que le permitirá adaptarse cuando cambien las condiciones ambientales. Cuando cambia el ambiente, como sucede de manera inevitable, una especie con uniformidad genética tiene menos probabilidad de contener individuos bien adaptados para sobrevivir y reproducirse bajo las nuevas condiciones. Una especie incapaz de adaptarse a condiciones cambiantes está en un riesgo de extinción muy alto.

¿Qué puede hacerse para conservar la diversidad genética de las especies en peligro? Desde luego, la mejor solución es preservar diversos tipos de hábitats de modo que las especies nunca se pongan en peligro. Sin embargo, la población humana ha crecido tanto y se ha apropiado de una porción tan grande de los recursos naturales de la Tierra que esta solución es imposible en muchos lugares. Para muchas especies, la única solución es garantizar que las áreas de conservación del hábitat protegido sean suficientemente grandes para albergar poblaciones de tamaño adecuado, asegurando así que estas poblaciones contengan la mayor parte de la diversidad genética total de la especie en peligro. No obstante, si las circunstancias dictan que las áreas conservadas sean pequeñas, es importante que estas áreas pequeñas se comuniquen mediante corredores del hábitat adecuado, de modo que el flujo génico entre las poblaciones en las pequeñas reservas pueda aumentar la dispersión de nuevos alelos benéficos.

BioÉtica ¿Acaso importa que las actividades de los seres humanos conduzcan a las especies a la extinción? Algunas personas dedicadas a la bioética argumentan que, dado que los seres humanos tienen el poder para extinguir especies, se tiene la obligación ética de proteger los intereses de todos los habitantes del planeta. Desde esta perspectiva, no es ético permitir que alguna especie termine en la extinción. Para quienes consideran que algunas especies son sagradas, la crisis de diversidad plantea profundos dilemas éticos. En muchos casos, la destrucción de un hábitat que pone en peligro a otras especies también ayuda a hacer espacio para agricultura, vivienda y lugares de trabajo necesarios para la creciente población humana. ¿Cómo se puede reconciliar el conflicto entre las necesidades humanas válidas y las necesidades de las especies en peligro? Más aún, cada vez es más claro que, incluso con las mejores intenciones, no es posible salvar a todas las especies actualmente amenazadas con la extinción. Los recursos disponibles para preservar y administrar hábitats protegidos son escasos, y deben tomarse decisiones que permitan sobrevivir a algunas especies al tiempo que ponen en peligro a otras. Si todas las especies son preciadas, ¿cómo pueden tomarse tan terribles decisiones? ¿Quién debe decidir cuáles especies vivirán y cuáles morirán, y qué criterios deben emplearse?



(a) Un niño con síndrome de Ellis-van Creveld

(b) Mano con seis dedos

▶ **FIGURA 15-8 Un ejemplo humano del efecto fundador** **(a)** Paciente amish con el síndrome de Ellis-van Creveld a la edad de cinco años. Los síntomas del síndrome incluyen pecho largo y extremidades cortas, **(b)** dedos adicionales y, en algunos casos, padecimientos cardiacos. El efecto fundador explica la prevalencia del síndrome de Ellis-van Creveld entre los residentes amish del condado de Lancaster, Pensilvania.

comparación con, quizá, 1 de 1,000 en la población general). Esta elevada frecuencia inicial de alelos, combinada con la deriva génica subsiguiente, condujo a los niveles extraordinariamente altos del síndrome de Ellis-van Creveld entre este grupo amish.

El apareamiento dentro de una población casi nunca es aleatorio

El apareamiento no aleatorio por sí mismo no altera las frecuencias de alelos dentro de una población. Sin embargo, puede tener grandes efectos sobre la distribución de genotipos diferentes y, por tanto, sobre la distribución de fenotipos en la población. Ciertos genotipos pueden llegar a ser más comunes, lo cual afectaría el resultado de la selección natural.

Los efectos del apareamiento no aleatorio pueden tener una función significativa en la evolución, porque los organismos rara vez se aparean estrictamente al azar. Por ejemplo, muchos organismos tienen movilidad limitada y tienden a permanecer cerca de su lugar de nacimiento, eclosión o de germinación. En tales especies, la mayoría de los descendientes de un progenitor específico viven en la misma área y, en consecuencia, cuando se reproducen, hay una buena posibilidad de que se relacionen con sus parejas reproductoras. La reproducción sexual entre parientes se llama *endogamia (consanguinidad)*.

Dado que los parientes son genéticamente similares, la endogamia tiende a aumentar el número de individuos que heredan los mismos alelos de ambos progenitores y, por tanto, son homocigotos para muchos genes. Este aumento de homocigotos puede tener efectos dañinos, como el incremento en la aparición de enfermedades o defectos genéticos. Muchas pozas génicas incluyen alelos recesivos dañinos que persisten en la población porque sus efectos negativos se enmascaran en portadores heterocigotos (que tienen solamente una copia del alelo dañino). Sin embargo, la endogamia aumenta la probabilidad de engendrar descendientes homocigotos con dos copias del alelo dañino.

En los animales, también puede surgir el apareamiento no aleatorio si los individuos que eligen tienen preferencias o sesgos que influyen en su elección de parejas. El ganso blanco (o de las nieves) es un buen ejemplo de esto. Los individuos de esta especie se dan en dos "fases de color": algunos son blancos, en tanto que otros son gris-azulado (**FIGURA 15-9**). Aunque los gansos blanco y gris-azulado pertenecen a la misma especie, la elección de pareja no es al azar con respecto al color. Las aves muestran una fuerte tendencia a aparearse con un compañero del mismo color. Esta preferencia por parejas que sean similares se llama *apareamiento selectivo*.

No todos los genotipos son igualmente favorables

En una población hipotética en equilibrio, los individuos de todos los genotipos sobreviven y se reproducen igualmente bien; ningún genotipo tiene ventaja alguna sobre los demás. Sin embargo, es probable que esta condición se cumpla sólo en raras ocasiones, si se llega a dar el caso, en poblaciones reales. Y aunque algunos alelos son neutros, en el sentido de que los organismos que poseen uno de varios alelos tienen la misma probabilidad de sobrevivir y reproducirse, no todos los alelos son neutros en todos los ambientes. Siempre que un alelo confiere —en las palabras de Alfred

▲ **FIGURA 15-9 Apareamiento no aleatorio entre gansos blancos** Es muy probable que los gansos de las nieves, que tienen plumaje blanco o gris-azulado, se apareen con otras aves del mismo color.

Estudio de caso continuación

Evolución de una amenaza

La resistencia a los antibióticos evoluciona mediante selección natural. Para ver cómo, imagina a un paciente de hospital con una herida infectada. Un médico decide tratar la infección con una inyección intravenosa de penicilina. A medida que el antibiótico pasa por los vasos sanguíneos del paciente, millones de bacterias mueren antes de poder reproducirse. Sin embargo, algunas bacterias portan un raro alelo que codifica una enzima variante que destruye cualquier penicilina que entre en contacto con la célula bacteriana. Las bacterias que portan este raro alelo son capaces de sobrevivir y reproducirse, y sus descendientes heredan el alelo que destruye la penicilina. Después de algunas generaciones, la frecuencia del alelo que destruye la penicilina se eleva a casi 100%, y la frecuencia del alelo normal desciende casi a cero. Como resultado de la selección natural impuesta por el poder mortal del antibiótico, la población de bacterias dentro del cuerpo del paciente evoluciona. La poza génica de la población cambia, y la selección natural, en forma de destrucción bacterial por la penicilina, provoca el cambio.

Russel Wallace— "alguna leve superioridad", la selección natural favorecerá a los individuos que lo poseen. Es decir, a aquellos individuos que tienen mayor éxito reproductivo.

La resistencia a los antibióticos ilustra puntos clave acerca de la evolución

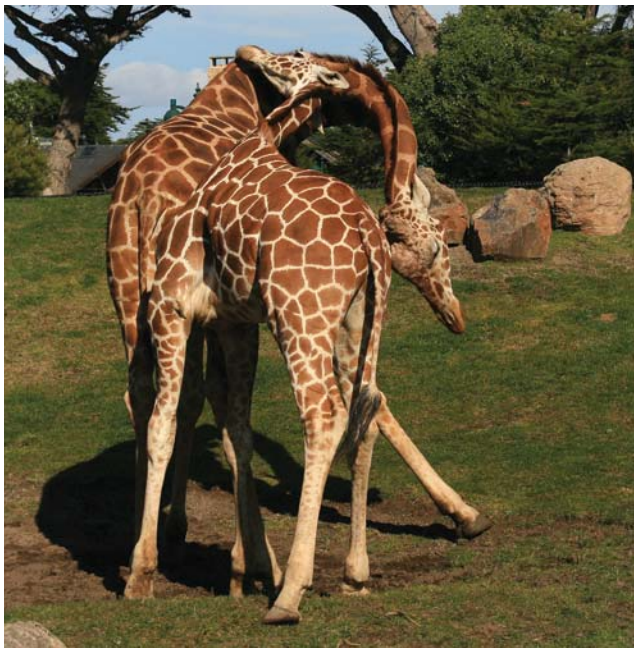
El ejemplo de la resistencia a los antibióticos destaca algunas características importantes de la selección natural y la evolución.

La selección natural no origina cambios genéticos en los individuos. Los alelos para la resistencia a los antibióticos surgen de forma espontánea en algunas bacterias, mucho antes de que las bacterias encuentren un antibiótico. Los antibióticos no hacen que aparezca la resistencia; su presencia simplemente favorece la supervivencia de las bacterias con alelos que destruyen antibióticos sobre las bacterias sin tales alelos.

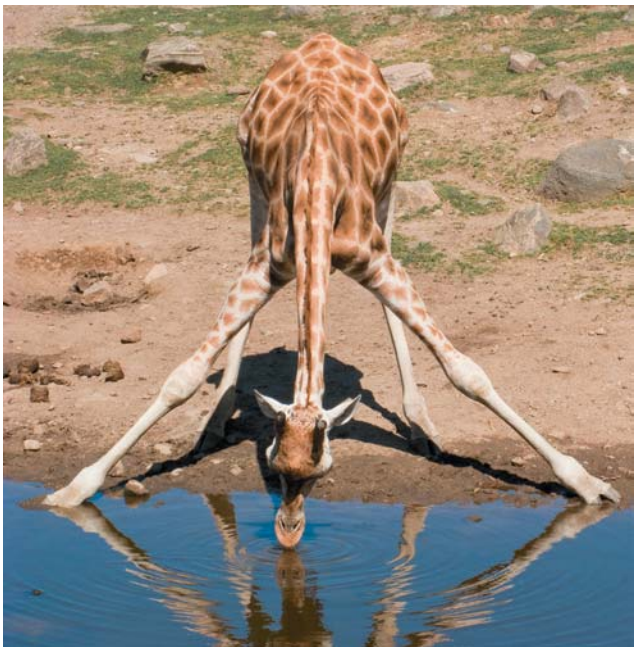
La selección natural actúa sobre los individuos, pero las poblaciones son las que cambian por evolución. El agente de la selección natural, en este caso los antibióticos, actúa sobre bacterias individuales. Como resultado, algunos individuos se reproducen y otros no. Sin embargo, es la población como totalidad la que evoluciona conforme cambian sus frecuencias de alelos.

La evolución es el cambio en las frecuencias alélicas de una población, debido al éxito reproductivo diferencial entre organismos que portan alelos diferentes. En términos evolutivos, la **aptitud** de un organismo se mide por su éxito reproductivo. En el ejemplo, las bacterias resistentes al antibiótico tenían mayor aptitud que las bacterias no resistentes, porque las bacterias resistentes produjeron mayor cantidad de descendientes viables (capaces de sobrevivir).

La evolución no es progresiva; no hace que los organismos sean "mejores". Los rasgos favorecidos por la selección natural cambian conforme el ambiente se modifica. Las bacterias resistentes sólo se favorecen cuando están presentes los antibióticos. Después, cuando el ambiente ya no contiene antibióticos, las bacterias resistentes pueden estar en desventaja en relación con otras bacterias. De manera similar, los cuellos y patas largos de las jirafas macho les son de utilidad cuando los animales luchan por establecer su dominio, pero son un obstáculo para beber (FIGURA 15-10). La longitud de los cuellos y patas largos



(a) Un combate por dominio



(b) Beber agua de un charco

▲ **FIGURA 15-10 Una negociación entre presiones ambientales contrarias (a)** Una jirafa macho con cuello y patas largos tiene una ventaja definitiva en los combates para establecer su dominio. **(b)** Pero el cuello largo de la jirafa la obliga a adoptar posturas extremadamente incómodas y vulnerables cuando tiene que beber. De esta forma, tomar agua y combatir contra otro macho imponen presiones evolutivas contrarias

Tabla 15-1 Causas de la evolución

Proceso	Consecuencia
Mutación	Crea nuevos alelos; aumenta la variabilidad
Flujo génico	Aumenta la semejanza de poblaciones diferentes
Deriva génica	Origina un cambio aleatorio en las frecuencias alélicas; puede eliminar alelos
Apareamiento no aleatorio	Cambia las frecuencias de genotipos mas no las frecuencias de alelos
Selección natural y sexual	Aumenta la frecuencia de alelos favorecidos; produce adaptaciones

¿Te has preguntado...

por qué los antibióticos no pueden curar un resfriado?

Los antibióticos matan o inhiben la reproducción de las bacterias, por lo general al bloquear una vía metabólica que usa la bacteria para replicar el ADN, sintetizar proteínas o construir una pared celular. Sin embargo, resfriados e influenzas son causados por virus. Los virus no tienen metabolismo (como aprenderás en el capítulo 19) y no son afectados por los antibióticos. De modo que tomar antibióticos cuando tienes resfriado o influenza no te ayudará a sentirte mejor.

de las jirafas macho representa una negociación evolutiva entre la ventaja de poder ganar un combate contra otros machos y la desventaja de la vulnerabilidad mientras beben agua.

La **tabla 15-1** resume las diferentes causas de la evolución.

15.3 ¿CÓMO FUNCIONA LA SELECCIÓN NATURAL?

La selección natural no es la única fuerza evolutiva. Como has visto, la mutación proporciona variabilidad en caracteres hereditarios, y los efectos azarosos de la deriva génica pueden cambiar las frecuencias alélicas. Además, ahora los biólogos evolucionistas comienzan a apreciar el poder de las catástrofes fortuitas para dar forma a la historia de la vida sobre la Tierra; los sucesos de destrucción masiva exterminan por igual a las especies que tienen éxito para sobrevivir y a las que no lo tienen. No obstante, es la selección la que da forma a la evolución de las poblaciones mientras se adaptan a su ambiente cambiante. Por tal razón, se examinará la selección natural con más detalle.

La selección natural surge de una reproducción diferencial

En 1864, el economista británico Herbert Spencer acuñó la frase "supervivencia del más apto" para resumir el proceso que Darwin llamó **selección natural**. Sin embargo, la selección natural favorece caracteres que aumentan la supervivencia de sus poseedores sólo en la medida en que el mejoramiento en la supervivencia conduce a un mejoramiento en la reproducción. Una característica que mejore la supervivencia puede, por ejemplo, aumentar la probabilidad de que un individuo sobreviva lo suficiente para reproducirse, o puede aumentar el lapso de vida de un organismo y, en consecuencia, su número de oportunidades para reproducirse. Pero, a final de cuentas, es el éxito reproductivo el que determina el futuro de los alelos de un individuo, y la prevalencia en la siguiente generación de los caracteres asociados con dichos alelos. Por tanto, el principal impulsor de la selección natural son las diferencias en la reproducción: los individuos que portan ciertos alelos dejan más descendientes (quienes heredan dichos alelos) que otros individuos con alelos diferentes.

La selección natural actúa sobre los fenotipos

Aunque la evolución se definió como los cambios en la composición genética de una población, es importante reconocer que la selección natural no actúa directamente sobre los genotipos de los organismos individuales. Más bien, la selección natural actúa sobre los fenotipos, las estructuras y los comportamientos que muestran los miembros de una población. Sin embargo, esta selección de fenotipos afecta inevitablemente los genotipos presentes en una población, ya que fenotipos y genotipos están estrechamente vinculados. Por ejemplo, se sabe que la altura de una planta de chícharos está fuertemente influida por los alelos de ciertos genes de la planta. Si una población de plantas de chícharos encontrara condiciones ambientales favorables para las plantas más altas, entonces éstas dejarían más descendientes. Dichos descendientes portarían los alelos que contribuyeron a la altura de sus progenitores. En consecuencia, si la selección natural favorece un fenotipo particular, necesariamente también favorecerá el genotipo subyacente.

BioFlix™ Mechanisms of Evolution (disponible en inglés)

Algunos fenotipos se reproducen con mayor éxito que otros

Como ya se vio, la selección natural simplemente significa que algunos fenotipos se reproducen con más éxito que otros. Este proceso sencillo es un poderoso agente de cambio porque sólo los fenotipos más aptos transfieren caracteres a las generaciones posteriores. Pero, ¿qué hace apto a un fenotipo? Los fenotipos exitosos son aquellos que tienen las mejores adaptaciones a su entorno particular. Las **adaptaciones** son características que ayudan a un individuo a sobrevivir y reproducirse.

Un ambiente tiene componentes vivos e inanimados

Los organismos individuales deben enfrentar un ambiente que incluye no solamente los factores físicos, sino también los otros organismos con los que interactúa el individuo. El componente inanimado (*abiótico*) del ambiente incluye factores como el clima, la disponibilidad de agua y los minerales del suelo. El entorno abiótico tiene una gran importancia en la determinación de los caracteres que ayudan a un organismo a sobrevivir y reproducirse. Sin embargo, las adaptaciones también surgen por interacciones con otros organismos: el componente vivo (*biótico*) del ambiente. Como Darwin escribió: "La estructura de todo ser orgánico se relaciona [...] con la de todos los demás seres orgánicos, con quienes compite por alimento o residencia, o de los cuales tiene que escapar, o que son sus presas". Un ejemplo sencillo ilustra este concepto.

El césped búfalo crece en pequeñas porciones de tierra en las llanuras del este de Wyoming. Sus raíces deben absorber suficiente agua y minerales para su crecimiento y reproducción, y para ello deben adaptarse a su entorno abiótico. Pero incluso en las praderas secas de Wyoming, esta necesidad es relativamente trivial, siempre que la planta esté sola y protegida en su metro cuadrado de terreno. Sin embargo, en la realidad, muchas otras plantas -otras plantas de césped búfalo, otros tipos de céspedes, artemisas y flores silvestres anuales- brotan también en la misma porción de terreno. Si el césped búfalo ha de sobrevivir, debe competir con otras plantas por los recursos. Sus raíces largas y profundas y sus procesos eficaces para la absorción de minerales evolucionaron no tanto a causa de que las planicies sean áridas, sino porque el césped búfalo debe compartir las áridas planicies con otras plantas. Además, el césped búfalo también debe coexistir con animales que desean comerlo, como el ganado que pasta en las praderas (y, en el pasado, el bisonte). Como resultado, el césped búfalo es extremadamente resistente. Compuestos de sílice refuerzan sus hojas, una adaptación que desalienta el pastoreo. Con el tiempo, las plantas más resistentes y difíciles de comer sobrevivieron mejor y se reprodujeron más que las plantas menos resistentes: otra adaptación al ambiente biótico.

La competencia actúa como un agente de selección

Como muestra el ejemplo del césped búfalo, uno de los principales agentes de la selección natural en el ambiente biótico es la **competencia** con otros organismos por los escasos recursos. La competencia por los recursos es mucho más intensa entre los miembros de una misma especie. Como Darwin escribió en *El origen de las especies*: "La lucha casi invariablemente será mucho más intensa entre los individuos de la misma especie, pues frecuentan las mismas regiones, necesitan los mismos alimentos y están expuestos a los mismos riesgos". En otras palabras: ningún organismo que compite tiene necesidades tan similares para sobrevivir como los tiene otro miembro de la misma especie. Las diferentes especies también pueden competir por los mismos recursos, aunque por lo general en menor grado que como lo hacen los individuos dentro de una misma especie.

Tanto el depredador como la presa actúan como agentes de selección

Cuando dos especies interactúan de forma extensa, cada una ejerce fuertes presiones selectivas sobre la otra. Cuando una especie desarrolla una nueva característica o modifica una que ya poseía, la otra especie por lo general desarrolla nuevas adaptaciones en respuesta. Esta constante y mutua retrolimentación entre dos especies se llama **coevolución**. Quizá la forma más familiar de coevolución se encuentre en las relaciones depredador-presa.

La **depredación** es cualquier situación en la que un organismo se alimenta de otro. En algunos casos, la coevolución entre depredadores (quienes comen) y la presa (aquellos que son comidos) es algo así como una "carrera armamentista biológica", donde cada bando desarrolla nuevas adaptaciones en respuesta a las "mejoras" del otro bando. Darwin utilizó el ejemplo de los lobos y los ciervos: el lobo depredador selecciona un ciervo lento o descuidado, y quedan los ciervos más veloces y más alertas para reproducirse y transmitir dichos caracteres. A la vez, los ciervos veloces y alertas ejercen una presión selectiva sobre los lobos lentos y descuidados, porque tales depredadores no pueden adquirir suficiente alimento.

La selección sexual favorece caracteres que ayudan a aparearse a un organismo

En muchas especies animales, los machos poseen características llamativas como colores brillantes, plumas o aletas largas, o cornamentas embrolladas. Los machos también exhiben conductas de cortejo extrañas, o emiten cantos sonoros y complejos. Aunque tales características extravagantes por lo general tienen una función en el apareamiento, parece que se confrontan con una supervivencia y una reproducción eficaces. Los ornamentos exagerados y el exhibicionismo pueden ayudar a los machos a tener acceso a las hembras, pero también los hacen más visibles y en consecuencia vulnerables frente a los depredadores. A Darwin le intrigaba esa aparente contradicción. Acuñó el término **selección sexual** para describir la clase especial de selección que actúa sobre los caracteres que ayudan a un animal a conseguir pareja.

Darwin reconoció que la selección sexual estaría impulsada o por las competencias sexuales entre machos o por la preferencia de las hembras hacia fenotipos específicos de machos. La competencia entre machos para tener acceso a las hembras puede favorecer la evolución de características que proporcionen ventajas en las peleas o en la demostración ritual de la agresión (FIGURA 15-11). La selección de parejas por parte de las hembras ofrece una fuente secundaria de selección sexual. En las especies animales donde las hembras eligen de forma activa a su pareja entre los machos, parece que las hembras con frecuencia prefieren a los machos que muestran cornamentas muy embrolladas o un exhibicionismo extravagante (FIGURA 15-12). ¿Por qué?

Una hipótesis es que las estructuras, los colores y el exhibicionismo del macho que no refuerzan su supervivencia, quizá más bien le proporcionen a la hembra un signo externo de la condición del macho. Solamente un macho vigoroso y con mucha energía puede sobrevivir cuando lleva encima una coloración llamativa o una cola larga que lo harían más vulnerable ante los depredadores. Inversamente, los machos enfermos o que sufren el ataque de parásitos son ordinarios y carentes de gracia en comparación con los machos sanos. Una hembra que elige al macho con colores más

▲ **FIGURA 15-11 La competencia entre machos favorece la evolución, mediante selección sexual, de estructuras para combate ritual** Dos carneros cimarrones machos de cuernos largos se dan de topes durante la temporada de apareamiento otoñal. En muchas especies, es probable que los perdedores de tales combates no se apareen, mientras que los vencedores disfrutan de un tremendo éxito reproductivo.

PREGUNTA Si estudiaras una población de carneros cimarrones y pudieras identificar al padre y a la madre de cada descendiente, ¿podrías predecir que la diferencia en el número de descendientes entre el adulto con mayor éxito reproductivo y el adulto menos exitoso sería mayor en los machos que en las hembras?

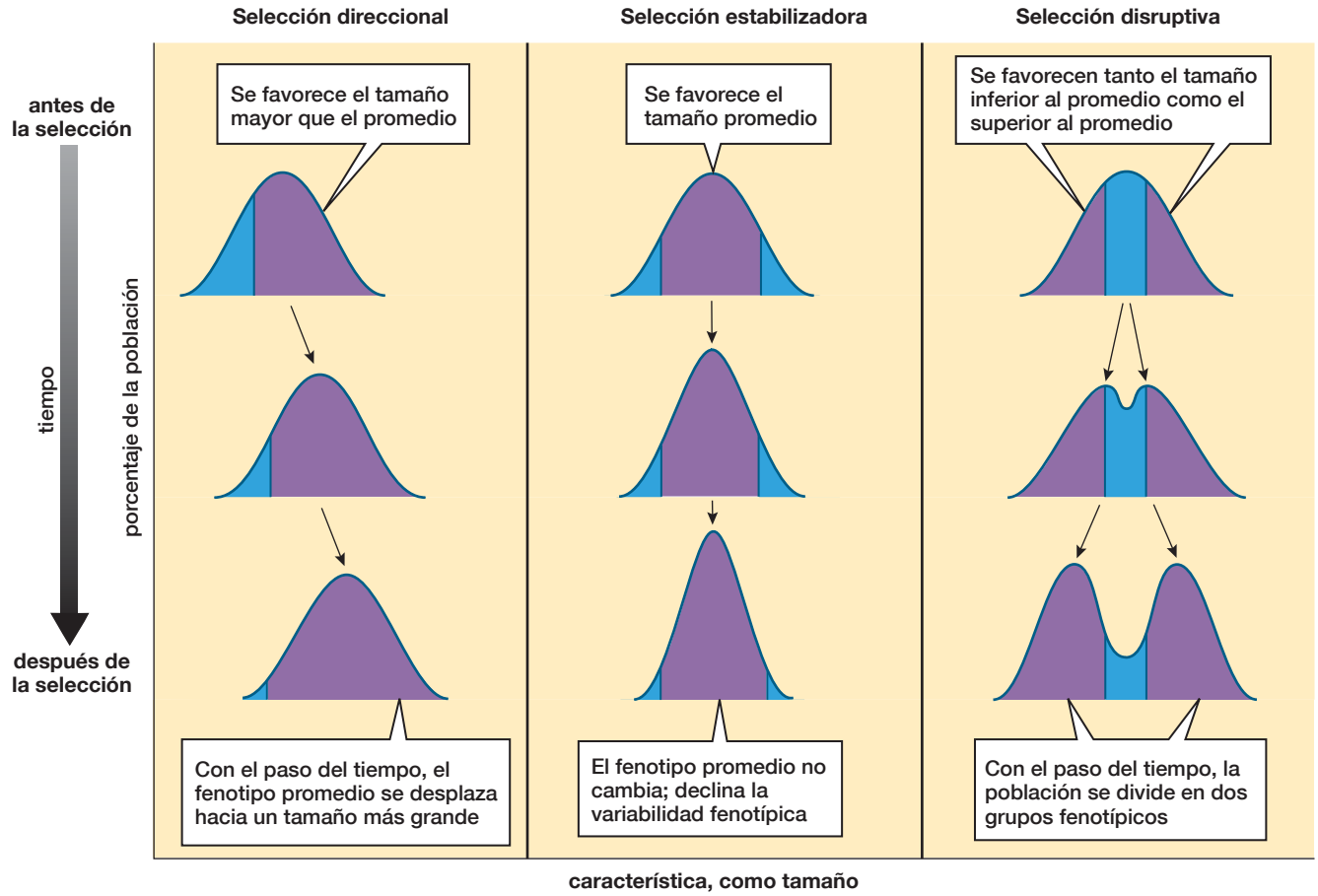
▲ FIGURA 15-12 **La vistosa cola del pavo real evolucionó a través de la selección sexual** Los ancestros de las hembras de pavo real actuales aparentemente eran exigentes para decidir con cuál macho iban a aparearse, lo que favoreció a los machos que tenían colas más coloridas y más largas.

brillantes y más ornamentado elige al mismo tiempo al macho más sano y vigoroso. Al hacerlo, gana aptitud si, por ejemplo, el macho más vigoroso da a sus descendientes un cuidado paternal superior, o si porta alelos resistentes a enfermedades que heredarán los descendientes y les ayudarán a asegurar su supervivencia. De esta forma, las hembras obtienen una ventaja reproductiva al elegir a los machos con cornamentas más grandes, y los caracteres de estos machos ostentosos (incluyendo su exagerado ornamento) se transmitirán a las generaciones subsecuentes.

La selección influye en las poblaciones de tres formas

La selección natural y la selección sexual pueden conducir a distintos patrones de cambio evolutivo. Los biólogos evolucionistas agrupan dichos patrones en tres categorías (FIGURA 15-13):

- La **selección direccional** favorece a los individuos que poseen valores extremos de una característica y ejerce una selección desfavorable con los individuos promedio y con los individuos situados en el extremo opuesto. Por ejemplo, la selección direccional puede favorecer el tamaño pequeño y seleccionar desfavorablemente entre los individuos promedio y grandes de una población.


Selección direccional
Selección estabilizadora
Selección disruptiva
antes de la selección
tiempo
después de la selección
porcentaje de la población
Se favorece el tamaño mayor que el promedio
Se favorece el tamaño promedio
Se favorecen tanto el tamaño inferior al promedio como el superior al promedio
Con el paso del tiempo, el fenotipo promedio se desplaza hacia un tamaño más grande
El fenotipo promedio no cambia; declina la variabilidad fenotípica
Con el paso del tiempo, la población se divide en dos grupos fenotípicos
característica, como tamaño

▲ FIGURA 15-13 **Tres formas en que la selección afecta a una población con el paso del tiempo**
Un ejemplo gráfico de tres formas en que la selección natural y/o sexual, que actúa sobre una distribución normal de fenotipos, puede afectar a una población con el paso del tiempo. En todas las gráficas, las áreas azules representan a los individuos sobre quienes la selección actúa desfavorablemente; es decir, los individuos que no se reproducen con tanto éxito como los individuos de las zonas color púrpura.

PREGUNTA Cuando la selección es direccional, ¿hay algún límite a cuán extremo se volverá el carácter bajo selección? ¿Por qué sí o por qué no?

- La **selección estabilizadora** favorece a los individuos con el valor promedio de una característica (por ejemplo, cuerpo de tamaño mediano) y ejerce una selección desfavorable entre individuos con valores extremos.
- La **selección disruptiva** favorece a los individuos en ambos extremos de una característica (por ejemplo, cuerpos de tamaño grande y pequeño), y ejerce una selección desfavorable entre individuos con valores intermedios.

La selección direccional desplaza las características en una dirección específica

Si las condiciones ambientales cambian de una forma consistente, una especie puede responder evolucionando en una dirección también consistente. Por ejemplo, si el clima se torna más frío, las especies de mamíferos desarrollarán un pelaje más grueso. En las bacterias, la evolución de la resistencia a los antibióticos es un ejemplo de selección direccional; cuando los antibióticos están presentes en el ambiente de una especie de bacteria, los individuos con mayor resistencia serán más prolíficos en su reproducción que los individuos con menos resistencia.

La selección estabilizadora actúa contra los individuos que se desvían demasiado del promedio

La selección direccional no puede continuar indefinidamente. ¿Qué sucede una vez que una especie se adapta de manera satisfactoria a un ambiente determinado? Si el ambiente no cambia, la mayoría de las nuevas variaciones que aparezcan serán dañinas. En tales condiciones, se espera que las especies estén sujetas a selección estabilizadora, que favorecerá la supervivencia y la reproducción de los individuos promedio. Por lo general, la selección estabilizadora ocurre cuando una característica está bajo presiones ambientales opuestas provenientes de dos fuentes diferentes. Por ejemplo, entre las lagartijas del género *Aristelliger*, las más pequeñas tienen dificultades cuando intentan defender sus territorios; pero las más grandes tienen más probabilidades de ser el alimento de los búhos. De este modo, las lagartijas *Aristelliger* están bajo la selección estabilizadora que favorece el tener un cuerpo de tamaño intermedio.

De manera generalizada se considera que muchas características están bajo selección estabilizadora. Aunque el cuello largo de las jirafas probablemente se originó bajo selección sexual direccional para lograr ventaja en los combates entre machos, es posible que ahora esté bajo selección estabilizadora, como una especie de término medio entre la ventaja de ser capaz de ganar combates y la desventaja de ser vulnerable cuando bebe agua (*véase* la figura 15-10).

La selección disruptiva adapta a los individuos dentro de una población a los diferentes hábitats

La selección disruptiva puede acontecer cuando una población habita en una región donde hay más de un tipo de recursos ventajosos. En tal situación, la mayoría de las características que favorecen la adaptación pueden ser diferentes dependiendo del tipo de recurso. Por ejemplo, la fuente de alimento del pinzón cascanueces de vientre negro (**FIGURA 15-14**), una pequeña ave granívora que se encuentra en los bosques de África, incluye tanto semillas duras como blandas. Para romper las semillas duras se necesita un pico largo y resistente, aunque un pico más pequeño y puntiagudo es una herramienta más eficaz para procesar las semillas blandas. Por ende, los pinzones cascanueces de vientre negro tienen picos de dos tamaños. Un ave puede tener un pico largo o uno pequeño, pero muy pocas aves poseen un pico de tamaño mediano; los individuos con pico de tamaño intermedio tienen una tasa de supervivencia menor que quienes tienen un pico largo o uno pequeño. Por tanto, la selección disruptiva en estas aves favorece a las que tienen pico o largo o pequeño, pero no a aquellas que tienen el pico mediano.

▲ **FIGURA 15-14 Pinzones cascanueces de vientre negro**
Como resultado de la selección disruptiva, cada pinzón cascanueces de vientre negro tiene o un pico largo (izquierda) o un pico pequeño (derecha).

Los pinzones cascanueces de vientre negro representan un ejemplo de *polimorfismo equilibrado*, en el cual se conservan dos o más fenotipos en una población. En muchos casos de polimorfismo equilibrado, persisten múltiples fenotipos porque cada uno es apoyado por un factor ambiental específico. Por ejemplo, considera dos formas distintas de la hemoglobina que está presente en algunas poblaciones humanas de África. En tales poblaciones, las moléculas de hemoglobina de individuos homocigotos para un alelo en particular producen una hemoglobina defectuosa que se agrupa en cadenas largas, las cuales distorsionan y debilitan los glóbulos rojos. Esta distorsión causa una enfermedad grave conocida como anemia de células falciformes, que en ocasiones resulta mortal. Antes del surgimiento de la medicina moderna, los individuos homocigotos del alelo de células falciformes no sobrevivían lo suficiente para reproducirse. Así que, ¿por qué el alelo no fue eliminado por selección natural?

Lejos de estar desaparecido, dicho alelo está presente en casi la mitad de la población en algunas regiones de África. La permanencia del alelo parece ser el resultado de la selección compensadora que favorece a los portadores heterocigotos del alelo. Los individuos heterocigotos, que tienen un alelo de la hemoglobina defectuosa y un alelo de la hemoglobina normal, padecen una anemia leve pero muestran también mayor resistencia al paludismo, una enfermedad mortal que afecta los glóbulos rojos y que está muy extendida en África ecuatorial. En regiones de África con alta incidencia de paludismo, los individuos heterocigotos sobrevivieron y se reprodujeron con más éxito que cualquier otro tipo de individuos homocigotos. Como resultado, se han preservado tanto el alelo de la hemoglobina normal como el de la anemia de células falciformes.

Estudio de caso continuación

Evolución de una amenaza

La evolución de la resistencia a los antibióticos en poblaciones bacterianas, como la bacteria MRSA que causa tantas infecciones mortales, es resultado directo de la selección natural aplicada por los antibióticos. Cuando una población de bacterias, causantes de enfermedad, comienza a crecer en el organismo humano, los médicos, al introducir un antibiótico en el ambiente de la bacteria, tratan de detener el crecimiento de la población. Aunque muchas bacterias mueren, algunas de las sobrevivientes tienen genomas con un alelo mutante que les confiere resistencia. Las bacterias que portan el "alelo de resistencia" producen una cantidad excesivamente grande de descendientes, los cuales heredan ese alelo. Muy pronto, las bacterias resistentes prevalecen dentro de la población.

Los seres humanos aceleraron el ritmo de la evolución de la resistencia a los antibióticos al introducir cantidades masivas de ellos en el ambiente de las bacterias. En Estados Unidos, cada año los médicos extienden más de 100 millones de recetas de antibióticos; los Centers for Disease Control and Prevention (Centros para el Control y Prevención de Enfermedades) estiman que casi la mitad de esas recetas no son necesarias.

Aunque el uso y abuso médico de los antibióticos es la fuente más importante de selección natural en la resistencia a los antibióticos, éstos también invaden el entorno fuera de los cuerpos humanos. Los alimentos que consumes, en especial la carne, contienen una porción de las 40 mil toneladas de antibióticos que se suministran cada año a los animales de granja. Además, los suelos y el agua de la Tierra están impregnados con los antibióticos que entran al ambiente a causa de los desechos humanos y animales, así como de jabones y detergentes bactericidas que actualmente se utilizan tanto en los hogares como en los centros de trabajo. Como resultado de esta alteración masiva del entorno, ahora las bacterias resistentes se encuentran no sólo en los hospitales y en los cuerpos de personas enfermas, sino también en los alimentos, el agua y el suelo. Las bacterias susceptibles están bajo un ataque constante, y las cepas resistentes tienen poca competencia. En la lucha contra la enfermedad, la humanidad ignoró de manera imprudente algunos de los principios básicos de la biología evolutiva, y ahora está pagando un precio muy alto por ello.

Considera esto

Dado que la selección natural actúa sólo sobre la variación existente entre fenotipos, la resistencia a los antibióticos no podría evolucionar si las bacterias en las poblaciones naturales no portaran ya los alelos que les ayudan a resistir los ataques de antibióticos químicos. ¿Por qué dichos alelos están presentes (aunque en niveles bajos) en las poblaciones de bacterias? Planteado de manera inversa, si los alelos de resistencia son favorables, ¿por qué son raros en las poblaciones naturales de bacterias?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

15.1 ¿Cómo se relacionan las poblaciones, los genes y la evolución?

La evolución es el cambio en las frecuencias de alelos en la poza génica de una población. Las frecuencias de alelos en una población permanecerán constantes durante generaciones sólo si se cumplen las siguientes condiciones: (1) no hay mutación, (2) no hay flujo génico, (3) la población es muy grande, (4) todo apareamiento es aleatorio y (5) todos los genotipos se reproducen igualmente bien (es decir, no hay selección natural). Estas condiciones casi nunca se presentan en la naturaleza. Comprender lo que sucede cuando no se cumplen ayuda a revelar los mecanismos de la evolución.

15.2 ¿Qué causa la evolución?

El cambio evolutivo es causado por mutación, flujo génico, tamaño poblacional pequeño, apareamiento no aleatorio y selección natural.

- Las mutaciones son cambios no dirigidos y fortuitos en la composición del ADN. Aunque la mayor parte de las mutaciones son neutras o dañinas para el organismo, algunas resultan ventajosas en ciertos ambientes. Las mutaciones son raras y no cambian mucho las frecuencias alélicas, pero aportan la materia prima para la evolución.
- El flujo génico es el movimiento de alelos entre diferentes poblaciones de una especie. El flujo génico tiende a reducir las diferencias en la composición genética de diferentes poblaciones.
- En cualquier población los sucesos fortuitos eliminarán o evitarán la reproducción de algunos individuos. Si la población es pequeña, los sucesos fortuitos pueden afectar la supervivencia y la reproducción de un número desproporcionado de individuos que porten un alelo específico, lo que en consecuencia cambia significativamente la frecuencia de alelos en la población; esto es deriva génica.
- El apareamiento no aleatorio, como el apareamiento selectivo y la endogamia, puede cambiar la distribución de genotipos en una población, en especial al aumentar la proporción de homocigotos.
- La supervivencia y la reproducción de los organismos está influida por sus fenotipos. Puesto que el fenotipo depende, al menos parcialmente, del genotipo, la selección natural tiende a favorecer la reproducción de ciertos alelos a expensas de otros.

15.3 ¿Cómo funciona la selección natural?

La selección natural es impulsada por diferencias en el éxito reproductivo entre diferentes genotipos. La selección natural se origina a partir de las interacciones de los organismos con partes tanto bióticas como abióticas de sus ambientes. Cuando dos o más especies ejercen presiones ambientales mutuas entre ellas durante periodos prolongados, ambas evolucionan como respuesta. Dicha coevolución puede resultar de cualquier tipo de relación entre organismos, incluidos competencia y depredación. Los fenotipos que ayudan a los organismos a aparearse pueden evolucionar mediante selección sexual.

BioFlix™ Mechanisms of Evolution (disponible en inglés)

Términos clave

adaptación *297*
aptitud *296*
coevolución *298*
competencia *298*
cuello de botella poblacional *292*

depredación *298*
deriva génica *290*
efecto fundador *293*
flujo génico *286*
frecuencia de alelos *286*
mutación *287*
población *285*
población en equilibrio *286*
poza génica *286*
principio de Hardy-Weinberg *286*
selección direccional *299*
selección disruptiva *300*
selección estabilizadora *300*
selección natural *297*
selección sexual *298*
sexual selection *298*
stabilizing selection *300*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. El _____ proporciona un modelo matemático simple para una población que no evoluciona, también llamada población _____, en la que las frecuencias no cambian con el tiempo. ¿Es probable que dichas poblaciones se encuentren en la naturaleza? _____.
2. Diferentes versiones del mismo gen se llaman _____. Dichas versiones surgen como resultado de cambios en la secuencia de _____ que forman el gen. Estos cambios son causados por _____. Un individuo con dos copias idénticas de un gen dado se describe como _____ para dicho gen, mientras que un individuo con dos versiones diferentes de dicho gen se describe como _____.
3. El _____ de un organismo se refiere a los alelos específicos que se encuentran dentro de sus cromosomas, mientras que los caracteres que producen dichos alelos se denominan sus _____. ¿Sobre cuáles de estos actúa la selección natural? _____.
4. Una forma aleatoria de evolución se llama _____. Esta forma de evolución sólo ocurrirá en poblaciones que son _____. Dos causas importantes de esta forma de evolución son _____ y _____. ¿Cuál de estas se aplicaría a una población iniciada por un par reproductor que queda varado en una isla? _____.
5. La competencia es más intensa entre los miembros de _____. Los depredadores y sus presas actúan como agentes de _____ unos sobre otras, lo que resulta en una forma de evolución llamada _____. Eso resulta en la evolución de características denominadas _____ que ayudan tanto a depredadores como a presas a sobrevivir y reproducirse.
6. La aptitud evolutiva de un organismo se mide por su éxito _____. La aptitud de un organismo puede cambiar si cambia su _____.

Preguntas de repaso

1. ¿Qué es una poza **génica**? ¿Cómo determinarías las frecuencias de alelos en una poza génica?
2. Define población en equilibrio. Describe las condiciones que deben cumplirse para que una población permanezca en equilibrio genético.
3. ¿Cómo afecta el tamaño de una población la probabilidad de cambios al azar en las frecuencias de alelos? ¿Pueden ocurrir cambios significativos en las frecuencias alélicas (es decir, evolución) como resultado de la deriva génica?
4. Si midieras las frecuencias de alelos de un gen y descubrieras grandes diferencias con respecto a las predichas por el principio de Hardy-Weinberg, ¿ello probaría que la selección natural ocurre en la población que estás estudiando? Repasa las condiciones que conducen a una población en equilibrio y explica tu respuesta.
5. A la gente le gusta decir que "no se puede probar una negación". Estudia de nuevo el experimento de la figura 15-3 y comenta acerca de lo que intenta demostrar.
6. Describe las tres formas en las que la selección natural puede afectar a una población con el paso del tiempo. ¿Cuál manera es más probable que ocurra en ambientes estables y cuál podría ocurrir en ambientes que cambian con rapidez?
7. ¿Qué es la selección sexual? ¿En qué forma la selección sexual es similar a otras formas de selección natural, y en qué es diferente?

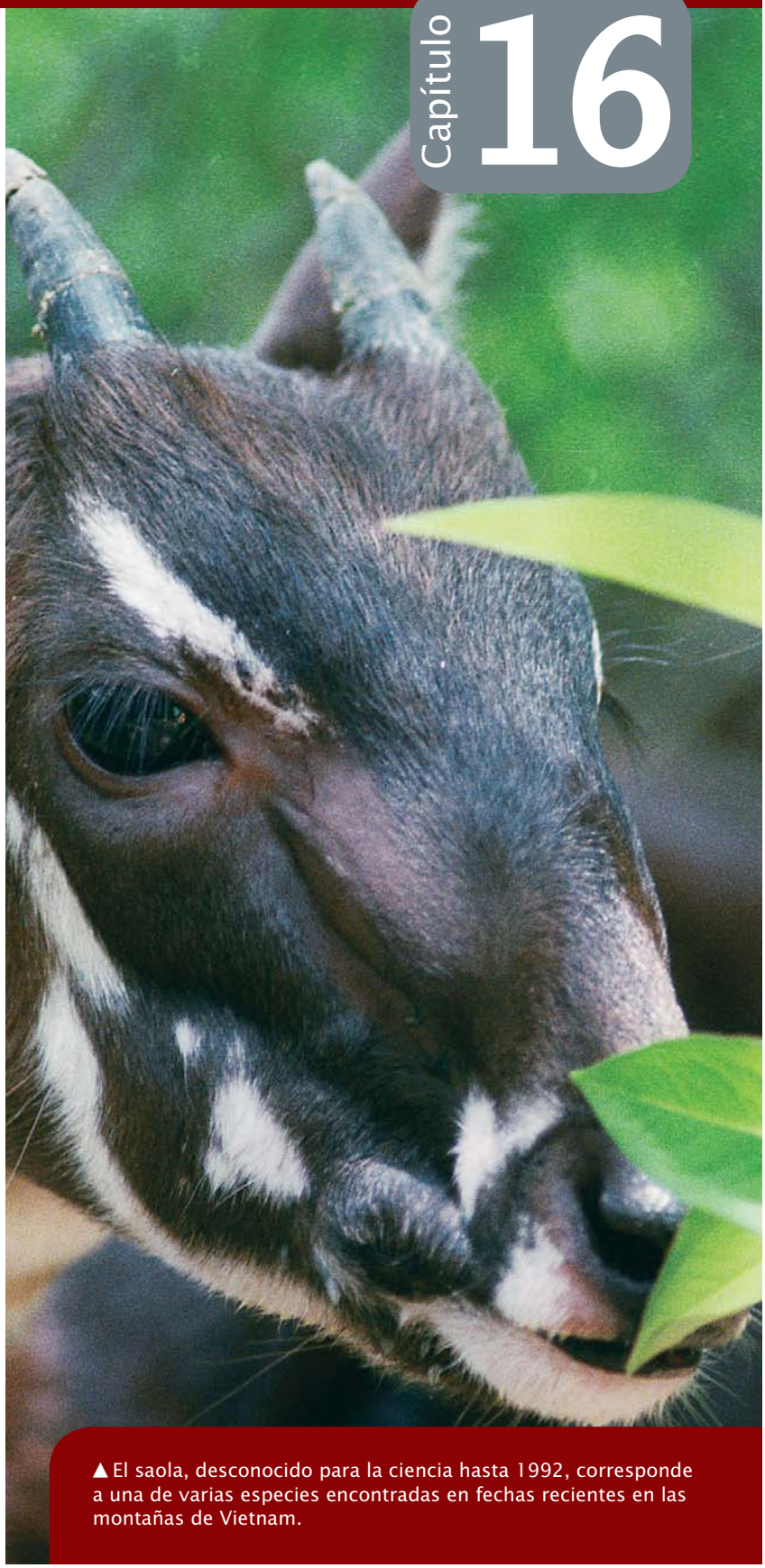
Aplicación de conceptos

1. En América del Norte, la estatura promedio de los seres humanos adultos ha aumentado constantemente durante décadas. ¿Se trata de una selección direccional? ¿Qué datos confirmarían tu respuesta?
2. El paludismo es raro en América del Norte. En poblaciones de estadounidenses de raza negra, ¿cuál sería tu predicción acerca de lo que sucede con las frecuencias de los alelos de hemoglobina que conduce a deficiencias en los glóbulos rojos? ¿Cómo determinarías si tu predicción es acertada?
3. En la década de 1940, la población de grullas blancas se redujo a menos de 50 individuos. Pero gracias a medidas de conservación, su número está aumentando. ¿Qué problemas evolutivos especiales enfrentan ahora las grullas blancas que pasaron a través de un cuello de botella poblacional?
4. En muchos países, los expertos en conservación tratan de diseñar sistemas de parques nacionales de modo que "islas" de área natural (grandes parques) estén conectadas por angostos "corredores" de hábitats sin perturbaciones. La idea es que esta disposición permita a los animales y plantas migrar entre reservas. ¿Por qué dicha migración es tan importante?
5. Una pregunta anticipada del capítulo 16: Una especie es todas las poblaciones de organismos que potencialmente son capaces de aparearse entre sí, pero que están reproductivamente aisladas de otras poblaciones (no pueden aparearse). Con las cinco condiciones del principio de Hardy-Weinberg como punto de partida, ¿qué factores consideras serían importantes para la división de una sola especie ancestral en dos especies modernas?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras actividades (disponibles en inglés).

El origen de las especies

Capítulo 16



▲ El saola, desconocido para la ciencia hasta 1992, corresponde a una de varias especies encontradas en fechas recientes en las montañas de Vietnam.

Estudio de caso

Un mundo perdido

LAS ESCARPADAS laderas empapadas de lluvia de la cordillera Annamita de Vietnam son remotas e imponentes, envueltas en neblinas tropicales que confieren un aire de misterio y sigilo a las montañas boscosas. Como era de esperarse, este apartado refugio ocultaba una extraordinaria sorpresa biológica: el saola, un mamífero con cuernos y pezuñas desconocido para la ciencia hasta principios de la década de 1990. El descubrimiento de una nueva especie de mamífero grande en estos tiempos fue una asombrosa sorpresa. Luego de siglos de exploración y explotación en todos los rincones de los bosques, desiertos y sabanas del planeta, los científicos estaban seguros de que ninguna especie de mamífero grande había escapado de sus labores de detección. Ya en 1812 el naturalista francés Georges Cuvier afirmó: "Hay pocas esperanzas de descubrir nuevas especies de cuadrúpedos grandes". No obstante, el saola (de 90 centímetros de alzada hasta el lomo, con un peso de casi 90 kilogramos y cuernos negros de 50 centímetros) se mantuvo encubierto todo este tiempo. Para la comunidad científica resulta sorprendente que hubiera permanecido tanto tiempo sin ser notado, a la sombra, en el bosque de las montañas Annamita, debido a que las personas tienden a observar a los animales grandes e incluso a los organismos de menor tamaño. Es por ello que se cree que los miembros de las tribus locales lo cazaban desde hacía ya algún tiempo.

La mayoría de las regiones en las que se hallan nuevas especies son lugares como las montañas Annamita (aislados por terrenos inhóspitos, y por las guerras libradas en ellos, como el caso de Vietnam durante el siglo pasado) donde es fácil que se oculten especies de plantas, mamíferos y reptiles. A partir del descubrimiento del saola, los científicos han descrito varias especies más de mamíferos de menor tamaño: nuevas especies de vertebrados como aves, reptiles, anfibios y peces. Este patrón de mundo perdido alrededor de las montañas de Annamita se ha encontrado en las remotas montañas Foja, en Nueva Guinea, que escondían una nueva especie de ave y docenas de nuevas especies de mariposas, ranas y plantas con flores, que se descubrieron en el año 2006, durante una expedición científica a la región. De igual forma, un estudio reciente de hábitats submarinos no explorados en Indonesia dejaron al descubierto más de 50 nuevas especies de peces, corales y camarones. Un biólogo curioso podría preguntarse por qué estas especies peculiares se concentran en áreas geográficas particulares. Pero antes de responder esta pregunta es necesario explorar el proceso evolutivo que da origen a nuevas especies.

De un vistazo

Estudio de caso Un mundo perdido

16.1 ¿Qué es una especie?

Los biólogos necesitan una definición clara de especie

Cada especie evoluciona de forma independiente

La apariencia puede ser engañosa

Enlaces con la vida diaria Imágenes de la vanidad biológica

16.2 ¿Cómo se conserva el aislamiento reproductivo entre las especies?

Los mecanismos de aislamiento precigóticos impiden el apareamiento entre especies

Los mecanismos de aislamiento postcigóticos restringen la descendencia híbrida

16.3 ¿Cómo se forman las nuevas especies?

Guardián de la Tierra Hibridación y extinción

La separación geográfica de una población puede conducir a especiación alopátrica

El aislamiento genético sin separación geográfica puede conducir a la especiación simpátrica

Estudio de caso continuación Un mundo perdido

Bajo ciertas condiciones pueden surgir muchas especies nuevas

16.4 ¿A qué se debe la extinción?

La distribución restringida a una zona pequeña hace vulnerables a las especies

La especialización excesiva aumenta el riesgo de extinción

Las interacciones con otras especies pueden llevar a una especie a su extinción

El cambio y la destrucción del hábitat son las causas principales de la extinción

Estudio de caso otro vistazo Un mundo perdido

16.1 ¿QUÉ ES UNA ESPECIE?

Si bien Darwin explicó de manera brillante cómo la evolución da forma a organismos complejos y sorprendentemente bien diseñados, sus ideas no explicaban por completo la diversidad de la vida. En particular, el proceso de selección natural no puede explicar por sí solo cómo los seres vivos llegaron a dividirse en grupos, cada uno de los cuales se distingue claramente de todos los demás. Cuando observas los grandes felinos, no ves un arreglo continuo de diferentes fenotipos de tigre que gradualmente se convierten en un fenotipo de león. Ves leones y tigres como tipos independientes y distintos que no se traslapan. Cada tipo diferente se conoce como una especie. (¿Te gustaría ponerle nombre a una especie? *véase* "Enlaces con la vida diaria: Imágenes de la vanidad biológica".)

Los biólogos necesitan una definición clara de especie

Antes de poder estudiar el origen de las especies, es indispensable aclarar primero la definición del término. A lo largo de casi toda la historia de la humanidad, el concepto de "especie" no ha tenido una definición precisa. En la Europa previa a Darwin, la palabra "especie" se refería simplemente a cada una de las "clases" producidas por la creación bíblica. De acuerdo con este contexto, los seres humanos no podían conocer los criterios del creador, sino sólo tratar de distinguir entre las especies con base en las diferencias visibles en su estructura. De hecho, la palabra "especie" significa "apariencia" en latín.

A grandes rasgos, es fácil distinguir las especies mediante comparaciones visuales rápidas. Por ejemplo, las currucas son claramente distintas de las águilas, que obviamente son diferentes de los patos. Pero es mucho más difícil distinguir entre especies diferentes de currucas, águilas o patos. ¿En qué se basan los científicos para hacer estas distinciones con mayor exactitud?

Cada especie evoluciona de forma independiente

En la actualidad, los biólogos definen una **especie** como un grupo de poblaciones que evoluciona de manera independiente. Cada especie sigue una trayectoria evolutiva separada porque los alelos no se mueven entre la poza génica de especies diferentes. Sin embargo, esta definición no establece con claridad el estándar mediante el cual se juzga dicha independencia evolutiva. El estándar más usado define las especies como "grupos de poblaciones naturales que se cruzan efectiva o potencialmente, que están aisladas reproductivamente de otros grupos semejantes". Esta definición, conocida como el *concepto de especie biológica*, se basa en el análisis de que el **aislamiento reproductivo** (la incapacidad para cruzarse exitosamente fuera del grupo) asegura la independencia evolutiva.

El concepto de especie biológica tiene al menos dos limitaciones importantes. La primera es que, puesto que la definición se basa en patrones de reproducción sexual, no ayuda a discernir las fronteras entre especies en los organismos que se reproducen asexualmente. En segundo lugar, no siempre resulta práctico, ni siquiera posible, observar directamente si los miembros de dos grupos diferentes se cruzan. Por consiguiente, un biólogo que quiera determinar si un grupo de organismos constituye una sola especie, a menudo tiene que hacer la determinación sin saber a ciencia cierta si los miembros de un grupo se cruzan con organismos externos al grupo.

A pesar de las limitaciones del concepto de especie biológica, es aceptado por la mayoría de los biólogos porque les permite identificar especies de organismos que se reproducen sexualmente. No obstante, los científicos estudiosos de las bacterias y otros organismos, cuya reproducción es en su mayor parte asexual, deben usar otras definiciones. Pero incluso existen algunos biólogos, que investigan a los organismos que se reproducen sexualmente, que eligen definiciones de especie que no dependan de una propiedad (como el aislamiento reproductivo) cuya medición puede ser complicada. Para ello, se han propuesto varias definiciones alternativas al concepto de especie biológica (en la página 351 del capítulo 18 se describe una que ha ganado muchos adeptos).

La apariencia puede ser engañosa

Los biólogos han observado que algunos organismos con aspectos muy similares pertenecen a especies diferentes. Por ejemplo, el mosquero barranqueño y el mosquero californiano son tan parecidos que incluso los observadores de aves más experimentados no logran distinguirlos (**FIGURA 16-1**). Hasta hace poco, estas aves se consideraban una sola especie. Sin embargo, las investigaciones descubrieron que los dos tipos de aves no se cruzan y son dos especies diferentes.

Enlaces con *la vida diaria*

Imágenes de la vanidad biológica

¿Buscas un regalo especial para un amigo o un ser querido? ¿Por qué no nombrar una especie en honor a esa persona? ¡O mejor nombrarla en tu honor! Gracias al proyecto BIOPAT (www.biopat.de), cualquier persona que disponga de 3,500 dólares puede quedar inmortalizada con el nombre en latín de una planta o animal descubierto en fechas recientes.

Por lo general, el científico que descubre y describe una nueva especie se encarga de elegir su nombre en latín. Comúnmente eligen un nombre que describe un rasgo característico de la especie o tal vez del lugar donde se encontró. Sin embargo, en ocasiones, se hacen elecciones más caprichosas. Por ejemplo, un escarabajo descubierto recientemente recibió el nombre de *Agra schwarzeneggeri*, en honor del ex gobernador de California y ex estrella de cine, una rana recibió el nombre de *Hyla stingi* en honor de la estrella británica de rock y una araña se llama *Aptostichus stephencolberti*, en reconocimiento del satírico comentarista de noticias. *Agathidium bushi* y *Agathidium cheneyi* son escarabajos nombrados así en honor del ex presidente y ex vicepresidente de Estados Unidos, respectivamente.

Si donas dinero al proyecto BIOPAT, el nombre de una nueva especie dependerá por completo de ti. En agradecimiento por una contribución que apoye los esfuerzos para descubrir y conservar especies en peligro de extinción, los responsables del BIOPAT te proporcionarán una selección de especies recientemente descubiertas pero todavía sin nombre. Tú puedes elegir tu especie y escoger un nombre, al que luego se le agrega una terminación apropiada en latín siendo publicado posteriormente en una revista científica. El nombre que elijas se convertirá en el nombre científico oficial de la nueva especie.

En el ejemplo quizá más extraordinario de compra de derechos para nombrar una especie, un mono recién descubierto recibió su nombre en honor a un casino *online* (**FIGURA E16-1**). A cambio de una aportación de 650,000 dólares, la nueva especie recibió el nombre de *Callicebus aureipalatii* (el nombre de la especie en latín significa "palacio de oro"). El dinero se utilizará para administrar el Parque Nacional Madidi, en Bolivia, donde se descubrió la nueva especie.

▲ **FIGURA E16-1 El mono Palacio de Oro recibió este nombre en honor a un casino**

La semejanza superficial en ocasiones enmascara múltiples especies. Los investigadores descubrieron en fechas recientes que la especie de mariposa conocida hasta ahora como *Astraptes fulgerator*, en realidad constituye un grupo de por lo menos 10 especies diferentes. Las orugas de las diferentes especies difieren en apariencia, pero las mariposas adultas son tan parecidas que sus identidades específicas pasaron desapercibidas durante más de dos siglos desde que la mariposa se describió y nombró por primera vez.

Pero también se presenta la situación inversa, es decir, las diferencias en apariencia no siempre denotan que dos poblaciones correspondan a distintas especies. Por ejemplo, las guías de campo publicadas en la década de 1970 citaban al gorjeador de los mirtos y al gorjeador de Audubon como especies diferentes (**FIGURA 16-2**).

(a) Mosquero barranqueño **(b) Mosquero californiano**

▲ **FIGURA 16-1 Miembros de especies diferentes pueden tener aspecto similar (a)** El mosquero barranqueño y **(b)** el mosquero californiano son especies diferentes.

(a) Gorjeador de los mirtos

(b) Gorjeador de Audubon

▲ **FIGURA 16-2 Los miembros de una especie pueden diferir en aspecto** **(a)** El gorjeador de los mirtos y **(b)** el gorjeador de Audubon son miembros de la misma especie.

Estas aves difieren en ámbito geográfico y en el color de las plumas de la garganta. En fecha más reciente, los científicos comprobaron que estas aves eran variedades locales de la misma especie. La razón: donde sus ámbitos se traslapan, estos gorjeadores se cruzan.

16.2 ¿CÓMO SE CONSERVA EL AISLAMIENTO REPRODUCTIVO ENTRE LAS ESPECIES?

¿Qué impide que especies diferentes se crucen? Las características que evitan las cruzas y conservan el aislamiento reproductivo se llaman **mecanismos de aislamiento**. Los mecanismos de aislamiento ofrecen un evidente beneficio a los individuos. Un individuo que se aparee con un miembro de otra especie probablemente no engendrará descendientes (o éstos serán poco aptos o estériles), de manera que sus esfuerzos reproductivos serán vanos y no aportarán provecho a las futuras generaciones. En consecuencia, la selección natural favorece las características que impiden el apareamiento que intente traspasar las fronteras entre especies. Los mecanismos que impiden el apareamiento entre especies se llaman **mecanismos de aislamiento precigóticos**.

Cuando los mecanismos de aislamiento precigóticos fracasan, o todavía no se han desarrollado, los miembros de especies diferentes pueden aparearse. Sin embargo, si toda la descendencia híbrida resultante muere durante su desarrollo, entonces las dos especies continúan mutuamente aisladas desde el punto de vista reproductivo. Incluso cuando la descendencia híbrida puede sobrevivir, si dichos híbridos son infértiles o menos aptos que sus progenitores, las dos especies continuarán separadas, con poco o ningún flujo génico entre ellas. Los mecanismos que impiden la formación de híbridos fértiles y vigorosos entre especies se conocen como **mecanismos de aislamiento postcigóticos**.

Los mecanismos de aislamiento precigóticos impiden el apareamiento entre especies

El aislamiento reproductivo se conserva gracias a una variedad de mecanismos, pero aquellos que impiden los intentos de apareamiento son muy eficaces. A continuación se describen los tipos más importantes de dichos mecanismos de aislamiento precigóticos.

La unión entre miembros de diferentes especies puede ser evitada

Los miembros de especies distintas no pueden aparearse si nunca se acercan uno al otro. El *aislamiento geográfico* impide la cruza entre poblaciones que no entran en contacto porque habitan en lugares diferentes y físicamente separados (FIGURA 16-3). Sin embargo, no es posible señalar con precisión si poblaciones separa-

▶ **FIGURA 16-3 Aislamiento geográfico** Para determinar si estas dos ardillas pertenecen a especies diferentes, debes averiguar si "se cruzan efectiva o potencialmente". Por desgracia, esto es difícil de saber porque **(a)** la ardilla de Kaibab vive sólo en el borde norte del Gran Cañón y **(b)** la ardilla de Abert habita exclusivamente en el borde sur. Estas dos poblaciones están separadas geográficamente, pero son muy semejantes. ¿Se habrán diferenciado lo suficiente desde su separación para quedar aisladas reproductivamente? Puesto que permanecen geográficamente incomunicadas, es imposible saberlo.

(a) Ardilla de Kaibab

(b) Ardilla de Abert

das geográficamente en realidad son especies distintas. Si llegara a desaparecer la barrera física que separa esas dos poblaciones (por ejemplo, un nuevo canal podría unir dos lagos antes independientes), las poblaciones reunidas podrían cruzarse libremente y ya no ser más especies separadas. Si no pueden aparearse, entonces cabe la posibilidad de que se hayan desarrollado otros mecanismos durante el periodo de aislamiento, como los que se describen más adelante. Por consiguiente, el aislamiento geográfico se considera generalmente un mecanismo que permite la formación de nuevas especies, más que un mecanismo que mantiene el aislamiento reproductivo entre especies.

Diferentes especies pueden ocupar distintos hábitats

Dos poblaciones que usan diferentes recursos pueden pasar tiempo en distintos hábitats dentro de la misma región general y, en consecuencia, muestran *aislamiento ecológico*. Por ejemplo, los gorriones de cresta blanca y los de pecho blanco tienen ámbitos geográficos que se traslapan extensamente. Sin embargo, el gorrión de pecho blanco frecuenta los matorrales densos, en tanto que el gorrión de cresta blanca habita en campos o praderas, y rara vez se adentra en la vegetación densa. Estas dos especies pueden coexistir a unos cuantos cientos de metros una de otra y, sin embargo, encontrarse muy rara vez durante la temporada de apareamiento. Un ejemplo más sorprendente lo proporcionan las más de 300 especies de avispa del higo (**FIGURA 16-4**). En la mayoría de los casos, las avispas del higo de una especie dada se aparean en el interior de los frutos de una especie particular de higo (y lo polinizan), albergando cada especie de higo sólo una o dos especies de avispa polinizadora. Por tanto, las avispas del higo de diferentes especies coinciden sólo en ocasiones excepcionales durante la temporada de reproducción, y el polen de una especie de higo usualmente no se transporta a flores de una especie diferente.

Si bien el aislamiento ecológico puede retardar la cruza, parece poco probable que sea capaz de impedir por completo el flujo génico. Normalmente hay otros mecanismos que también contribuyen al aislamiento reproductivo.

▲ **FIGURA 16-4 Aislamiento ecológico** Esta hembra de avispa del higo, después de fertilizar sus óvulos en un apareamiento que tuvo lugar dentro de un higo y buscar otro higo de la misma especie, deposita sus huevecillos entrando a través de un poro para posteriormente morir. Sus descendientes eclosionarán, se desarrollarán y se aparearán en el interior del higo. Debido a que cada especie de avispa del higo se reproduce sólo en su propia especie de higo particular, cada especie de avispa está aislada reproductivamente.

Especies diferentes procrean en distintas épocas

Aun cuando ocupen hábitats similares, dos especies no se aparearán si tienen diferentes temporadas de reproducción, fenómeno que se conoce como *aislamiento temporal* (*relacionada con el tiempo*). Por ejemplo, el grillo de campo de primavera y el grillo de campo de otoño se encuentran en muchas zonas de América del Norte pero, como indican sus nombres, la primera especie se reproduce en primavera y la segunda en otoño. Como resultado, estas dos especies no coinciden con sus periodos reproductivos, por tanto no se cruzan.

En las plantas, las estructuras reproductivas de diferentes especies pueden madurar en distintas temporadas. Por ejemplo, los pinos obispo y los pinos de Monterey coexisten cerca de la ciudad de Monterey, en la costa de California (**FIGURA 16-5**), pero

(a) Pino obispo

(b) Pino de Monterey

▲ **FIGURA 16-5 Aislamiento temporal** **(a)** Los pinos obispo y **(b)** los pinos de Monterey coexisten en la naturaleza. En el laboratorio producen híbridos fértiles. Sin embargo, en su medio natural, no se cruzan, porque liberan polen en diferentes épocas del año.

las dos especies liberan su polen que contiene espermatozoides (y tienen óvulos listos para recibir el polen) en épocas diferentes: el pino de Monterey libera polen al comenzar la primavera y el pino obispo lo hace en verano. Por esta razón las dos especies nunca se cruzan en condiciones naturales.

Diferentes especies tienen distintas señales de cortejo

Entre los animales, los elaborados colores y comportamientos de cortejo no sólo se utilizan como señales de reconocimiento y evaluación entre machos y hembras, sino que también evitan el apareamiento con miembros de otras especies. Las señales y comportamientos que difieren de una especie a otra crean *aislamiento conductual*. Los plumajes y vocalizaciones característicos de un ave macho, por ejemplo, atraen a las hembras de su propia especie, mientras que las hembras de otras especies actúan ante estas exhibiciones con indiferencia. Por ejemplo, las peculiares plumas y la pose llamativa de un ave del paraíso mayor macho (también conocida como ave del paraíso esmeralda grande) en cortejo son señales notorias de su especie y hay escasas probabilidades de que las hembras de otra especie se sientan atraídas por equivocación (FIGURA 16-6). Entre las ranas, los machos suelen mostrar una ausencia de discriminación impresionante, pues saltan sobre toda hembra que esté a la vista, sin importar la especie, cuando sienten el impulso de hacerlo. Las hembras, por el contrario, se acercan sólo a las ranas macho que emiten el llamado adecuado para su especie. Si se encuentran en un abrazo no deseado, las hembras emiten la "llamada de liberación", que induce al macho a soltarlas. En consecuencia, se producen pocos híbridos.

Las diferencias en la estructura de los órganos sexuales frustran los intentos de apareamiento

En casos excepcionales, machos y hembras de especies diferentes intentan aparearse, sin embargo es probable que sus intentos fracasen. Entre las especies animales con fecundación interna (en las que los espermatozoides se depositan en el interior del aparato reproductor de la hembra) es posible que los órganos sexuales del macho y de la hembra sencillamente no lleguen a acoplarse. Estructuras corporales incompatibles también imposibilitan la copulación entre especies. Por ejemplo, los caracoles de especies cuyas conchas tienen espirales que se forman hacia el lado izquierdo no lograrán copular con caracoles cuyas conchas tienen espirales hacia el lado derecho (FIGURA 16-7). Entre las plantas, las diferencias de tamaño o estructura de la flor impiden la transferencia de polen entre especies, puesto que distintas flores atraen diferentes polinizadores. Los mecanismos de aislamiento de este tipo se conocen como *incompatibilidad mecánica*.

▲ FIGURA 16-6 **Aislamiento conductual** El despliegue para atraer pareja sexual de un ave del paraíso mayor incluye una postura, movimientos, plumaje y vocalizaciones característicos que no se parecen a los de otras especies de aves del paraíso.

Los mecanismos de aislamiento postcigóticos limitan la descendencia híbrida

En ocasiones fracasa el aislamiento precigótico. Cuando esto sucede, miembros de especies diferentes pueden aparearse, y los espermatozoides de una especie pueden llegar al óvulo de otra especie. Sin embargo, tales apareamientos por lo general no consiguen engendrar descendientes híbridos vigorosos y fértiles a causa de mecanismos de aislamiento postcigóticos.

Los espermatozoides de una especie no consiguen fertilizar los óvulos de otra especie

Incluso si un macho consigue inseminar una hembra de una especie diferente, es posible que sus espermatozoides no fecunden los óvulos de la hembra debido a un mecanismo llamado *incompatibilidad gamética*. Por ejemplo, en los animales con fecundación interna, los fluidos del aparato reproductor de la hembra pueden debilitar o destruir los espermatozoides de otras especies.

La incompatibilidad gamética puede ser un mecanismo de aislamiento entre especies muy importante, como en el caso de los animales invertebrados marinos y las plantas polinizadas a través del viento, los cuales se reproducen mediante la diseminación de

(a) Conchas de tres especies de caracoles

(b) Enroscados compatibles **(c) Enroscados no compatibles**

▲ FIGURA 16-7 **Incompatibilidad mecánica** **(a)** Las conchas de diferentes especies de caracoles se enrollan en distintas direcciones. Entre las tres especies estrechamente relacionadas que se observan aquí, dos tienen conchas que se enrollan hacia la izquierda y una tiene una concha que se enrolla hacia la derecha. **(b)** Dos caracoles con enroscados compatibles pueden aparearse, pero **(c)** caracoles de diferentes especies con enroscados incompatibles no pueden aparearse porque la diferencia en el enroscamiento impide que sus genitales (señalados con flechas) se unan.

sus gametos en el agua o en el aire. Por ejemplo, los espermatozoides de los erizos de mar contienen una proteína que les permite unirse a los óvulos. La estructura de la proteína es distinta entre especies, de manera que los espermatozoides de una especie de erizo de mar no pueden unirse a los óvulos de otras especies. En los abulones (un tipo de molusco), los óvulos están rodeados por una membrana que puede ser penetrada sólo por espermatozoides que contienen una enzima específica. Cada especie de abulón tiene una versión distintiva de la enzima, de manera que los híbridos son escasos, aun cuando varias especies de abulones coexistan en las mismas aguas y se reproduzcan durante el mismo periodo. Con respecto a las plantas, una incompatibilidad química similar impide la germinación del polen de una especie que se deposita en el estigma (la estructura que atrapa el polen) de la flor de otra especie.

La descendencia híbrida puede no sobrevivir o reproducirse

Si se produce la fecundación entre especies, el híbrido resultante con frecuencia no sobrevive, una situación denominada *inviabilidad del híbrido*. Las instrucciones genéticas que dirigen el desarrollo de las dos especies pueden ser tan diferentes que los híbridos son abortados en una etapa temprana de su desarrollo. Por ejemplo, en cautiverio, las ranas leopardo pueden ser incitadas a aparearse con ranas de los bosques y, por lo general, estos apareamientos producen óvulos fertilizados. Sin embargo, los embriones resultantes no sobreviven más de unos cuantos días.

En otras especies animales, el híbrido tal vez sobreviva, pero manifestará comportamientos que son mezcla de los dos tipos de progenitores. Al pretender hacer ciertas cosas como la especie A, y otras de la forma como las realiza la especie B, el híbrido queda totalmente sin coordinación y, por tanto, sin la capacidad de reproducirse. Los híbridos entre ciertas especies de periquitos, por ejemplo, experimentan grandes dificultades para aprender a llevar materiales para el nido durante el vuelo y probablemente no se reproducen en estado salvaje.

Los descendientes híbridos pueden ser estériles

La mayoría de los híbridos animales, como la mula (una cruza entre yegua y burro) o el ligre (una cruza de zoológico entre un león macho y un tigre hembra), son estériles (**FIGURA 16-8**). La *esterilidad del híbrido* impide que este tipo de seres vivos transmitan su material genético a una progenie, lo que bloquea el flujo génico entre las dos poblaciones de los progenitores. Una razón común de la esterilidad de los híbridos es que los cromosomas no se aparean correctamente durante la meiosis, por lo que nunca se forman óvulos ni espermatozoides. (Para aprender cómo la inviabilidad y la esterilidad de los híbridos pueden amenazar a las especies en peligro de extinción, *véase* "Guardián de la Tierra: Hibridación y extinción", en la página 310).

▲ **FIGURA 16-8 Esterilidad híbrida** Este ligre, un descendiente híbrido de león y tigre, es estéril. Las pozas génicas de las especies de sus padres permanecen separadas.

La **Tabla 16-1** resume los diferentes tipos de mecanismos de aislamiento.

16.3 ¿CÓMO SE FORMAN LAS NUEVAS ESPECIES?

Pese a su exhaustivo análisis del proceso de selección natural, Charles Darwin nunca propuso un mecanismo completo de **especiación**, es decir, del proceso de formación de nuevas especies. Un científico que desempeñó una importante función en la descripción del proceso de especiación fue Ernst Mayr de Harvard University (Universidad de Harvard), ornitólogo (especialista en aves) y figura central de la historia de la biología evolutiva. Mayr creó el concepto de especie biológica antes mencionado. También fue el primero en reconocer que la especiación depende de dos factores que actúan sobre un par de poblaciones: el aislamiento y la divergencia genética.

- **Aislamiento de las poblaciones:** Si los individuos se desplazan libremente entre dos poblaciones, la cruza y el flujo génico resultante provocarán cambios en una población que pronto se difundirán también en la otra población. Por consiguiente, la diferenciación entre las poblaciones no aumentará si no sucede algo que impida la cruza entre ellas. La especiación depende del aislamiento.

Tabla 16-1 Mecanismos de aislamiento reproductivo

Mecanismos de aislamiento precigóticos: factores que impiden que los organismos de dos especies se apareen.
- **Aislamiento geográfico:** las especies no pueden cruzarse porque una barrera física las separa.
- **Aislamiento ecológico:** las especies no se cruzan aun cuando estén dentro de una misma región, porque ocupan distintos hábitats.
- **Aislamiento temporal:** las especies no pueden cruzarse porque tienen distintas temporadas de apareamiento.
- **Aislamiento conductual:** las especies no se cruzan porque tienen distintos rituales de cortejo y apareamiento.
- **Incompatibilidad mecánica:** las especies no se pueden cruzar porque sus estructuras reproductoras son incompatibles.

Mecanismos de aislamiento postcigóticos: factores que impiden que los organismos de dos especies tengan descendientes vigorosos y fértiles después del apareamiento.
- **Incompatibilidad gamética:** los espermatozoides de una especie no pueden fecundar los óvulos de otra especie.
- **Inviabilidad del híbrido:** la descendencia híbrida no sobrevive hasta su madurez.
- **Esterilidad del híbrido:** la descendencia híbrida es estéril o tiene baja fertilidad.

Guardián de la Tierra

Hibridación y extinción

La principal causa de la extinción es el cambio ambiental, en especial la destrucción del hábitat. Sin embargo, algunas especies con poblaciones pequeñas también están amenazadas por un peligro menos evidente: la hibridación. Si bien los mecanismos de aislamiento precigóticos garantizan que, en su mayoría, los miembros de una especie no puedan cruzarse con miembros de otra especie, los apareamientos entre miembros de especies diferentes son posibles. La cruza entre las especies y la descendencia híbrida resultante son muy frecuentes en aves y plantas.

¿En qué forma es peligroso el apareamiento híbrido para las especies en peligro de extinción? Recuerda que con los mecanismos de aislamiento postcigóticos, en la mayoría de los casos, lo más probable es que los descendientes híbridos sobrevivientes sean débiles y, posiblemente, estériles. Ahora, imagina lo que sucedería si entre dos especies, una con población mucho menor que la otra, se da el contacto con el subsecuente resultado de híbridos. Si los descendientes híbridos no logran sobrevivir y reproducirse, los números de ambas especies disminuirán, pero el descenso tendrá un efecto proporcionalmente mayor sobre la población de menor tamaño. Cuando la especie más abundante se mueve hacia el ámbito de la especie que escasea, el impacto sobre esta última puede ser devastador. Incluso si los descendientes híbridos logran sobrevivir, un elevado número de híbridos agobiará a la especie escasa, resultando en la absorción de ésta por la especie abundante.

Es más probable que el daño de la hibridación ocurra cuando poblaciones pequeñas anteriormente aisladas entren en contacto con poblaciones más numerosas de una especie con una relación muy cercana. Por ejemplo, la planta *Clarkia lingulata* es extremadamente rara; se sabe que existe sólo en dos lugares en las montañas de la Sierra Nevada de California. Por desgracia, hibrida fácilmente con su pariente más abundante, la *Clarkia biloba*, para producir descendencia híbrida estéril. Puesto que varias poblaciones de *C. biloba* crecen cerca de las poblaciones de *C. lingulata*, la extinción por hibridación es una posibilidad real para esta rara especie.

▲ **FIGURA E16-2 Lobos de Etiopía** En la actualidad subsisten menos de 500 lobos de Etiopía. Entre las amenazas a su existencia destaca la hibridación con perros salvajes.

Con frecuencia, las actividades de los seres humanos provocan el contacto entre una especie en peligro de extinción y una especie más abundante con la cual puede hibridar. Por ejemplo, el extraño pato hawaiano, que se encuentra sólo en las islas de Hawai, hibrida libremente con los ánades reales, una especie no nativa introducida a Hawai para proporcionar a los cazadores nuevas especies para su actividad. De manera similar, el lobo de Etiopía (**FIGURA E16-2**) en peligro de extinción, está amenazado por las cruzas con perros domésticos que se volvieron salvajes, y el gato montés, también en peligro de extinción, está en riesgo por la hibridación con gatos domésticos. En éstos y otros casos, una especie primero disminuye en número a causa de la destrucción del hábitat y luego se vuelve vulnerable a un mayor daño provocado por la hibridación con una especie más numerosa que está presente como resultado de las actividades de los seres humanos.

- **Divergencia genética de las poblaciones:** No es suficiente que dos poblaciones simplemente estén aisladas. Se convertirán en especies separadas sólo si, durante el periodo de aislamiento, adquieren por evolución diferencias genéticas lo bastante significativas. Las diferencias deben ser de tal magnitud que, si las poblaciones aisladas se encontraran de nuevo, ya no podrían cruzarse ni tener descendientes vigorosos y fértiles. Es decir, la especiación es completa sólo si la divergencia da por resultado la evolución de un mecanismo de aislamiento. Tales diferencias pueden surgir de manera fortuita (deriva génica), especialmente si por lo menos una de las poblaciones aisladas es pequeña (*véanse* las páginas 290-292). Las grandes diferencias genéticas también pueden ser resultado de la selección natural, si las poblaciones aisladas experimentan diferentes condiciones ambientales.

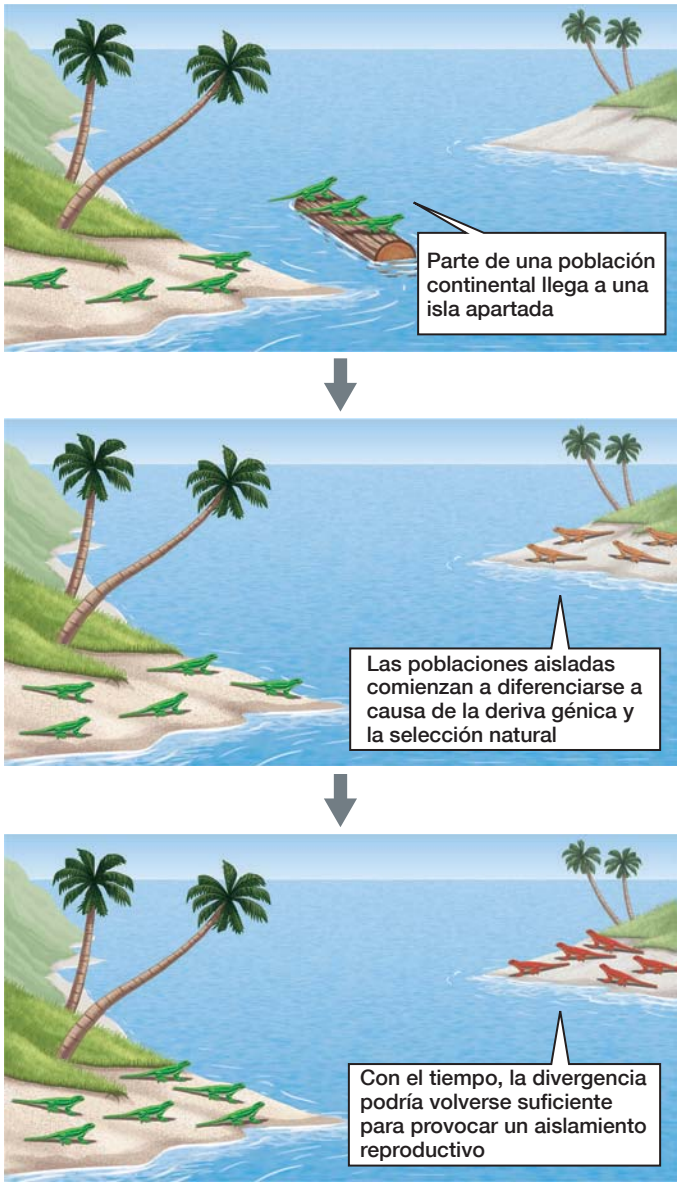
La especiación siempre requiere aislamiento seguido de divergencia, pero estos pasos pueden tener lugar de diversas formas. Los biólogos evolucionistas agrupan las distintas formas de especiación en dos categorías amplias: la **especiación alopátrica**, en la que dos poblaciones se encuentran geográficamente separadas una de la otra, y la **especiación simpátrica**, en la que dos poblaciones comparten la misma región geográfica.

La separación geográfica de una población puede conducir a especiación alopátrica

Nuevas especies pueden surgir por especiación alopátrica cuando una barrera física infranqueable separa diferentes porciones de una población.

Los organismos pueden colonizar hábitats aislados

Una población pequeña quedará aislada si se desplaza hacia un nuevo lugar (**FIGURA 16-9**). Por ejemplo, algunos miembros de una población de organismos terrestres podrían colonizar una isla en medio del océano. Los colonizadores podrían ser aves, insectos voladores, esporas de hongos o semillas recién nacidas esparcidas por una tormenta. Es posible que más organismos terrestres lleguen a la isla en una "balsa" a la deriva formada por un trozo de vegetación desprendido de la costa continental. Sin importar los medios, tal colonización debe ocurrir regularmente, dada la presencia de seres vivos, incluso en las islas más remotas.


Parte de una población continental llega a una isla apartada
Las poblaciones aisladas comienzan a diferenciarse a causa de la deriva génica y la selección natural
Con el tiempo, la divergencia podría volverse suficiente para provocar un aislamiento reproductivo

▲ **FIGURA 16-9 Aislamiento alopátrico y divergencia** En la especiación alopátrica algunos eventos hacen que una población se divida por medio de una barrera geográfica infranqueable. Una forma de división se efectúa mediante la colonización de una isla remota. Las dos poblaciones, ahora separadas, podrían divergir genéticamente. Si las diferencias genéticas entre las dos poblaciones se vuelven suficientemente grandes para evitar la cruza, entonces las dos poblaciones constituyen especies distintas.

EJERCICIO Elabora una lista de eventos o procesos que podrían causar subdivisión geográfica de una población. ¿Los elementos de tu lista son suficientes para explicar la formación de los millones de especies que han habitado la Tierra?

El aislamiento por colonización no se limita a las islas. Por ejemplo, diferentes arrecifes de coral se encuentran separados por kilómetros de océano abierto, de tal manera que cualquier esponja, pez o alga que habite el arrecife y sea transportado por las corrientes oceánicas a un arrecife distante efectivamente queda aislado de sus poblaciones originales con posibilidades de crear divergencias genéticas. Cualquier hábitat que posea límites, como un lago, la cima de una montaña o el huésped de un parásito, podrá aislar a los nuevos colonizadores.

Los cambios geológicos y climáticos pueden dividir a las poblaciones

En ocasiones, el aislamiento es el resultado de cambios en el paisaje que dividen a una población. Por ejemplo, el nivel creciente del mar puede transformar en isla la cima de una colina costera, y aislar a sus residentes. Las nuevas rocas procedentes de una erupción volcánica pueden dividir un mar o lago continuo y separar a sus poblaciones. Un río que cambia su curso también puede dividir poblaciones, al igual que una cadena montañosa recién formada. Los cambios climáticos, como los ocurridos en las eras glaciales del pasado, pueden cambiar la distribución de la vegetación y dejar porciones varadas de poblaciones en parcelas aisladas con un hábitat apropiado. Seguramente imaginarás muchos otros escenarios que podrían llevar a la subdivisión geográfica de una población.

A lo largo de la historia de nuestro planeta, muchas poblaciones se han dividido por la deriva continental. Los continentes de la Tierra flotan sobre roca fundida y lentamente se desplazan sobre la superficie del planeta. En numerosas ocasiones durante la larga historia de la Tierra, las masas de tierra continental se han roto en fragmentos que posteriormente se alejan (*véase* la figura 17-12). Cada una de estas fragmentaciones debió dividir muchas poblaciones.

La selección natural y la deriva génica pueden provocar la divergencia de poblaciones aisladas

Si por alguna razón dos poblaciones quedan aisladas geográficamente, no habrá flujo génico entre ellas. Si los ambientes de las localidades difieren, entonces la selección natural puede favorecer diferentes caracteres en las distintas localidades, y las poblaciones pueden acumular diferencias genéticas. Sucesivamente, las diferencias genéticas pueden surgir si una o más de las poblaciones separadas son suficientemente pequeñas para que ocurra una deriva génica importante, lo que puede ser una consecuencia muy probable de un efecto fundador (en el que unos cuantos individuos quedan aislados del agrupamiento principal de la especie). En cualquier caso, las diferencias genéticas entre las poblaciones separadas con el tiempo llegarán a ser suficientemente grandes para imposibilitar su cruza. En ese momento, las dos poblaciones se convertirán en especies diferentes. La mayoría de los biólogos evolucionistas considera que el aislamiento geográfico, seguido de especiación alopátrica, ha sido la fuente más frecuente de nuevas especies, en especial entre los animales.

El aislamiento genético sin separación geográfica puede conducir a especiación simpátrica

Para la especiación se necesita aislamiento genético (poco flujo génico), pero las poblaciones pueden aislarse genéticamente sin separación geográfica. En consecuencia, pueden surgir nuevas especies por especiación simpátrica.

El aislamiento ecológico puede reducir el flujo génico

Si una región geográfica contiene dos tipos diferentes de hábitats (cada uno con distintas fuentes de alimento, lugares adecuados para la crianza, etc.), los miembros de una misma especie pueden comenzar a especializarse en un hábitat o en el otro. Si las condiciones son adecuadas, la selección natural en los dos hábitats diferentes conduciría a la evolución de distintos rasgos en los dos grupos. Con el tiempo, estas diferencias pueden volverse suficientemente grandes para evitar que miembros de los dos grupos se crucen entre sí, y la especie que antes era una sola se dividirá en

Estudio de caso continuación

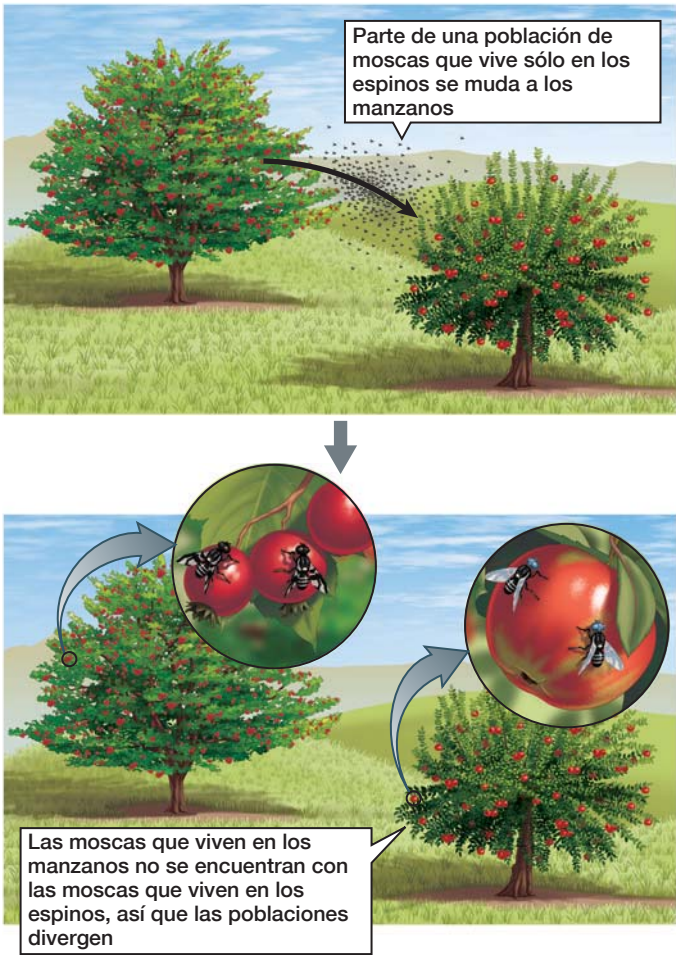
Un mundo perdido

No es extraño que los bosques de las montañas Foja de Nueva Guinea alberguen una variedad de especies diferentes. Nueva Guinea es, después de todo, una isla. Es probable que, en el pasado, algunas poblaciones hayan colonizado la isla y se aislaran genéticamente de las poblaciones del continente, lo que inició el proceso de especiación. De igual modo, las diferentes especies descubiertas en fechas recientes en los arrecifes de coral indonesios surgieron porque los arrecifes se forman en mares poco profundos, y casi siempre están rodeados por aguas profundas de mar abierto que muchos organismos que habitan el arrecife no pueden atravesar con facilidad. Pero, ¿qué hay del saola y de las otras especies únicas de las montañas Ammanite? ¿Cómo las poblaciones que habitan en los bosques de Vietnam pueden aislarse de otras poblaciones? Intenta pensar en una posible respuesta a esta pregunta. Regresarás a este tema en la sección "Estudio de caso otro vistazo" al final de este capítulo.

dos. Tal separación parece tener lugar justo frente a los ojos de los biólogos, por así decirlo, en el caso de la mosca de la fruta *Rhagoletis pomonella*.

Rhagoletis es un parásito del espino americano. Esta mosca deposita sus huevecillos en el fruto del espino; cuando las larvas salen, se comen el fruto. Hace aproximadamente 150 años, unos entomólogos (nombre que se les da a los científicos que estudian los insectos) advirtieron que la *Rhagoletis* había comenzado a infestar manzanos, introducidos en Estados Unidos provenientes de Europa. En la actualidad parece que la *Rhagoletis* se está dividiendo en dos especies: una que se cría en manzanas y otra que prefiere los espinos (**FIGURA 16-10**). Los dos grupos han evolucionado con diferencias genéticas considerables, algunas de las cuales (como las que afectan el momento apropiado de surgimiento de las moscas adultas) son importantes para la supervivencia en una planta huésped específica.

Las dos clases de moscas se convertirán en dos especies sólo si mantienen su separación reproductiva. Es común que manzanos y espinos crezcan en las mismas áreas, y las moscas, al fin y al cabo, pueden volar. Entonces, ¿por qué no se cruzan las moscas de los manzanos y las moscas de los espinos y anulan cualquier diferencia genética entre ellas? En primer lugar, las moscas hembras por lo general depositan sus huevecillos en el mismo tipo de fruto donde se desarrollaron. Los machos también tienden a preferir el mismo tipo de fruto donde se criaron. Por consiguiente, los machos que prefieren las manzanas se encontrarán y reproducirán con hembras que también gustan de las manzanas. En segundo lugar, las manzanas maduran de dos a tres semanas después que los frutos del espino, y los dos tipos de moscas surgen en el momento apropiado con el fruto huésped elegido. Por tanto, las dos variedades de mosca tienen muy pocas oportunidades de encontrarse. Aunque entre los dos tipos de moscas ocurren algunas cruzas, parece que ya van muy avanzados en el camino de la especiación. ¿La conseguirán? El entomólogo Guy Bush sugiere: "pregúntenme nuevamente dentro de algunos miles de años".


Parte de una población de moscas que vive sólo en los espinos se muda a los manzanos
Las moscas que viven en los manzanos no se encuentran con las moscas que viven en los espinos, así que las poblaciones divergen

▲ **FIGURA 16-10 Aislamiento simpátrico y divergencia** En la especiación simpátrica, algunos eventos impiden el flujo génico entre dos porciones de una población que permanece en una misma región geográfica. Una forma en la que puede ocurrir este aislamiento genético es cuando una parte de la población comienza a utilizar un recurso que antes no se aprovechaba, como cuando algunos miembros de una población de insectos se mudan a una nueva especie de planta huésped (como ocurrió en la especie de mosca de la fruta *Rhagoletis pomonella*). Las dos poblaciones ahora aisladas pueden divergir genéticamente. Si las diferencias genéticas entre las dos poblaciones se vuelven suficientemente grandes para impedir la cruza entre ellas, entonces las dos poblaciones constituyen especies separadas.

PREGUNTA ¿Cómo podrían los científicos del futuro poner a prueba si la actual *R. pomonella* se ha convertido en dos especies?

Las mutaciones pueden conducir a aislamiento genético

En algunos casos, nuevas especies pueden surgir casi en forma instantánea como resultado de mutaciones que cambian el número de cromosomas en las células de un organismo. La adquisición de múltiples réplicas de cada cromosoma se le llama **poliploidía** y ha sido una causa frecuente de especiación simpátrica. En general, los individuos poliploides no logran reproducirse con individuos diploides normales. Por ende, un mutante poliploide está genéticamente aislado de su especie progenitora. Sin embargo, si pudiera reproducirse de alguna manera y dejar descendencia, su progenie podría formar una nueva especie aislada reproductivamente.

Las plantas poliploides tienen más probabilidad de reproducirse que los animales poliploides; en consecuencia, la especiación por poliploidía es más frecuente en plantas que en animales. Muchas plantas pueden o autofecundarse o reproducirse asexualmente, o ambos. Sin embargo, la mayoría de los animales no puede autofecundarse o reproducirse asexualmente. Por tanto,

una planta poliploide tiene muchas más probabilidades que un animal poliploide de convertirse en el miembro fundador de una nueva especie poliploide.

Bajo ciertas condiciones pueden surgir muchas especies nuevas

Así como la historia de tu familia puede representarse con un árbol genealógico, también la historia de la vida puede representarse con un *árbol evolutivo*. La base del tronco del árbol evolutivo de la vida representa los primeros organismos sobre la Tierra, y cada una de las ramas superiores representa un evento de especiación (cuando una especie se divide en dos). Las hipótesis y descubrimientos sobre las relaciones evolutivas entre las especies con frecuencia se comunican mediante representaciones de una porción del árbol evolutivo de la vida (**FIGURA 16-11a**).

En algunos casos, muchas especies nuevas surgen en un tiempo relativamente breve (**FIGURA 16-11b**). Este proceso, llamado **radiación adaptativa**, puede ocurrir cuando poblaciones de una especie invaden diversos hábitats nuevos y evolucionan en respuesta a las diferentes presiones ambientales de dichos hábitats.

La radiación adaptativa ha ocurrido muchas veces y en muchos grupos de organismos, por lo general cuando las especies encuentran una gran variedad de hábitats sin ocupar. Por ejemplo, episodios de radiación adaptativa tuvieron lugar cuando algunos pinzones caprichosos colonizaron las islas Galápagos, cuando una población de pez cíclido llegó al solitario lago Malawi en África, y cuando una especie ancestral de plantas "espada plateada" (*silverswood*) llegó al archipiélago de Hawai (**FIGURA 16-12**). Estos acontecimientos dieron origen a radiaciones adaptativas de 13 especies de los pinzones en las Galápagos, más de 300 especies de cíclidos en el lago Malawi y 30 especies de plantas "espada plateada" en Hawai. En estos ejemplos, las especies invasoras no enfrentaron competidores, a excepción de otros miembros de sus propias especies, y todos los hábitats y fuentes de alimento disponibles fueron rápidamente aprovechados por las nuevas especies que evolucionaron a partir de los invasores originales.

¿Te has preguntado...

cuántas especies habitan el planeta?

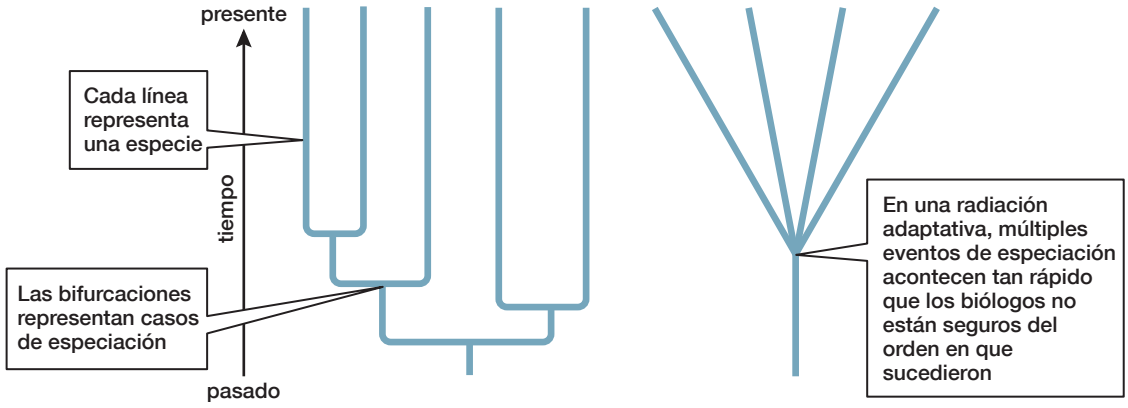
Una forma de conocer el número de especies sobre la Tierra puede ser simplemente contarlas. Podrías revisar exhaustivamente la literatura científica para encontrar todas las especies que los científicos han descubierto y nombrado, y luego contar el número total. Si hicieras eso, tu cuenta final sería de alrededor de 1.5 millones de especies. Pero todavía no sabrías cuántas especies hay sobre la Tierra.

¿Por qué no sirve contarlas? Porque la mayoría de las especies del planeta todavía no se descubre. Relativamente pocos científicos se involucran en la búsqueda de nuevas especies, y muchas especies no descubiertas son pequeñas y poco visibles, o viven en hábitats poco explorados como el fondo marino o las ramas más altas de la selva tropical (pluviselva). Así que nadie conoce el número real de especies sobre la Tierra. Pero los biólogos coinciden en que el número debe ser mucho mayor que el número de especies nombradas. Los cálculos varían entre 2 a 100 millones o más.

16.4 ¿A QUÉ SE DEBE LA EXTINCIÓN?

Todo organismo vivo debe morir tarde o temprano, y lo mismo sucede con las especies. Al igual que los individuos, las especies "nacen" (mediante el proceso de especiación), persisten durante algún tiempo y luego perecen. El destino final de toda especie es la **extinción**, la muerte del último de sus miembros. Lo cierto es que al menos 99.9% de todas las especies que alguna vez han existido ahora están extintas. El curso natural de la evolución, como evidencian los fósiles, es una continua renovación de las especies, pues surgen unas nuevas mientras se extinguen las antiguas.

Probablemente la causa inmediata de la extinción siempre es un cambio ambiental, ya sea en la parte animada o en la inanimada del medio. Los cambios ambientales que pueden conducir a la extinción incluyen la destrucción del hábitat y la creciente competencia entre especies. Ante tales cambios, las especies con


presente
Cada línea representa una especie
tiempo
Las bifurcaciones representan casos de especiación
pasado
(a) Árbol evolutivo
En una radiación adaptativa, múltiples eventos de especiación acontecen tan rápido que los biólogos no están seguros del orden en que sucedieron
(b) Árbol evolutivo que representa radiación adaptativa

▲ **FIGURA 16-11 Cómo interpretar un árbol evolutivo** La historia evolutiva suele representarse mediante **(a)** un árbol evolutivo, que es una gráfica donde el tiempo se traza en el eje vertical. En **(b)**, un árbol evolutivo que representa una radiación adaptativa, muchas líneas pueden ramificarse a partir de un solo punto. Este patrón refleja la incertidumbre de los biólogos acerca del orden en el que tuvieron lugar los múltiples eventos de especiación de la radiación. Conforme se investigue más, será posible reemplazar el modelo de "estrella" con un árbol más informativo.

(a) Ahinahina

(b) Waialeale dubautia

(c) Kupaoa (Dubautia plantaginea)

(d) Kupaoa (Dubautia arborea)

▲ **FIGURA 16-12 Radiación adaptativa** Unas 30 especies de plantas "espada plateada" habitan en el archipiélago de Hawai. Estas especies no se encuentran en ningún otro sitio, y todas ellas descendieron de una sola población ancestral hace unos cuantos millones de años. Esta radiación adaptativa produjo un grupo de especies muy relacionadas de diversa forma y apariencia, con un conjunto de adaptaciones para aprovechar los diferentes hábitats de Hawai, que van desde las selvas tropicales cálidas y húmedas a las áridas cumbres de los volcanes.

pequeños ámbitos geográficos o adaptaciones muy especializadas son los principales candidatos para la extinción.

La distribución restringida a una zona pequeña hace vulnerables a las especies

Las especies varían mucho en cuanto a su ámbito de distribución y, por consiguiente, a su vulnerabilidad a la extinción. Ciertas especies, como la gaviota argéntea, el ciervo de cola blanca y los seres humanos, habitan en continentes enteros, o incluso en todo el planeta; otros, como el pez cachorrito del Agujero del Diablo (FIGURA 16-13), tienen ámbitos sumamente restringidos. Evidentemente, si una especie habita sólo un área muy pequeña, cualquier perturbación podría fácilmente ocasionar su extinción. Si el Agujero del Diablo se secara como resultado de un cambio climático o a causa de la perforación de pozos en los alrededores, sus peces cachorrito desaparecerían de inmediato. Por el contrario, las especies con ámbitos amplios no perecerán ante catástrofes ambientales locales.

▲ **FIGURA 16-13 Una distribución restringida a una zona muy pequeña pone en peligro a las especies** El pez cachorrito del Agujero del Diablo se encuentra en un solo abrevadero alimentado por un manantial del desierto de Nevada. Ésta y otras pequeñas poblaciones aisladas están en alto riesgo de extinción.

La especialización excesiva aumenta el riesgo de extinción

Otro factor que puede aumentar la vulnerabilidad de una especie a la extinción es la especialización excesiva. Cada especie evoluciona y desarrolla adaptaciones que le ayudan a sobrevivir y reproducirse en su ambiente. En algunos casos, dichas adaptaciones incluyen especializaciones que favorecen la supervivencia en condiciones ambientales específicas y limitadas. La mariposa Karner azul, por ejemplo, se alimenta sólo de lupino azul (FIGURA 16-14). En consecuencia, la mariposa se encuentra sólo donde esa planta crece. Pero el lupino azul se ha vuelto muy escaso porque su hábitat de bosques abiertos arenosos y claros del noreste de Estados Unidos han cedido el paso a las granjas y otras actividades de desarrollo económico. Si el lupino se extingue, la mariposa Karner azul seguramente desaparecerá también.

Las interacciones con otras especies pueden llevar a una especie a su extinción

Como se describió en el capítulo 15, las interacciones como la competencia y la depredación actúan como agentes de selección

▲ **FIGURA 16-14 La especialización extrema pone en riesgo a las especies** La mariposa Karner azul se alimenta exclusivamente de lupino azul, que se encuentra en los bosques secos y en los claros en el noreste de Estados Unidos. Tal especialización del comportamiento deja a la mariposa extremadamente vulnerable ante cualquier cambio ambiental que pudiera exterminar la especie que constituye su única planta anfitriona.

PREGUNTA Si la especialización coloca a una especie en peligro de extinción, ¿cómo fue posible que evolucionara esta característica que implica tanto riesgo para la especie?

natural (*véase* la página 298). En algunos casos, estas mismas interacciones pueden conducir a la extinción en vez de la adaptación.

Los organismos compiten por recursos escasos en todos los ambientes. Si los competidores de una especie desarrollan por evolución adaptaciones superiores, y si la especie no evoluciona con la rapidez suficiente para seguirles el paso, podría extinguirse. Un ejemplo particularmente notable de extinción por competencia se presentó en América del Sur y comenzó hace unos 2.5 millones de años. En esa época, el istmo de Panamá se elevó por encima del nivel del mar y formó un puente de tierra entre los territorios que hoy conforman América del Norte y América del Sur. Una vez que los continentes —antes separados— quedaron comunicados, las especies de mamíferos que habían evolucionado en condiciones de aislamiento en cada continente pudieron mezclarse. Muchas especies expandieron sus ámbitos, a medida que los mamíferos de América del Norte emigraron hacia el sur y viceversa. A medida que avanzaba, cada especie encontraba especies residentes que ocupaban los mismos tipos de hábitat y explotaban los mismos tipos de recursos. El resultado final de la competencia que siguió fue que las especies de América del Norte se diversificaron y experimentaron una radiación adaptativa que desplazó a la mayoría de las especies del sur del continente, muchas de las cuales se extinguieron. Sin duda, la evolución confirió a las especies de América del Norte algún conjunto de adaptaciones (aún desconocido) que permitió a sus descendientes explotar los recursos con más eficiencia y eficacia que sus equivalentes del sur del continente.

El cambio y la destrucción del hábitat son las causas principales de la extinción

El cambio del hábitat, tanto en la actualidad como en la prehistoria, es la causa individual más importante de las extinciones. La destrucción actual de los hábitats, provocada por actividades de los seres humanos, avanza a un ritmo sin precedentes. Muchos biólogos piensan que actualmente la humanidad está en medio del episodio más acelerado y generalizado de extinción de especies de toda la historia de la vida. La pérdida de selvas tropicales resulta especialmente catastrófica para la diversidad de las especies. Si continúa la tala indiscriminada de las selvas para obtener madera y tierra para la agricultura, así como para la crianza de ganado, cerca de la mitad de las especies que actualmente habitan la Tierra podrían desaparecer dentro de los próximos 50 años. En el capítulo 17 estudiarás las extinciones provocadas por los cambios de hábitat durante la prehistoria.

Estudio de caso otro vistazo

Un mundo perdido

Una posible explicación del peculiar grupo de especies que habitan en la cordillera Annamita de Vietnam se encuentra en la historia geológica de la región. Durante las edades de hielo que ocurrieron repetidamente en el último millón de años, el área cubierta de selvas tropicales debió reducirse de manera drástica. Los organismos que dependían de las selvas para sobrevivir quedaron restringidos a las "islas" de selva restantes, aislados de sus semejantes atrapados en otros pedazos de selva lejanos. Lo que hoy es la región de la cordillera Annamita fue quizá una selva aislada durante los periodos de avance de los hielos. Como estudiamos en este capítulo, este tipo de aislamiento prepara el terreno para la especiación alopátrica, y pudieron producirse las condiciones que dieron origen al saola y a otros singulares moradores de las selvas vietnamitas.

Tristemente, el mundo perdido de los animales vietnamitas se descubrió en un momento en que este paraíso se encuentra en grave peligro de desaparecer. El desarrollo económico de Vietnam llevó la explotación maderera y la minería a regiones muy remotas del país, y las selvas de la cordillera Annamita son taladas a un ritmo sin precedentes. El crecimiento de la población humana en la región implica una cacería intensiva de los animales locales; casi todo lo que se sabe del saola proviene de cadáveres encontrados en los mercados locales. Todos los mamíferos recién descubiertos en Vietnam son muy escasos e incluso los cazadores locales los ven con poca frecuencia. Por fortuna, el gobierno vietnamita ha instaurado algunos parques nacionales y reservas naturales en regiones clave. Sólo el tiempo dirá si estas medidas son suficientes para asegurar la supervivencia de los misteriosos mamíferos de la cordillera Annamita.

Considera esto

La fundación All Species es una organización no lucrativa que tiene el objetivo de encontrar y nombrar todas las especies no descubiertas de la Tierra dentro de los próximos 25 años. De acuerdo con la fundación, esta tarea "merece ser una de las grandes metas científicas del nuevo siglo". La fundación estima que esta labor costará entre 700 y 2,000 dólares por cada especie, considerando que quizá existan millones de especies aún sin descubrir. ¿Crees que la búsqueda de especies no descubiertas debería continuar? ¿Qué valor o beneficio tendría para los seres humanos la búsqueda de nuevas especies?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

16.1 ¿Qué es una especie?

En concordancia con el concepto de especie biológica, una especie consiste en todas las poblaciones de organismos que son potencialmente capaces de cruzarse en condiciones naturales y que están reproductivamente aisladas de otras poblaciones.

16.2 ¿Cómo se conserva el aislamiento reproductivo entre las especies?

El aislamiento reproductivo entre especies se conserva mediante uno o varios mecanismos conocidos en conjunto como mecanismos de aislamiento precigóticos y mecanismos de aislamiento postcigóticos. Los mecanismos de aislamiento precigóticos incluyen: el aislamiento geográfico, el aislamiento ecológico, el aislamiento temporal, el aislamiento conductual y la incompatibilidad mecánica. Los mecanismos de aislamiento postcigóticos incluyen: la incompatibilidad gamética, la inviabilidad del híbrido y la esterilidad del híbrido.

16.3 ¿Cómo se forman las nuevas especies?

La especiación, la formación de nuevas especies, tiene lugar cuando el flujo génico entre dos poblaciones se reduce o elimina y las poblaciones divergen genéticamente. Muy a menudo la especiación es alopátrica: el flujo génico se restringe por aislamiento geográfico. Sin embargo, la especiación también puede ser simpátrica: el flujo génico se circunscribe mediante aislamiento ecológico o por mutaciones que causan poliploidía. Ya sea que el aislamiento ecológico surja en un principio de manera alopátrica o simpátrica, la especiación se completa mediante la subsiguiente divergencia genética de las poblaciones separadas por deriva génica o selección natural.

16.4 ¿A qué se debe la extinción?

Los factores principales que ocasionan extinciones son: la competencia entre especies y la destrucción del hábitat. La distribución restringida a zonas pequeñas y la especialización excesiva aumentan la vulnerabilidad de una especie ante la extinción.

Términos clave

aislamiento reproductivo *304*
especiación *309*
especiación alopátrica *310*
especiación simpátrica *310*
especie *304*
extinción *313*
mecanismo de aislamiento *306*
mecanismo de aislamiento postcigótico *306*
mecanismo de aislamiento precigótico *306*
poliploidía *312*
radiación adaptativa *313*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Una especie es un grupo de _____ que evoluciona _____. El concepto de especie biológica identifica las especies sobre la base de su _____. El concepto de especie biológica no puede aplicarse a especies que se reproducen _____.
2. Llena los espacios con el mecanismo de aislamiento adecuado: ocurre cuando los miembros de dos poblaciones tienen diferentes comportamientos de cortejo: _____; ocurre cuando la descendencia híbrida no puede sobrevivir para reproducirse: _____; ocurre cuando los miembros de dos poblaciones tienen diferentes épocas de apareamiento: _____; ocurre cuando los espermatozoides de una especie no pueden fecundar los óvulos de otra especie: _____; ocurre cuando los órganos sexuales de dos especies son incompatibles: _____.
3. La formación de una especie nueva ocurre cuando dos poblaciones de una especie existente primero _____ y luego _____. El proceso mediante el cual la separación geográfica de partes de una población conduce a la formación de nuevas especies se llama _____. Las poblaciones aisladas pueden divergir mediante la acción de _____ o _____.
4. El proceso mediante el cual muchas nuevas especies surgen en un periodo relativamente corto se conoce como _____. Con frecuencia, este proceso ocurre cuando una especie llega a un _____ anteriormente desocupado.
5. Una especie puede estar en enorme riesgo de extinción si su ámbito geográfico incluye un área _____, o si sus necesidades de alimento o hábitat son _____. La principal causa directa de extinción es _____.

Preguntas de repaso

1. Define los siguientes términos: *especie*, *especiación*, *especiación alopátrica* y *especiación simpátrica*. Explica cómo funcionarían las especiaciones alopátrica y simpátrica, y cita un ejemplo hipotético de cada una.
2. Muchas de las especies de robles de las regiones central y oriental de Estados Unidos hibridan (es decir, se cruzan). ¿Se trata de "especies verdaderas"?
3. Repasa el material acerca de la posibilidad de especiación simpátrica en las moscas *Rhagoletis*. ¿Qué tipo de datos genotípicos, fenotípicos o de comportamiento te convencerían de que las dos formas se convirtieron en especies separadas?
4. Un fármaco llamado colchicina impide la división celular después de que los cromosomas se replican al comienzo de la meiosis. Describe cómo usarías la colchicina para producir una nueva especie de planta poliploide.
5. ¿Cuáles son los dos tipos principales de mecanismos de aislamiento reproductivo? Cita ejemplos de cada uno y describe cómo funcionan.

Aplicación de conceptos

1. ¿Por qué crees que hay tantas especies *endémicas* (es decir, especies que no se encuentran en otra parte) en las islas? ¿Por qué la gran mayoría de las extinciones recientes han sucedido en islas?
2. Un biólogo que conoces afirma que el hecho de que los seres humanos empujen a otras especies hacia pequeñas poblaciones aisladas es bueno para la biodiversidad porque dichas condiciones son las que conducen a nuevos eventos de especiación. Comenta al respecto.
3. Wisconsin del sur alberga diversas poblaciones de ardillas grises (*Sciurus carolinensis*) con pelaje negro. Diseña un estudio para determinar si realmente se trata de especies separadas.
4. Es difícil recopilar datos acerca de eventos de especiación que ocurrieron en el pasado o realizar experimentos interesantes acerca del proceso de especiación. ¿Esta dificultad vuelve "no científico" el estudio de la especiación? ¿Debería abandonarse el estudio de la especiación?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras actividades (disponibles en inglés).

La historia de la vida

Capítulo 17

Estudio de caso

Gente pequeña, historia grande

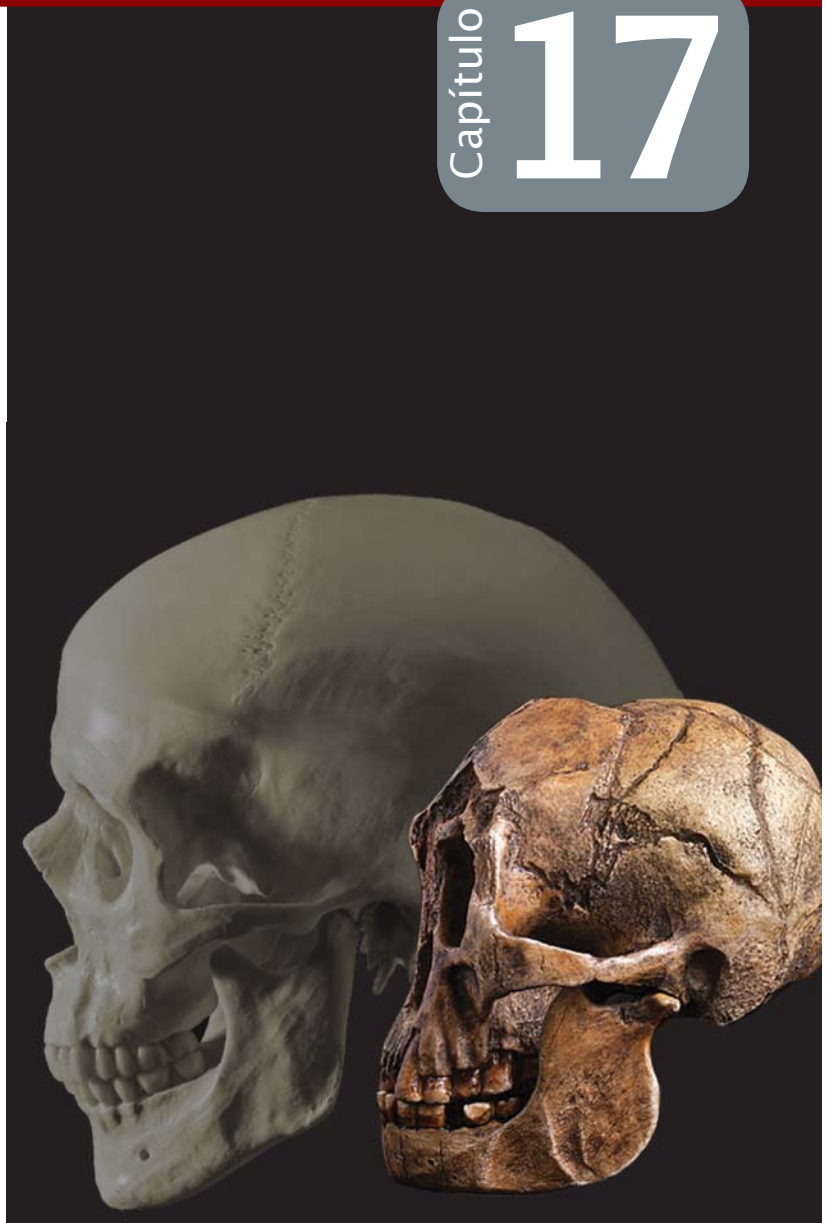
GRAN PARTE DEL CONOCIMIENTO de la historia evolutiva de la vida proviene del trabajo de los paleontólogos, los científicos que estudian los fósiles. No hace mucho tiempo, un pequeño grupo de paleontólogos que cavaba en el suelo de una cueva en la isla Flores, Indonesia, descubrió lo que al principio creyeron que se trataba del esqueleto fósil de un niño. Sin embargo, un examen más minucioso del esqueleto reveló que pertenecía a un ser humano adulto completamente desarrollado, cuya estatura no sobrepasaba los 90 centímetros. Los investigadores bautizaron a esa criatura extraordinaria con el apodo de "Hobbit".

A diferencia de los seres humanos pequeños de la actualidad, como los pigmeos o los enanos por trastorno de la hipófisis, el "Hobbit" tenía un cerebro muy reducido, más pequeño que el de un chimpancé normal. Además, las formas y distribución de los huesos en muñeca, hombro y otras partes de su esqueleto eran distintas anatómicamente de las de los seres humanos modernos. Sobre la base de estos hallazgos, muchos investigadores concluyeron que el "Hobbit" no era tan sólo un *Homo sapiens* pequeño, sino que se trataba de una especie diferente relacionada. Los descubridores llamaron *Homo floresiensis* a la nueva especie.

Algunos paleontólogos son escépticos acerca de la conclusión de que el espécimen represente una nueva especie humana. Afirman que el "Hobbit" puede ser simplemente un *H. sapiens* de cuerpo pequeño que fue víctima de una enfermedad que deformaba el esqueleto. Sin embargo, los defensores del "Hobbit" sostienen que la evidencia disponible sustenta la afirmación de que *H. floresiensis* es una especie distinta. El desacuerdo científico acerca del estatuto del "Hobbit" no podrá resolverse por completo hasta que se descubran más especímenes.

Si el "Hobbit" realmente es un *H. floresiensis*, quiere decir que el *H. sapiens* ha compartido la Tierra con parientes cercanos desde fechas mucho más recientes de lo que antes se creía. Los huesos del "Hobbit" tienen unos 18 mil años de antigüedad. Hasta antes de ser desenterrados, los científicos consideraban que, hace mucho más de 18 mil años, el *H. sapiens* era el único miembro sobreviviente del árbol genealógico humano. No obstante, el descubrimiento del "Hobbit" plantea la posibilidad de que, hace no mucho tiempo, en los bosques de la isla Flores, representantes del *H. sapiens* encontraron miembros de otra especie humana diminuta.

Aunque el relato del *H. floresiensis* tiene un significado especial en la visión antropocéntrica (centrada en el ser humano) del mundo, se trata sólo de una hebra de entre los millones que en conjunto conforman la historia de la evolución de la vida. En consecuencia, en este capítulo se dirigirá la atención desde el primo "Hobbit" hacia un breve recorrido de algunos de los eventos sobresalientes de la historia de la vida.



▲ El cráneo de *Homo floresiensis*, un diminuto pariente del ser humano descubierto en fecha reciente, se ve empequeñecido por el cráneo de un *Homo sapiens* moderno.

De un vistazo

Estudio de caso Gente pequeña, historia grande

17.1 ¿Cómo empezó la vida?

Los experimentos refutaron la generación espontánea
Los primeros organismos vivos surgieron de los no vivos
El ARN pudo ser la primera molécula autorreplicante
Vesículas parecidas a membranas pudieron encerrar ribozimas
Pero, ¿realmente sucedió todo esto?

17.2 ¿Cómo eran los primeros organismos?

Los primeros organismos fueron procariontes anaerobios
Investigación científica ¿Cómo sabes cuán antiguo es un fósil?
Algunos organismos evolucionaron la capacidad para captar la energía solar
La fotosíntesis aumentó la cantidad de oxígeno en la atmósfera
El metabolismo aerobio surgió como respuesta a la crisis del oxígeno
Algunos organismos adquirieron organelos encerrados en membranas

17.3 ¿Cómo eran los primeros organismos multicelulares?

Algunas algas se volvieron multicelulares
La diversidad animal surgió en la era precámbrica

17.4 ¿Cómo llegó la vida a tierra firme?

Algunas plantas se adaptaron a la vida en tierra firme
Algunos animales se adaptaron a la vida en tierra firme

17.5 ¿Cuál ha sido el papel de la extinción en la historia de la vida?

La historia evolutiva ha estado marcada por extinciones en masa periódicas
El cambio climático contribuyó a las extinciones en masa
Eventos catastróficos pudieron causar las peores extinciones en masa

17.6 ¿Cómo evolucionaron los seres humanos?

Los seres humanos heredaron algunas adaptaciones de antiguos primates para vivir en los árboles
Los fósiles del homínido más antiguo provienen de África
Los homínidos más antiguos podían mantenerse en pie y caminar erguidos
Varias especies de *Australophitecus* surgieron en África
El género *Homo* se bifurcó de los australopitecinos hace 2.5 millones de años
La evolución del *Homo* estuvo acompañada por adelantos en la tecnología de herramientas
Los neandertales tenían cerebros grandes y excelentes herramientas
Los seres humanos modernos surgieron hace menos de 200 mil años
Varias oleadas de homínidos emigraron de África
Estudio de caso continuación Gente pequeña, historia grande
El origen evolutivo de los cerebros grandes quizá esté relacionado con el consumo de carne
El origen evolutivo de la conducta humana es altamente especulativo
La evolución cultural de los seres humanos es ahora mucho más rápida que la evolución biológica
Estudio de caso otro vistazo Gente pequeña, historia grande

17.1 ¿CÓMO EMPEZÓ LA VIDA?

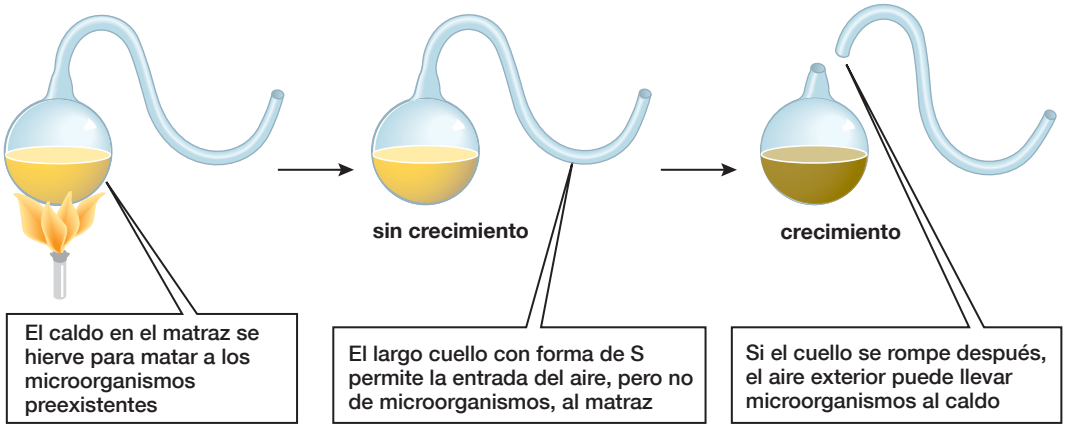
El pensamiento previo a Darwin sostenía que Dios había creado al mismo tiempo a todas las especies hacía pocos miles de años. Asimismo, hasta el siglo XIX, la mayoría de la gente creía que los nuevos miembros de las especies surgían todo el tiempo gracias a la **generación espontánea**, tanto de la materia inanimada como de otras formas de vida no relacionadas. En 1609, un botánico francés escribió: "Hay un árbol... que se ve frecuentemente en Escocia. De este árbol caen hojas; en un lado chocan contra el agua y lentamente se transforman en peces, por el otro lado caen al suelo y se convierten en aves". En los escritos de la Edad Media predominan observaciones similares. Se creía que los microorganismos brotaban espontáneamente del caldo, que los gusanos aparecían de la carne, y que los ratones surgían de la mezcla de camisas sudadas y trigo.

Los experimentos refutaron la generación espontánea

En 1668, el médico italiano Francesco Redi contradijo la hipótesis que relacionaba a los gusanos con la carne, simplemente, al mantener a las moscas (cuyos huevecillos se vuelven larvas) lejos de la carne sin contaminar (*véase* "Investigación científica: Experimentos controlados, antes y ahora", en las páginas 6-7). A mediados del siglo XIX, Louis Pasteur en Francia y John Tyndall en Inglaterra desmintieron la idea del "caldo que produce microorganismos" al demostrar que no aparecen en caldo estéril a menos que éste se exponga primero a los microorganismos existentes en el ambiente circundante (**FIGURA 17-1**). Aunque el trabajo de Pasteur y Tyndall destruyó de manera efectiva la noción de generación espontánea, no abordó la cuestión de cómo se originó la vida en la Tierra. O bien, como lo expresó el bioquímico Stanley Miller: "Pasteur nunca probó que ello no sucedió alguna vez, sólo demostró que esto no sucede todo el tiempo".

Los primeros organismos vivos surgieron de los no vivos

Las ideas científicas modernas acerca del origen de la vida comenzaron a surgir en la década de 1920, cuando Alexander Oparin en Rusia y John B.S. Haldane en Inglaterra observaron que la actual atmósfera rica en oxígeno no habría permitido la formación espontánea de las complejas moléculas orgánicas necesarias para la vida. El oxígeno reacciona fácilmente con otras moléculas, rompiendo enlaces químicos. En consecuencia, un ambiente rico en oxígeno tiende a mantener moléculas simples.


sin crecimiento
crecimiento
El caldo en el matraz se hierve para matar a los microorganismos preexistentes
El largo cuello con forma de S permite la entrada del aire, pero no de microorganismos, al matraz
Si el cuello se rompe después, el aire exterior puede llevar microorganismos al caldo

▲ **FIGURA 17-1 Refutación de la generación espontánea** El experimento de Louis Pasteur refutó la generación espontánea de microorganismos en un caldo.

Oparin y Haldane especularon que la atmósfera de la joven Tierra habría contenido muy poco oxígeno y que, en tales condiciones atmosféricas, las complejas moléculas orgánicas surgieron gracias a reacciones químicas ordinarias. Algunos tipos de moléculas lograron sobrevivir mejor que otras en el ambiente sin vida de la Tierra primitiva y por tanto serían más comunes con el paso del tiempo. Esta versión química de la "supervivencia del más apto" se llama evolución *prebiótica* (que significa "antes de la vida"). En el escenario que vislumbraron Oparin y Haldane, la evolución química prebiótica dio origen a moléculas cada vez más complejas y, en un momento dado, a organismos vivos.

Las moléculas orgánicas pueden formarse espontáneamente en condiciones prebióticas

Inspirados por las ideas de Oparin y Haldane, en 1953 Stanley Miller y Harold Urey se dieron a la tarea de simular la evolución prebiótica en el laboratorio. Ellos sabían que, con base en la composición química de las rocas que se formaron al inicio de la historia de la Tierra, los geoquímicos llegaron a la conclusión de que la atmósfera primigenia probablemente no contenía oxígeno gaseoso, pero sí contenía otras sustancias como: metano (CH_4), amoniaco (NH_3), hidrógeno (H_2) y vapor de agua (H_2O). Miller y Urey simularon la atmósfera sin oxígeno de la incipiente Tierra al mezclar dichos componentes en un matraz. Una descarga eléctrica sustituyó la energía intensa de las tormentas eléctricas de la Tierra temprana. En este microcosmos experimental, los investigadores descubrieron que, después de algunos días, aparecían moléculas orgánicas sencillas (**FIGURA 17-2**). El experimento demostró que moléculas pequeñas probablemente presentes en la atmósfera temprana pueden combinarse para formar moléculas orgánicas más grandes si está presente energía eléctrica (recuerda del capítulo 6 que las reacciones que sintetizan moléculas biológicas a partir de moléculas más pequeñas son endergónicas: consumen energía). Experimentos semejantes realizados por Miller y otros científicos posteriores han producido aminoácidos, proteínas cortas, nucleótidos, adenosín trifosfato (ATP) y otras moléculas características de los seres vivos.

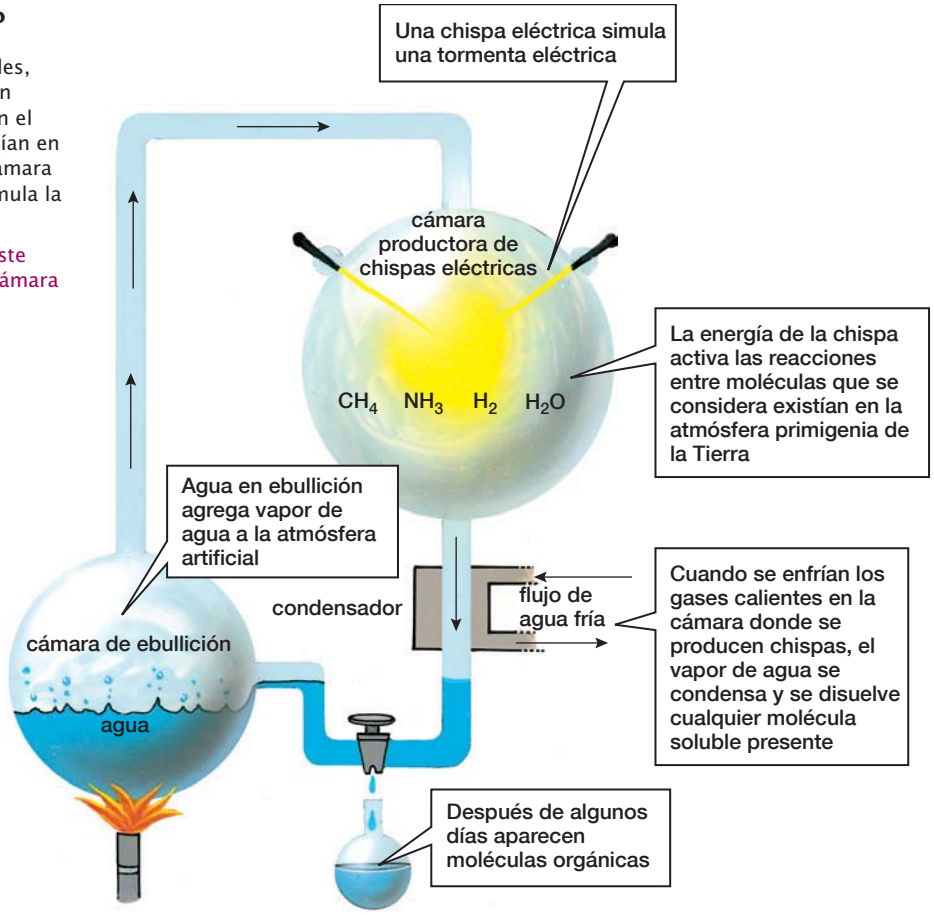
En años recientes, nuevas evidencias convencieron a la mayoría de los geoquímicos de que la composición real de la atmósfera terrestre primigenia posiblemente difería de la mezcla de gases utilizados en el experimento pionero de Miller-Urey. Sin embargo, esta mejor comprensión de la atmósfera primitiva no ha socavado el descubrimiento fundamental del experimento Miller-Urey. Otros experimentos con atmósferas simuladas más reales (pero aun sin oxígeno) también produjeron moléculas orgánicas. Además, tales experimentos demostraron que la electricidad no es la única fuente de energía adecuada. Otras fuentes de energía disponibles en la Tierra incipiente, como el calor o la luz ultravioleta (UV), también mostraron que estimulan la formación de moléculas orgánicas en simulaciones experimentales de las condiciones prebióticas. De este modo, aunque nunca se sepa con exactitud cómo era la atmósfera inicial, puedes estar seguro de que las moléculas orgánicas se formaron en la Tierra primigenia.

Las moléculas orgánicas adicionales probablemente vinieron del espacio cuando los meteoritos y fragmentos de cometas se estrellaron contra la corteza terrestre. Los análisis de meteoritos actuales recuperados de los cráteres que formaron al impactarse con la Tierra revelan que algunos de ellos contienen concentraciones relativamente altas de aminoácidos y otras moléculas orgánicas simples. Los experimentos de laboratorio sugieren que quizá tales moléculas se formaron en el espacio interestelar antes de llegar a la Tierra. Cuando moléculas pequeñas, que se sabe están presentes en el espacio, se pusieron bajo condiciones parecidas a las del espacio, de temperatura y presión muy bajas, y se bombardearon con luz UV, se produjeron moléculas orgánicas más grandes.

Las moléculas orgánicas se pueden acumular en condiciones prebióticas

La síntesis prebiótica no fue ni muy eficiente ni muy rápida. No obstante, en unos cuantos cientos de millones de años, grandes cantidades de moléculas orgánicas se acumularon en los océanos de la Tierra primitiva. En la actualidad, la mayoría de las moléculas orgánicas tienen una vida corta porque o las digieren los organismos vivos o reaccionan con el oxígeno atmosférico. Sin embargo, la joven Tierra carecía de vida y de oxígeno libre, de modo que las moléculas no estaban expuestas a dichas amenazas.

No obstante, las moléculas prebióticas estuvieron amenazadas por la alta energía de radiación UV proveniente del Sol debido a que la Tierra primitiva carecía de una capa de ozono. La capa de ozono es una región en las capas superiores de la atmósfera actual que está enriquecida con moléculas de ozono, que se forma cuando la energía solar entrante divide algunas moléculas


Una chispa eléctrica simula una tormenta eléctrica
cámara productora de chispas eléctricas
CH_4 NH_3 H_2 H_2O
La energía de la chispa activa las reacciones entre moléculas que se considera existían en la atmósfera primigenia de la Tierra
Agua en ebullición agrega vapor de agua a la atmósfera artificial
condensador
flujo de agua fría
Cuando se enfrían los gases calientes en la cámara donde se producen chispas, el vapor de agua se condensa y se disuelve cualquier molécula soluble presente
cámara de ebullición
agua
Después de algunos días aparecen moléculas orgánicas

▶ FIGURA 17-2 Aparato del experimento de Stanley Miller y Harold Urey Como las etapas más remotas de la vida no dejaron fósiles, los historiadores que se ocupan de la evolución desarrollaron una estrategia para reproducir en el laboratorio las condiciones que quizá prevalecían en la Tierra primitiva. La mezcla de gases en la cámara y la energía producida en forma de chispas simula la atmósfera primigenia de la Tierra.

PREGUNTA ¿Cómo cambiaría el resultado de este experimento si se agregara oxígeno (O_2) a la cámara del experimento de Miller-Urey?

de O_2 en la atmósfera exterior en átomos de oxígeno (O) individuales que entonces reaccionan con O_2 para formar O_3 (ozono). Estas moléculas sintetizadas en la capa de ozono a gran altitud absorben parte de la luz UV solar antes de que llegue a la superficie de la Tierra. Sin embargo, la Tierra primitiva no tenía capa de ozono, porque o había poco o no había gas oxígeno en la atmósfera y en consecuencia no se formaba ozono.

Antes de la formación de la capa de ozono, el bombardeo de UV debió ser intenso. La radiación UV, como has visto, puede brindar energía para la formación de moléculas orgánicas, pero también puede romperlas. No obstante, algunos lugares, como los que se encuentran debajo de arrecifes rocosos o incluso en el fondo de los mares poco profundos, quizá estaban protegidos de la radiación UV. En tales lugares es posible que se hayan acumulado las moléculas orgánicas.

La arcilla pudo catalizar la formación de moléculas orgánicas más grandes

En la siguiente etapa de la evolución prebiótica, las moléculas simples se combinaron para formar moléculas más grandes. Las reacciones químicas para formar moléculas más grandes necesitaban que las moléculas simples estuvieran muy cercanas entre sí. Los científicos proponen varios procesos mediante los cuales pudieron lograrse las altas concentraciones de moléculas requeridas en la Tierra primigenia. Una posibilidad es que las moléculas pequeñas se acumularon en la superficie de partículas de arcilla, las cuales pueden tener una pequeña carga eléctrica que atrae las moléculas disueltas con la carga opuesta. Agrupadas en una partícula de arcilla, las moléculas pequeñas habrían estado suficientemente cercanas para permitir las reacciones químicas entre ellas. Los investigadores han demostrado la verosimilitud de este escenario con experimentos en los que agregar arcilla a soluciones de pequeñas moléculas orgánicas disueltas, cataliza la formación de moléculas más grandes y más complejas. Es así como las moléculas orgánicas pudieron haberse formado sobre la arcilla en el fondo de los océanos o lagos de la Tierra primitiva, y continuaron de esta forma para convertirse en los bloques que constituyeron a los primeros organismos vivos.

El ARN pudo ser la primera molécula autorreplicante

Si bien todos los organismos modernos usan ADN para codificar y almacenar información genética, es improbable que el ADN fuera la molécula de información más primitiva. El ADN puede replicarse sólo con la ayuda de enzimas proteínicas grandes y complejas, pero las instrucciones para construir dichas enzimas están codificadas en el ADN mismo. Por tal razón, el origen de la función que desempeña el ADN como molécula para almacenamiento de información de la vida plantea el enigma "del huevo o la gallina": el ADN necesita proteínas, pero estas proteínas necesitan ADN. Por ello, es difícil construir un escenario verosímil para el origen del ADN autorreplicante a partir de moléculas prebióticas. Por tanto, es probable que el sistema actual de almacenamiento de información basado en el ADN haya evolucionado a partir de un sistema anterior.

El ARN puede actuar como catalizador

El principal candidato para la primera molécula de información autorreplicante es el ARN. En la década de 1980, Thomas Cech y Sidney Altman, cuando trabajaban con el organismo unicelular *Tetrahymena*, descubrieron una reacción celular que era catalizada no por una proteína, sino por una pequeña molécula de ARN. Debido a que esta molécula de ARN especial realizaba una función que previamente se creía sólo efectuaban las enzimas proteínicas, Cech y Altman decidieron dar el nombre de **ribozima** (FIGURA 17-3) a su molécula catalítica de ARN.

En los años posteriores a su hallazgo, los investigadores descubrieron docenas de ribozimas que se presentan de forma natural y que catalizan muchas reacciones diferentes, incluyendo el corte de otras moléculas de ARN y el acoplamiento de diferentes fragmentos de ARN. Los ribozimas también se han observado en la maquinaria celular que fabrica proteínas, donde ayudan a catalizar la adhesión de moléculas de aminoácidos a las proteínas en crecimiento. Además, los investigadores lograron sintetizar diferentes ribozimas en el laboratorio, como aquellas que catalizan la replicación de moléculas pequeñas de ARN.

La Tierra alguna vez pudo ser un mundo de ARN

El descubrimiento de que las moléculas de ARN pueden actuar como catalizadoras para diversas reacciones, incluida la replicación del ARN, respalda la hipótesis de que la vida surgió en un "mundo de ARN". De acuerdo con este punto de vista, la era actual de vida basada en ADN estuvo precedida por una donde el ARN servía tanto de molécula genética portadora de información como de enzima catalizadora de su propia replicación. Este mundo de ARN pudo surgir después de cientos de millones de años de síntesis química prebiótica, durante los cuales los nucleótidos de ARN quizá hayan estado entre las moléculas sintetizadas. Después de alcanzar una concentración suficientemente alta, quizá sobre partículas de arcilla, los nucleótidos probablemente se enlazaron para formar cadenas cortas de ARN.

▲ **FIGURA 17-3 Un ribozima** Esta molécula de ARN, aislada del organismo unicelular *Tetrahymena*, actúa como una enzima y a su vez cataliza reacciones metabólicas.

Supón que, simplemente por azar, una de tales cadenas de ARN era un ribozima que podía catalizar la producción de sus propias copias. Tal vez este primer ribozima con capacidad de autorreplicación no desempeñaba bien su trabajo y por ello produjo copias con muchos errores. Estos errores fueron las primeras mutaciones. Al igual que las mutaciones modernas, sin duda la mayoría arruinó las funciones catalizadoras de las "moléculas hijas", pero algunas pudieron tener mejoras. Estas mejorías establecieron las condiciones para la evolución de las moléculas de ARN, con la variación de ribozimas producidas con mayor rapidez y con mayor exactitud de replicación, hacían más copias de ellas mismas y desplazaban a las moléculas menos eficientes. La evolución molecular en el mundo del ARN prosiguió hasta que, por alguna serie de eventos todavía desconocidos, el ARN retrocedió gradualmente hasta su papel actual como intermediario entre el ADN y las enzimas proteínicas.

Vesículas parecidas a membranas pudieron encerrar ribozimas

Las moléculas autorreplicantes solas no constituyen la vida; tales moléculas deben estar encerradas dentro de alguna clase de membrana envolvente. Las precursoras de las primeras membranas biológicas quizá fueron estructuras sencillas que se formaron de manera espontánea mediante procesos netamente físicos y mecánicos. Por ejemplo, los químicos han demostrado que, si se agita agua que contiene proteínas y lípidos para simular las olas que rompían en las costas primitivas, proteínas y lípidos se combinan para formar estructuras huecas llamadas *vesículas*. Estas esferas huecas se asemejan a las células vivas en varios aspectos. Tienen un límite exterior bien definido que separa su contenido interno de su solución externa. Si la composición de la vesícula es correcta, se forma una "membrana" que tiene un aspecto muy similar al de una membrana celular verdadera. En ciertas condiciones, las vesículas pueden absorber material de la solución externa, crecer e incluso dividirse.

Si sucediera que una vesícula rodeara el ribozima correcto, formaría algo parecido a una célula viva. Podría llamársele **protocélula**, con estructura similar a una célula, pero no es algo viviente. En la protocélula, los ribozimas y otras moléculas encerradas estarían protegidas de los ribozimas que vagan libremente en el caldo primigenio. Los nucleótidos y otras moléculas pequeñas quizá se difundían a través de la membrana y eran utilizadas para sintetizar nuevos ribozimas y otras moléculas complejas. Después de crecer lo suficiente, la vesícula se dividiría y algunas copias de los ribozimas se incorporarían a cada vesícula hija. Si este proceso ocurriera, la evolución de las primeras células estaría casi completa.

¿Hubo un momento específico cuando una protocélula inanimada dio origen a un ser vivo? Probablemente no. Al igual que la mayoría de las transiciones evolutivas, el cambio de la protocélula a una célula viva fue un proceso continuo, sin límites bien definidos entre un estado y el siguiente.

Pero, ¿realmente sucedió todo esto?

El escenario anterior, aunque admisible y congruente con múltiples hallazgos de investigación, no son en modo alguno irrefutables. Uno de los aspectos más impresionantes de la investigación del origen de la vida es la gran diversidad de suposiciones, experimentos e hipótesis contradictorias. Los investigadores no están de

acuerdo acerca de si la vida surgió en aguas estancadas, en el mar, en películas húmedas sobre la superficie de cristales o en respiraderos calientes en el fondo del mar. Algunos incluso argumentan que la vida llegó del espacio a la Tierra. ¿Es posible obtener algunas conclusiones firmes a partir de las investigaciones realizadas hasta ahora? No, pero pueden hacerse algunas observaciones.

Primero, los experimentos de Miller y otros científicos posteriores demuestran que los aminoácidos, los nucleótidos y otras moléculas orgánicas, junto con las estructuras simples tipo membrana, es probable que se hayan formado en abundancia en la Tierra primitiva. Segundo, la evolución química tuvo a su disposición largos periodos y enormes áreas de la Tierra. Con el tiempo suficiente y un acervo bastante grande de moléculas reactivas, incluso los eventos extremadamente raros pueden ocurrir muchas veces. Dadas las grandes extensiones de tiempo y espacio disponibles, cada pequeño paso en la ruta desde el caldo primigenio hasta la célula viviente tuvo grandes oportunidades de ocurrir.

La mayoría de los biólogos acepta que el origen de la vida probablemente fue una consecuencia inevitable de la acción de las leyes naturales. Sin embargo, debe subrayarse que esta propuesta no puede comprobarse de manera definitiva. El origen de la vida no dejó registro alguno, y los investigadores que exploran este misterio proceden sólo desarrollando un escenario hipotético y luego realizando investigaciones en el laboratorio para determinar si los pasos del escenario son química y biológicamente posibles y admisibles.

17.2 ¿CÓMO ERAN LOS PRIMEROS ORGANISMOS?

Cuando se formó la Tierra, hace unos 4,500 millones de años, estaba sumamente caliente (**FIGURA 17-4**). Una multitud de meteoritos chocaron contra el planeta en formación, y la energía cinética de esas rocas extraterrestres se convirtió en calor por el impacto. Se liberó aún más calor por el decaimiento de los átomos radiactivos. La roca que formaba la Tierra se fundió y los elementos más pesados, como el hierro y el níquel, se hundieron hacia el centro del planeta, donde permanecen fundidos en la actualidad. Debieron transcurrir cientos de millones de años para que la Tierra se enfriara lo suficiente como para permitir la existencia de agua en su estado líquido. No obstante, parece que la vida surgió poco tiempo después de que había disponible agua en estado líquido.

Los organismos fósiles más antiguos encontrados hasta ahora están en rocas que tienen aproximadamente 3,500 millones de años de antigüedad. (Su edad se determinó empleando técnicas de datación radiométrica; *véase* "Investigación científica: ¿Cómo sabes cuán antiguo es un fósil?", en la página 324.) Los rastros químicos en las rocas más antiguas sugieren a algunos paleontólogos que la vida es aún más arcaica, quizá tan antigua como unos 3,900 millones de años.

El periodo en que inició la vida se conoce como la Era Precámbrica. Este intervalo fue designado por geólogos y paleontólogos, quienes desarrollaron un sistema de nomenclatura jerárquico para eras, periodos y épocas, para delinear el inmenso lapso del tiempo geológico (**Tabla 17-1**).

Los primeros organismos fueron procariontes anaerobios

Las primeras células que surgieron en los océanos de la Tierra fueron los **procariontes**, células cuyo material genético no estaba contenido dentro de un núcleo. Estas células probablemente obtenían nutrimentos y energía al absorber moléculas orgánicas de su ambiente. Como no había oxígeno gaseoso en la atmósfera, las células debieron metabolizar las moléculas orgánicas de forma anaeróbica. Recuerda del capítulo 8 que el metabolismo anaerobio produce sólo pequeñas cantidades de energía.

De este modo, las primeras células eran bacterias anaerobias primitivas. A medida que dichas bacterias se multiplicaron, con el tiempo debieron acabar con las moléculas orgánicas pro-

▲ **FIGURA 17-4 Tierra primitiva** La vida se inició en un planeta caracterizado por abundante actividad volcánica, frecuentes tormentas eléctricas, impactos constantes de meteoritos y una atmósfera carente de oxígeno gaseoso.

Tabla 17-1 Historia de la vida sobre la Tierra

Era	Periodo	Época	Hace millones de años	Sucesos principales	
Cenozoica	Cuaternario	Reciente	0.01-presente	Evolución del género *Homo*	
		Pleistoceno	1.8-0.01		
	Terciario	Plioceno	5-1.8	Prosperidad generalizada de aves, mamíferos, insectos y plantas con flores	
		Mioceno	23-5		
		Oligoceno	38-23		
		Eoceno	54-38		
		Paleoceno	65-54		
Mesozoica	Cretácico		146-65	Surgen las plantas con flores y llegan a ser dominantes Extinción masiva de vida marina y terrestre, incluidos los dinosaurios	
	Jurásico		208-146	Predominio de dinosaurios y coníferas Primeras aves	
	Triásico		245-208	Primeros mamíferos y dinosaurios Bosques de gimnospermas y helechos arbóreos	
Paleozoica	Pérmico		286-245	Extinciones marinas masivas, incluidos trilobites Auge de los reptiles y declive de los anfibios	
	Carbonífero		360-286	Bosques de helechos arbóreos y licopodios Predomino de anfibios e insectos Primeros reptiles y coníferas	
	Devónico		410-360	Los peces y trilobites prosperan Primeros anfibios, insectos, semillas y polen	
	Silúrico		440-410	Muchos peces, trilobites y moluscos Primeras plantas vasculares	
	Ordovícico		505-440	Artrópodos y moluscos dominan los mares Invasión de tierra por plantas y artrópodos Primeros hongos	
	Cámbrico		544-505	Prosperan las algas marinas Origen de la mayoría de los tipos de invertebrados marinos Primeros peces	
Precámbrica			Aprox. 1,000	Primeros animales (invertebrados marinos de cuerpo blando)	
			1,200	Primeros organismos multicelulares	
			2,000	Primeros eucariontes	
			2,200	Acumulación de oxígeno libre en la atmósfera	
			3,500	Origen de la fotosíntesis (en cianobacterias)	
			3,900-3,500	Primeras células vivientes (procariontes)	
			4,000-3,900	Aparición de las primeras rocas en la Tierra	
			4,600	Origen del Sistema Solar y de la Tierra	

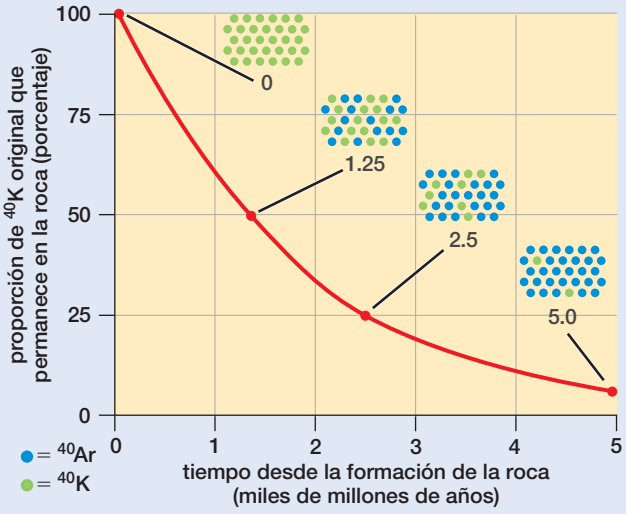
Investigación científica

¿Cómo sabes cuán antiguo es un fósil?

Los primeros geólogos podían datar las capas de roca y los fósiles que había en ellas sólo de un modo *relativo*: los fósiles encontrados en las capas más profundas de roca por lo general eran más antiguos que los hallados en capas más superficiales. Con el descubrimiento de la radiactividad se hizo posible determinar fechas *absolutas*, dentro de ciertos límites de incertidumbre. Los núcleos de los elementos radiactivos se descomponen, o decaen, espontáneamente en otros elementos. Por ejemplo, el carbono 14 (que generalmente se escribe ^{14}C) decae al emitir un electrón para transformarse en nitrógeno 14 (^{14}N). Cada elemento radiactivo decae a una tasa que es independiente de la temperatura, la presión o el compuesto químico del cual forma parte. El tiempo necesario para que decaiga la mitad de los núcleos del elemento radiactivo a esa tasa característica se llama *vida media*. La vida media del ^{14}C, por ejemplo, es de 5,730 años.

¿Cómo se utilizan los elementos radiactivos para determinar la edad de las rocas? Si conoces la tasa de decaimiento y mides la proporción de los núcleos que decaen con respecto a los núcleos que no decaen, puedes estimar cuánto tiempo ha transcurrido desde que esos elementos radiactivos quedaron atrapados en la roca. Este procedimiento se llama *datación radiométrica*.

Esta técnica particularmente directa mide el decaimiento del potasio 40 (^{40}K), cuya vida media es de aproximadamente 1,250 millones de años, en argón 40 (^{40}Ar). El potasio 40 se encuentra comúnmente en rocas volcánicas, como el granito y el basalto, y el argón 40 en el que decae es un gas. Supongamos que un volcán hace erupción y lanza un gran flujo de lava que cubre el terreno contiguo. Como el ^{40}Ar es un gas, se desprende de la lava derretida, de manera que, cuando la lava se enfría y solidifica en roca, no contendrá ^{40}Ar (**FIGURA E17-1**). Sin embargo, con el paso del tiempo, cualquier ^{40}K presente en la lava endurecida decaerá en ^{40}Ar, con la mitad del ^{40}K decayendo cada 1,250 millones de años. Este gas ^{40}Ar quedará atrapado en la roca. El geólogo puede tomar una muestra de roca y medir la proporción de ^{40}K a ^{40}Ar para determinar la edad de la roca. Por ejemplo, si el análisis encuentra cantidades iguales de los dos elementos, el geólogo concluirá que la lava se solidificó hace 1,250 millones de años (*véase* la figura E17-1). Con el cuidado adecuado, estas estimaciones de edad son bastante confiables. Si un fósil se encuentra debajo de un flujo de lava datado en, por decir, 500 millones de años, entonces se sabe que el fósil tiene al menos esa edad.



▲ **FIGURA E17-1 Relación entre el tiempo y el decaimiento del ^{40}K radiactivo a ^{40}Ar**

PREGUNTA El uranio 235, con una vida media de 713 millones de años, decae a plomo 207. Si analizas una roca y descubres que contiene uranio 235 y plomo 207 en una proporción de 1:1, ¿cuán antigua es la roca?

ducidas por las reacciones químicas prebióticas. Las moléculas más simples, como el dióxido de carbono y el agua, aun serían muy abundantes, al igual que la energía en forma de luz solar. Por tanto, lo que faltaba no eran los materiales o la energía en sí, sino moléculas energéticas: moléculas en las que la energía se almacena en enlaces químicos.

Algunos organismos evolucionaron la capacidad para captar la energía solar

Con el paso del tiempo, algunas células evolucionaron la capacidad para usar la energía de la luz solar para impulsar la síntesis de moléculas complejas de alta energía a partir de moléculas más simples; en otras palabras, surgió la fotosíntesis. La fotosíntesis necesita una fuente de hidrógeno y las bacterias fotosintéticas más primitivas probablemente utilizaron ácido sulfhídrico disuelto en agua para ese propósito (como lo hacen actualmente las bacterias fotosintéticas púrpuras). Sin embargo, con el tiempo, el suministro de ácido sulfhídrico de la Tierra (que se produce principalmente por los volcanes) debió reducirse considerablemente. La escasez de ácido sulfhídrico preparó el escenario para la evolución de las bacterias fotosintéticas que podían usar la fuente de hidrógeno más abundante del planeta: el agua (H_2O).

La fotosíntesis aumentó la cantidad de oxígeno en la atmósfera

La fotosíntesis basada en el agua convierte a ésta y al dióxido de carbono en moléculas energéticas de azúcar, liberando oxígeno como subproducto. La aparición de este nuevo método para captar energía introdujo, por primera vez, cantidades importantes de oxígeno libre en la atmósfera. Al principio, el oxígeno recientemente liberado se consumió muy rápido por reacciones con otras moléculas en la atmósfera y la corteza terrestre (capa superficial). Un átomo reactivo especialmente común en la corteza era el hierro y mucho del nuevo oxígeno se combinó con átomos de hierro para formar enormes depósitos de óxido de hierro (conocido también como herrumbre). Es por ello que el óxido de hierro es abundante en las rocas formadas durante este periodo.

Después de que todo el hierro accesible se convirtió en herrumbre, empezó a incrementarse la concentración de oxígeno gaseoso en la atmósfera. El análisis químico de las rocas sugiere que cantidades significativas de oxígeno aparecieron primero en la atmósfera hace aproximadamente 2,300 millones de años, producidas por bacterias que probablemente eran muy similares a las cianobacterias modernas. (Puesto que el suministro de moléculas de oxígeno se recicla continuamente, sin duda tú respirarás hoy algunas molé-

culas de oxígeno que fueron expulsadas hace unos 2 mil millones de años por alguna de esas cianobacterias primitivas.)

El metabolismo aeróbico surgió como respuesta a la crisis del oxígeno

El oxígeno es potencialmente peligroso para los seres vivos, ya que reacciona con las moléculas orgánicas y las destruye. Muchas de las bacterias anaerobias actuales mueren cuando se exponen al oxígeno, el cual resulta un veneno letal para ellas. La acumulación de oxígeno en la atmósfera de la Tierra primitiva probablemente exterminó a muchos organismos y fomentó la evolución de mecanismos celulares para contrarrestar la toxicidad del oxígeno. Esta crisis para la vida en evolución también creó la presión ambiental para el siguiente gran adelanto en la era de los microbios: la capacidad para utilizar el oxígeno en el metabolismo. Esta capacidad no solamente brinda una defensa contra la acción química del oxígeno, sino que realmente canaliza el poder destructor del oxígeno a través de la respiración aeróbica para generar energía útil para la célula (*véase* el capítulo 8 para mayor información acerca de la respiración aeróbica). Debido a que la cantidad de energía disponible para la célula se incrementa considerablemente cuando se utiliza oxígeno para metabolizar las moléculas de los alimentos, las células aerobias tenían una importante ventaja selectiva.

Algunos organismos adquirieron organelos encerrados en membranas

Multitudes de bacterias brindarían una fuente rica de alimento para cualquier organismo que pudiera comérselas. Los paleobiólogos especulan que, una vez que apareció esta potencial población de presas, la depredación habría evolucionado rápidamente. Estos depredadores primitivos probablemente procariontes evolucionaron hasta llegar a ser más grandes que las bacterias comunes. Además, habían perdido la rígida pared celular que rodea a la mayor parte de las células bacterianas, de modo que su membrana plasmática flexible estaba en contacto con el ambiente circundante. En consecuencia, las células depredadoras fueron capaces de envolver bacterias más pequeñas en una bolsa de membrana plegable y, de esa forma, fagocitaban a toda la bacteria a modo de presa.

Estas depredadoras primitivas tal vez no eran capaces de realizar la fotosíntesis ni el metabolismo aeróbico. Aunque podían apoderarse de grandes partículas de alimento, es decir, bacterias, las metabolizaban de manera poco eficiente. Sin embargo, hace aproximadamente 1,700 millones de años, un depredador probablemente dio origen a la primera célula eucarionte. Las células eucariontes difieren de las células procariontes al tener un elaborado sistema de membranas internas, muchas de las cuales encierran organelos, como un núcleo que contiene el material genético de la célula. Los organismos compuestos de uno o más células eucariontes se conocen como **eucariontes**.

Las membranas internas de los eucariontes tal vez surgieron por el plegado hacia dentro de la membrana plasmática

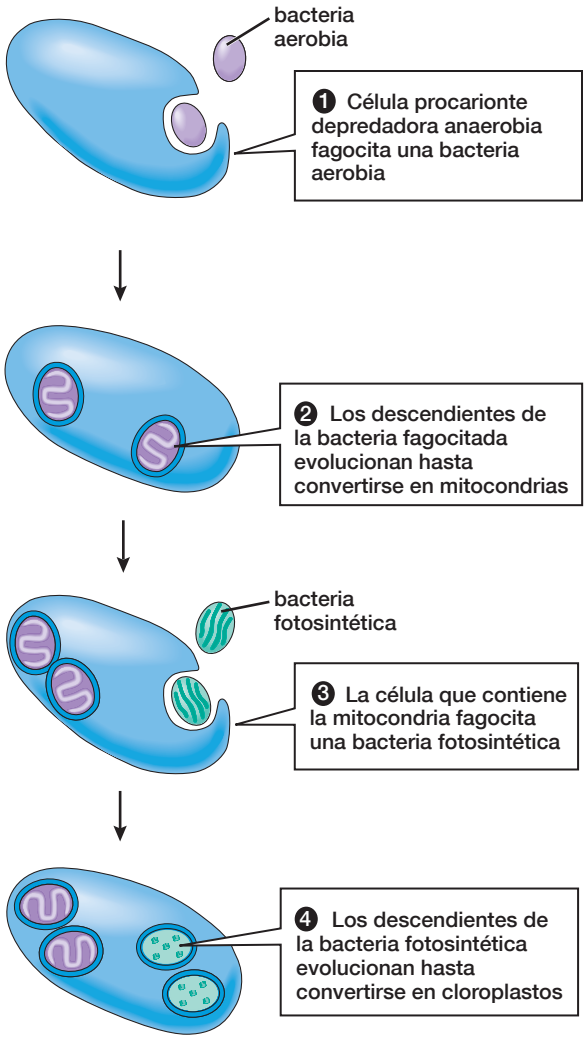
Las membranas internas de las células eucariontes tal vez surgieron originalmente por el plegado hacia dentro de la membrana celular de un depredador unicelular. Si, como sucede con la mayoría de las bacterias actuales, el ADN de los ancestros de los eucariontes estaba adherido al interior de su membrana celular, un pliegue hacia dentro de la membrana cerca del sitio de adherencia del ADN se estranguló y se convirtió en el precursor del núcleo celular.

Además del núcleo, otras estructuras eucariontes fundamentales incluyen los organelos empleados para el metabolismo energético: las mitocondrias y (en plantas y algas) los cloroplastos. ¿Cómo evolucionaron estos organelos?

Las mitocondrias y los cloroplastos tal vez surgieron a partir de las bacterias fagocitadas

La **hipótesis endosimbiótica** propone que las células eucariontes primitivas adquirieron los precursores de las mitocondrias y los cloroplastos al fagocitar ciertos tipos de bacterias. Estas células y las bacterias atrapadas en ellas (*endo* significa "dentro") entraron gradualmente en una relación *simbiótica*, es decir, una asociación estrecha entre diferentes tipos de organismos durante un tiempo prolongado. ¿Cómo pudo suceder esto?

Supongamos que una célula depredadora anaerobia atrapó a una bacteria aerobia para alimentarse, como lo hace a menudo, pero por alguna razón no pudo digerir esta presa en particular (**FIGURA 17-5** ❶). La bacteria aerobia permaneció viva y en buen es-


bacteria aerobia
❶ Célula procarionte depredadora anaerobia fagocita una bacteria aerobia
❷ Los descendientes de la bacteria fagocitada evolucionan hasta convertirse en mitocondrias
bacteria fotosintética
❸ La célula que contiene la mitocondria fagocita una bacteria fotosintética
❹ Los descendientes de la bacteria fotosintética evolucionan hasta convertirse en cloroplastos

▲ FIGURA 17-5 Origen probable de mitocondrias y cloroplastos en células eucariontes

PREGUNTA Los científicos han identificado una bacteria viva que se considera desciende del endiosimbionte que dio origen a las mitocondrias. ¿Esperarías que la secuencia de ADN de esta bacteria moderna sea más parecida a la secuencia de ADN de un cloroplasto de una célula vegetal, del núcleo de una célula animal o de la mitocondria de una célula vegetal?

tado. De hecho, está mejor que nunca porque el citoplasma de su depredadora huésped estaba atiborrado de moléculas de alimento a medio digerir: los residuos del metabolismo anaerobio. La bacteria aerobia absorbió estas moléculas y utilizó oxígeno para metabolizarlas, y en consecuencia obtuvo enormes cantidades de energía y se reprodujo prolíficamente. Tan abundantes fueron los recursos alimentarios del microorganismo aerobio, y tan copiosa su producción de energía, que probablemente los microorganismos aerobios tuvieron fugas de energía, quizá como ATP o moléculas similares, de vuelta hacia el citoplasma de su huésped. La célula depredadora anaerobia, junto con su bacteria simbiótica, puede metabolizar ahora el alimento en forma aeróbica, obteniendo así una gran ventaja sobre otras células anaerobias y dejando un gran número de descendientes. Con el paso del tiempo, las bacterias endosimbióticas pierden su capacidad para vivir de manera independiente de su huésped, y entonces nace la mitocondria (**FIGURA 17-5** ❷).

Una de estas nuevas asociaciones celulares exitosas logró una segunda proeza: capturar una bacteria fotosintética que de igual forma no pudo ser digerida (**FIGURA 17-5** ❸). La bacteria floreció en su nuevo huésped y evolucionó gradualmente hacia el primer cloroplasto (**FIGURA 17-5** ❹). Quizá otros organelos eucariontes también se originaron por endosimbiosis. Muchos biólogos creen que cilios, flagelos, centriolos y microtúbulos pudieron evolucionar por la simbiosis entre una bacteria del tipo espirilo (un tipo de bacteria que parece sacacorchos alargado) y una célula eucarionte primitiva.

Es fuerte la evidencia de la hipótesis endosimbiótica

Varios tipos de evidencias apoyan la hipótesis endosimbiótica. Una línea de evidencia particularmente atractiva es la de las múltiples características bioquímicas distintivas que comparten los organelos eucariontes y las bacterias vivas. Además, las mitocondrias, los cloroplastos y los centriolos contienen cada uno su propia dotación diminuta de ADN, que muchos investigadores consideran como un residuo del ADN que contenía originalmente la bacteria fagocitada.

Otro tipo de apoyo proviene de los *intermediarios vivientes*, es decir, de organismos que están vivos actualmente y que son parecidos a los ancestros hipotéticos, y por tanto, ayudan a demostrar que es factible una vía evolutiva propuesta. Por ejemplo, la amiba *Pelomyxa palustris* carece de mitocondrias pero aloja una población permanente de bacterias aerobias que desempeñan una función muy similar. De igual manera, una variedad de corales, algunas almejas, unos pocos caracoles y al menos una especie de *Paramecium* albergan una colección de algas fotosintéticas en sus células (**FIGURA 17-6**). Estos ejemplos de células modernas que alojan a bacterias endosimbiotas sugieren que similares asociaciones simbióticas pudieron ocurrir hace casi 2 mil millones de años y condujeron a las primeras células eucariontes.

17.3 ¿CÓMO ERAN LOS PRIMEROS ORGANISMOS MULTICELULARES?

Una vez que evolucionó la depredación, el hecho de tener mayor tamaño se convirtió en una ventaja. En los ambientes marinos donde se restringía la vida, una célula más grande podía con facilidad fagocitar a una más pequeña, y también era más difícil que otras células depredadoras las ingirieran. Por lo general, los organismos grandes también pueden moverse más rápido que los pequeños, lo que hace más probable que la depredación y la huida sean exitosas. No obstante, las enormes células individuales tienen problemas.

▲ **FIGURA 17-6 Simbiosis intracelular moderna** Los ancestros de los cloroplastos en las células vegetales modernas tal vez fueron semejantes a la *Chlorella*, el alga verde unicelular fotosintética que vive en simbiosis dentro del citoplasma del *Paramecium* que se muestra aquí.

El oxígeno y los nutrimentos que entran en la célula, así como los productos de desecho que salen, deben difundirse a través de la membrana plasmática. Cuanto más grande sea una célula, habrá menos disponibilidad de la membrana superficial por unidad de volumen de citoplasma (*véase* la figura 5-16).

Existen sólo dos formas en que un organismo mayor de un milímetro de diámetro pueda sobrevivir. Primera, puede tener una tasa metabólica baja, de manera que no necesite mucho oxígeno ni que produzca mucho dióxido de carbono. Esta estrategia parece funcionar para ciertas algas unicelulares muy grandes. Por otro lado, un organismo puede ser multicelular; es decir, puede estar compuesto de muchas células pequeñas empaquetadas en un cuerpo unificado más grande.

Algunas algas se volvieron multicelulares

Los fósiles más antiguos de organismos multicelulares datan de hace aproximadamente 1,200 millones de años e incluyen impresiones de las primeras algas multicelulares, las cuales surgieron a partir de células eucariontes unicelulares que contenían cloroplastos. La condición de ser multicelular proporcionó al menos dos ventajas a estas algas marinas. En primer lugar, los depredadores unicelulares tendrían dificultades para fagocitar las grandes algas multicelulares. En segundo lugar, la especialización celular habría brindado el potencial necesario para establecerse en un lugar en las aguas brillantemente iluminadas del litoral, a medida que estructuras en forma de raíces se hundían en la arena o se afianzaban a las rocas; en tanto que estructuras en forma de hojas flotaban más arriba, expuestas a la luz solar. Las algas verdes, cafés y rojas que recubren las costas actuales (algunas, como las algas pardas o cafés, de más de 66 metros de longitud) son descendientes de esas algas multicelulares primitivas.

La diversidad animal surgió en la era precámbrica

Al igual que en el caso de las algas fósiles, se han hallado vestigios fósiles de huellas de animales y madrigueras en rocas de mil millo-

nes de años de antigüedad. No obstante, este tipo de evidencia de vida animal temprana, los fósiles de cuerpos de animales aparecen primero en rocas del precámbrico de entre 610 y 544 millones de años. Algunos de estos antiguos animales invertebrados (animales que carecen de columna vertebral) son muy diferentes en apariencia de cualquier animal que aparezca en capas posteriores de fósiles, y pueden representar tipos de animales que no dejaron descendientes. Sin embargo, otros fósiles en estas capas rocosas parecen ser los ancestros de los animales actuales. Las esponjas y medusas ancestrales aparecen en las capas más antiguas, seguidas posteriormente por los ancestros de gusanos, moluscos y artrópodos.

No obstante, la gama completa de los animales invertebrados modernos no aparece en el registro fósil sino hasta el periodo cámbrico, que marca el comienzo de la era paleozoica, hace alrededor de 544 millones de años. (La frase "registro fósil" es una referencia breve de la colección completa de toda la evidencia fósil encontrada hasta ahora.) Estos fósiles del cámbrico revelan una radiación adaptativa (*véase* el capítulo 16) que ya había producido un arreglo diverso de complejos planes corporales. Los principales grupos de animales que actualmente habitan la Tierra ya estaban presentes en el cámbrico temprano. La súbita aparición de tantos tipos diferentes de animales indica que estos grupos en realidad surgieron antes, pero que su historia evolutiva temprana no se conservó en el registro fósil.

La depredación favoreció la evolución de movilidad y sentidos mejorados

La diversificación temprana de los animales probablemente estuvo impulsada en parte por la aparición de estilos de vida de los depredadores. Por ejemplo, la coevolución del depredador y presa favoreció a los animales con mayor agilidad, que a sus predecesores evolutivos. Los depredadores ágiles ganaron una ventaja a partir de su habilidad para viajar hacia áreas vastas en busca de presas; la capacidad de huir con rapidez es una ventaja de la presa. La evolución de la locomoción eficiente se asoció con frecuencia con la evolución de una mayor capacidad sensitiva y con sistemas nerviosos más complejos. Los sentidos para percibir el tacto, las sustancias químicas y la luz se desarrollaron notablemente, junto con un sistema nervioso capaz de manejar la información sensorial y dirigir los comportamientos adecuados.

Hacia el periodo silúrico (hace 440 a 410 millones de años), la vida en los mares de la Tierra incluían varios animales anatómicamente complejos, entre ellos trilobites acorazados que se deslizaban sobre el cieno, amonites y el nautilo (**FIGURA 17-7**). El nautilo sobrevive hoy, en una forma que casi no ha cambiado, en las aguas profundas del Océano Pacífico.

(a) Escena del silúrico

(b) Trilobite

(c) Amonite

(d) *Nautilus*

▲ **FIGURA 17-7 Diversidad de la vida en los océanos durante el periodo silúrico** **(a)** Vida característica de los océanos durante el periodo silúrico, hace 440 a 410 millones de años. Entre los fósiles más comunes de ese periodo están: **(b)** los trilobites y sus depredadores, los nautiloides, y **(c)** los amonites. **(d)** Este *Nautilus* viviente es muy parecido en su estructura a los nautiloides del silúrico, lo que demuestra que un plan corporal exitoso puede existir prácticamente sin cambio durante cientos de millones de años.

Los esqueletos mejoraron la movilidad y la protección

En muchas especies animales de la era paleozoica la movilidad mejoró en parte por el origen de cubiertas corporales externas duras conocidas como **exoesqueletos**. Los exoesqueletos mejoraron la movilidad al proporcionar superficies duras donde se unen los músculos; estas uniones posibilitaron a los animales el uso de sus músculos para mover apéndices utilizados para nadar o moverse sobre el fondo marino. Los exoesqueletos también brindaron sostén a los cuerpos de los animales y protección ante los depredadores.

Hace unos 530 millones de años, un grupo de animales —los peces— desarrollaron una nueva forma de soporte corporal y unión muscular: un esqueleto interno. Estos peces primitivos pasaban inadvertidos en la comunidad oceánica, pero hace unos 400 millones de años, los peces ya formaban un grupo diverso y prominente. En general, los peces probaron ser más veloces que los invertebrados, con sentidos más agudos y cerebros más grandes. Con el paso del tiempo se convirtieron en los depredadores dominantes en el mar abierto.

17.4 ¿CÓMO LLEGÓ LA VIDA A TIERRA FIRME?

Una de las tramas secundarias más emocionantes del largo recuento de la historia de la vida es la invasión de tierra firme por la vida, después de más de 3 mil millones de años de una existencia estrictamente acuática. Al pasar a tierra firme, los organismos tuvieron que vencer muchos obstáculos. Gracias a la flotación, la vida en el mar brinda apoyo contra la gravedad, pero en tierra, un organismo debe soportar su peso contra la aplastante fuerza de la gravedad. El mar ofrece un acceso inmediato al agua dadora de vida, pero un organismo terrestre debe encontrar el agua apropiada. Las plantas y los animales que habitan en el mar se reproducen mediante espermatozoides u óvulos móviles, o ambos, los cuales nadan unos hacia otros a través del agua. Sin embargo, quienes habitan en tierra firme tienen que proteger sus gametos de la resequedad.

A pesar de los obstáculos para la vida en tierra firme, los inmensos espacios vacíos de la masa terrestre paleozoica representaban una enorme oportunidad evolutiva. Las potenciales recompensas de la vida sobre la tierra eran especialmente grandes para las plantas. El agua absorbe la luz en gran medida, por lo que incluso en las aguas transparentes la fotosíntesis se limita a unos cuantos cientos de metros por debajo de la superficie, y habitualmente a profundidades mucho menores. Afuera del agua, el Sol brilla en todo su esplendor y permite una rápida fotosíntesis. Además, los suelos terrestres son ricos depósitos de nutrimentos, en tanto que el agua de mar suele ser pobre en algunos de éstos, en particular en nitrógeno y fósforo. Finalmente, en el mar paleozoico abundaban los animales herbívoros, pero la tierra firme carecía de vida animal. Las primeras plantas que colonizaran la tierra firme dispondrían de abundante luz solar, de fuentes de nutrimentos intactas y estarían a salvo de depredadores.

Algunas plantas se adaptaron a la vida en tierra firme

En los suelos húmedos situados a la orilla del agua comenzaron a crecer algunas algas verdes pequeñas, que aprovechaban la luz solar y los nutrimentos. No tenían cuerpos grandes que sostener contra la fuerza de la gravedad, y dado que vivían precisamente en la película de agua que recubría el suelo, la obtenían con facilidad. Hace alrededor de 475 millones de años, algunas de estas algas dieron origen a las primeras plantas terrestres multicelulares. Inicialmente, con formas simples que crecían poco, las plantas terrestres encontraron rápidamente soluciones a dos de las principales dificultades que ofrece la vida vegetal en tierra firme: obtener y conservar el agua, y mantenerse erguidas a pesar de la gravedad y de los vientos. Los revestimientos impermeables de las partes que quedaban sobre tierra redujeron la pérdida de agua por evaporación, y estructuras semejantes a raíces penetraban en el suelo para extraer agua y minerales. Las células especializadas formaron unos tubos, llamados tejidos vasculares, para transportar agua de las raíces a las hojas. Unas paredes más gruesas en torno a ciertas células permitieron a los tallos mantenerse erguidos.

Las plantas terrestres primitivas conservaron sus espermatozoides capaces de nadar y necesitaban agua para reproducirse

La reproducción fuera del agua planteaba varios desafíos. Al igual que los animales, las plantas producen espermatozoides y óvulos, los cuales necesitaban reunirse para llevar a cabo la reproducción y producir la siguiente generación. Las primeras plantas terrestres tenían espermatozoides capaces de nadar, presumiblemente muy parecidos a los de los musgos y helechos de la actualidad. En consecuencia, las primeras plantas estaban restringidas a pantanos y ciénagas, donde los espermatozoides y los óvulos podían liberarse en el agua, o a zonas con abundante precipitación pluvial, donde ocasionalmente el suelo quedaba cubierto de agua. Más tarde, las plantas con espermatozoides nadadores prosperaron durante periodos en los que el clima era cálido y húmedo. Por ejemplo, el periodo carbonífero (hace unos 360 a 286 millones de años) se caracterizó por inmensos bosques de helechos arbóreos gigantes y licopodios (**FIGURA 17-8**). El carbón mineral que actualmente se extrae de las minas proviene de los restos fosilizados de esos bosques.

Las plantas con semilla encapsularon a los espermatozoides en granos de polen

Entre tanto, algunas plantas que habitaban en regiones más secas habían perfeccionado estrategias reproductivas que ya no dependían de la disponibilidad de agua. Los óvulos de estas plantas permanecían en la planta progenitora, y los espermatozoides estaban encapsulados en granos de polen resistentes a la sequía, los cuales eran arrastrados por el viento de una planta a otra. Cuando los granos de polen se depositaban cerca de un óvulo, liberaban espermatozoides directamente en el tejido vivo, y así eliminaban la necesidad de disponer de una película superficial de agua. El óvulo fecundado permanecía en la planta progenitora, desarrollándose dentro de una semilla que brindaba protección y nutrimentos al embrión que crecía en su interior.

Las primeras plantas con semilla aparecieron hacia finales del periodo devónico (hace 375 millones de años) y producían sus semillas a lo largo de las ramas, sin estructuras especializadas para sostenerlas. Sin embargo, para mediados del periodo carbonífero, ya había surgido una nueva clase de planta con semilla. Estas plantas, llamadas **coníferas**, protegían sus semillas en desarrollo dentro de conos. Las coníferas, que como las plantas que se polinizaban con el viento no dependían del agua para reproducirse, prosperaron y se difundieron durante el periodo pérmico (hace 286 a 245 millones de años), cuando las montañas se elevaron, los pantanos se desecaron y el clima se volvió mucho más seco. No obstante, la buena fortuna de las coníferas no la compartieron los helechos arbóreos ni los licopodios gigantes, los cuales, con sus espermatozoides nadadores, se extinguieron en su mayoría.

Las plantas con flores atraían a los animales para que transportaran su polen

Hace alrededor de 140 millones de años, durante el periodo cretácico, aparecieron las plantas con flores, las cuales evolucionaron a partir

◀ **FIGURA 17-8 El bosque pantanoso del periodo carbonífero** En esta reconstrucción artística, las plantas parecidas a árboles son helechos arbóreos y licopodios gigantes, la mayor parte de los cuales se extinguieron.

PREGUNTA ¿Por qué los helechos y los licopodios actuales son tan pequeños en comparación con sus ancestros gigantes?

de un grupo de plantas similares a las coníferas. Muchas plantas con flores son polinizadas por los insectos y otros animales, y esta forma de polinización parece que les confirió una ventaja evolutiva. La polinización de las flores por los animales puede ser mucho más eficaz que la polinización por el viento. Las plantas que son polinizadas por el viento deben producir una enorme cantidad de polen, porque la mayoría de los granos de polen no llegan a su objetivo. En la actualidad, las plantas con flores dominan tierra firme, con excepción de las regiones septentrionales frías, donde aún prevalecen las coníferas.

Algunos animales se adaptaron a la vida en tierra firme

Poco después de que evolucionaron las plantas terrestres, y que constituyeran fuentes potenciales de alimento para otros organismos, algunos animales emergieron del mar. Los primeros que se establecieron en tierra fueron los **artrópodos** (el grupo que actualmente incluye insectos, arañas, escorpiones, ciempiés y cangrejos). ¿Por qué los artrópodos? La respuesta parece ser que ya poseían ciertas estructuras que, por simple azar, eran idóneas para la vida terrestre. La más destacada de tales estructuras era un exoesqueleto, como el caparazón de una langosta o de un cangrejo. El exoesqueleto es tanto impermeable como altamente resistente para sostener a un animal pequeño contra la fuerza de la gravedad.

Durante millones de años, los artrópodos tuvieron toda la tierra firme y las plantas a su disposición y, durante más decenas de millones de años, fueron los animales terrestres dominantes. Libélulas con una envergadura de 70 centímetros volaban entre los helechos arbóreos del carbonífero, mientras milpiés de 2 metros de longitud se abrían paso a mordidas por suelo del bosque pantonoso. No obstante, con el tiempo, el espléndido aislamiento de los artrópodos llegó a su fin.

Los anfibios evolucionaron a partir de peces con aleta lobular

Hace aproximadamente 400 millones de años apareció un grupo de peces silúricos conocidos como de aleta lobular, probablemente en el agua dulce. Los **peces de aleta lobular** tenían dos importantes características que más adelante permitirían a sus descendientes colonizar tierra firme: (1) aletas carnosas y fuertes con las que se arrastraban en el fondo de las aguas tranquilas y poco profundas, y (2) una bolsa que salía del tubo digestivo que podía llenarse con aire, a modo de un pulmón primitivo. Un grupo de estos peces colonizó los estanques y arroyos poco profundos, los cuales disminuían su tamaño durante las sequías y cuyas aguas solían perder bastante oxígeno. No obstante, al inhalar aire hacia los pulmones, estos peces lograban obtener el oxígeno necesario. Algunos comenzaron a utilizar las aletas para arrastrarse de un estanque a otro en busca de alguna presa o de agua, tal como lo hacen algunos peces en la actualidad (**FIGURA 17-9**).

Las ventajas de alimentarse en tierra firme y de moverse de estanque a estanque favorecieron la evolución de un grupo de animales que podía permanecer fuera del agua durante periodos más largos y que fueron capaces de moverse de manera más efectiva sobre tierra firme. Al mejorar los pulmones y patas, los peces con aleta lobular evolucionaron a **anfibios**, y aparecieron por primera vez en el registro fósil hace aproximadamente 350 millones de años. Para un anfibio, los bosques pantanosos del carbonífero fueron una especie de paraíso: no había depredadores, las presas abundaban, y el clima era cálido y húmedo. Al igual que los insectos y milpiés, algunos anfibios alcanzaron dimen-

▲ **FIGURA 17-9 Pez que camina en tierra firme** Algunos peces modernos, como el pez saltarín del fango, caminan en tierra firme. Al igual que los primitivos peces con aleta lobular que dieron origen a los anfibios, los saltarines del fango utilizan sus fuertes aletas pectorales para desplazarse por los lugares secos de su hábitat pantanoso.

PREGUNTA ¿La capacidad de este pez para caminar en tierra firme forma parte de la evidencia de que los peces con aleta lobular son los antepasados de los anfibios?

siones gigantescas, incluidas salamandras con más de 3 metros de longitud.

A pesar de su éxito, los primeros anfibios no estaban totalmente adaptados a la vida terrestre. Sus pulmones eran simples bolsas con escasa área superficial, por lo que debían obtener algo de oxígeno a través de la piel. Por tanto, su piel tenía que mantenerse húmeda, lo cual los restringía a un hábitat pantanoso donde no existía el riesgo de que su piel quedara seca. Además, los espermatozoides y los óvulos de los anfibios no sobrevivían en entornos secos, por lo que debían depositarlos en ambientes acuosos. En consecuencia, aunque los anfibios podían desplazarse por tierra firme, no podían alejarse demasiado de la orilla del agua. Al igual que los helechos arbóreos y los licopodios, los anfibios menguaron cuando el clima se volvió seco a inicios del periodo pérmico, hace aproximadamente 286 millones de años.

Los reptiles evolucionaron a partir de los anfibios

Al mismo tiempo que las coníferas evolucionaban a orillas de los bosques pantanosos, un grupo de anfibios también evolucionaba con adaptaciones para condiciones más secas. A la postre, de estos anfibios surgieron los **reptiles**, que lograron tres adaptaciones importantes para vivir en tierra firme. Primera: los reptiles evolucionaron huevos con cascarón impermeable que contenían el suministro de agua necesario para el embrión en desarrollo. Por ende, podían depositar sus huevos en tierra firme, sin tener que arriesgarse nuevamente en los peligrosos pantanos llenos de peces y anfibios depredadores. Segunda: los reptiles ancestrales evolucionaron una piel escamosa impermeable que les ayudó a evitar la pérdida de agua corporal cuando el aire estaba seco. Tercera: los reptiles evolucionaron sus pulmones, mejorándolos de tal forma que les proporcionaran todo el oxígeno necesario para tener una vida activa en tierra firme. A medida que el clima se fue haciendo más seco durante el periodo pérmico, los reptiles se volvieron los vertebrados dominantes sobre tierra firme, y relegaron a los anfibios a las aguas pantanosas estancadas, donde aún vive la mayoría de ellos.

Unas cuantas decenas de millones de años después, el clima volvió a tener condiciones más estables y húmedas. Este periodo atestiguó la evolución de algunos reptiles muy grandes, en particular los dinosaurios (**FIGURA 17-10**). La variedad de las formas de dinosaurios llegó a ser descomunal: grandes y pequeños, ligeros y pesados, depredadores y herbívoros. Los dinosaurios fueron de los animales que tuvieron más éxito, si se considera la persistencia como una medida de éxito. Florecieron durante más de 100 millones de años, hasta hace unos 65 millones de años, cuando se extinguieron los últimos dinosaurios. Nadie sabe con seguridad la causa de su extinción, pero las secuelas del impacto de un meteorito gigantesco contra la Tierra pudiesen ser la explicación (*véase* la sección 17.5).

Aun durante la era de los dinosaurios, muchos reptiles continuaron siendo pequeños. Una gran dificultad que enfrentaron los reptiles pequeños fue conservar una temperatura corporal elevada. Un cuerpo caliente es ventajoso para un animal activo, porque los nervios y músculos más calientes funcionan de manera más eficiente. No obstante, un cuerpo caliente pierde calor hacia el ambiente, a menos que el aire también esté caliente. La pérdida de calor representa un enorme problema para los animales pequeños, que tienen mayor área superficial por unidad de volumen que los animales más grandes. Muchas especies de pequeños reptiles evolucionaron a metabolismos lentos y resolvieron el problema de la pérdida de calor al confinar su actividad a épocas en las que el aire es suficientemente caliente. Sin embargo, un grupo de reptiles siguió una vía evolutiva diferente. Los miembros de este grupo, las aves, evolucionaron un aislamiento, en la forma de plumas. (Anteriormente las aves se colocaban en su propia clase, separadas de los reptiles. Para más información acerca de por qué ahora las aves se consideran como un tipo de reptil, *véase* "De cerca: Árboles filogenéticos", en las páginas 348-349.)

En las aves primitivas, las plumas, que surgieron mediante modificación evolutiva de escamas, ayudaban a conservar el calor corporal. En consecuencia, esos animales podían mantenerse activos en un hábitat fresco y durante la noche, cuando sus parientes escamosos se volvían lentos. Posteriormente, algunas aves primigenias desarrollaron plumas más largas y más fuertes en sus extremidades anteriores, tal vez por efecto de una selección con base en la mejor capacidad para planear entre los árboles o saltar tras los insectos de los que se alimentaban. Finalmente, las plumas evolucionaron en estructuras

▶ **FIGURA 17-10 Reconstrucción de un bosque cretácico** Para la era cretácica las plantas con flores ya predominaban en la vegetación terrestre. Los dinosaurios, como el *Tyrannosaurus rex* y los *Velocirráptores* que aquí se muestran, eran los animales terrestres más destacados. El *T. rex* fue por mucho tiempo el carnívoro más grande en su ambiente, mientras que el *Velocirráptor*, aunque pequeño en comparación con otros, era un depredador formidable que corría con gran rapidez y tenía dientes muy afilados y garras con forma de hoz en sus patas traseras.

capaces de permitir el vuelo por impulso propio. Las plumas totalmente desarrolladas e idóneas para el vuelo aparecen en fósiles de 150 millones de años de antigüedad, de modo que las estructuras aislantes más antiguas que terminaron por transformarse en plumas para volar debieron estar presentes hacía mucho tiempo atrás.

Los reptiles dieron lugar a los mamíferos

A diferencia de los reptiles que aovan, los **mamíferos** evolucionaron del nacimiento de crías vivas y la capacidad para alimentarlas con secreciones de las glándulas mamarias (que producen leche). Los mamíferos ancestrales también desarrollaron pelo, que brindaba aislamiento. Dado que el útero, las glándulas mamarias y el pelo no se fosilizan, posiblemente nunca podrá saberse cuándo aparecieron por primera vez estas estructuras, o cómo eran sus formas intermedias. Sin embargo, un equipo de paleontólogos descubrió recientemente trozos de pelo preservado en coprolitos, que son heces animales fosilizadas. Dichos coprolitos, descubiertos en el desierto Gobi de China, fueron depositados por un depredador desconocido hace 55 millones de años, de modo que los mamíferos presumiblemente han tenido pelo al menos durante todos esos años.

El mamífero fósil más antiguo descubierto hasta el momento tiene casi 200 millones de años de antigüedad. En consecuencia, los primeros mamíferos, que pueden distinguirse por características esqueléticas especiales, coexistieron con los dinosaurios. En su mayoría eran criaturas pequeñas. El mamífero más grande que se conoce de la era de los dinosaurios tenía el tamaño de un mapache actual, pero la mayoría de las primeras especies de mamíferos eran todavía más pequeñas. Sin embargo, cuando se extinguieron los dinosaurios, los mamíferos colonizaron los hábitats que quedaron vacíos después de esa extinción. Las especies de mamíferos prosperaron y se diversificaron hasta alcanzar la variedad de formas modernas existentes en la actualidad.

17.5 ¿CUÁL HA SIDO EL PAPEL DE LA EXTINCIÓN EN LA HISTORIA DE LA VIDA?

Si hubiera una moraleja en el gran recuento de la historia de la vida, ésta sería que nada perdura. El relato de la vida puede leerse como una larga serie de dinastías evolutivas, donde cada nuevo grupo dominante surge, domina la tierra firme o los mares durante cierto tiempo, e inevitablemente entra en decadencia y luego se extingue. Los dinosaurios son la más famosa de tales dinastías extintas, pero la lista de grupos extintos conocidos sólo por sus fósiles es de una extensión impresionante. Sin embargo, a pesar de lo inevitable de la extinción, la tendencia general ha sido que las especies surgen con mayor rapidez que aquella con la que desaparecen, por lo que el número de especies sobre la Tierra ha tendido a incrementarse con el tiempo.

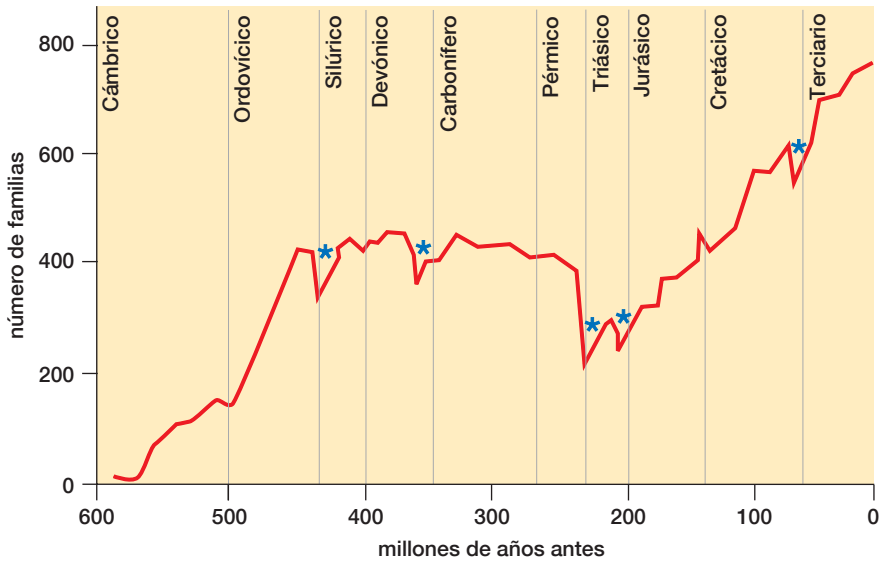
La historia evolutiva ha estado marcada por extinciones en masa periódicas

Durante gran parte de la historia de la vida, el origen y la desaparición de especies se realizaron de manera constante e inexorable. Sin embargo, la lenta y continua rotación de las especies es interrumpida por episodios de **extinción en masa** (FIGURA 17-11). Las extinciones en masa se caracterizan por la desaparición relativamente súbita de una extensa variedad de especies en gran parte de la Tierra. El peor episodio de todos, que ocurrió hace 245 millones de años, hacia el final del periodo pérmico, aniquiló a más del 90% de las especies del mundo, y la vida estuvo peligrosamente cerca de desaparecer en su totalidad.

El cambio climático contribuyó a las extinciones en masa

Las extinciones en masa han tenido profundas repercusiones en el curso de la historia de la vida, y vuelven a trazar repetidamente el cuadro de su diversidad. ¿Qué pudo originar esos cambios tan dramáticos en la existencia de tantas especies? Muchos biólogos evolucionistas piensan que el cambio climático debió tener un papel importante. Cuando cambia el clima —como ha ocurrido muchas veces en el curso de la historia de la Tierra—, los organismos adaptados para sobrevivir en un clima tal vez sean incapaces de hacerlo en un clima drásticamente diferente. En particular, en las épocas cuando el clima cálido da paso a climas más secos y fríos, con temperaturas más variables, las especies se extinguieron al no conseguir adaptarse a las nuevas y más rigurosas condiciones.

Una de las causas del cambio climático es la modificación en la posición de los continentes. En ocasiones, estos movimientos

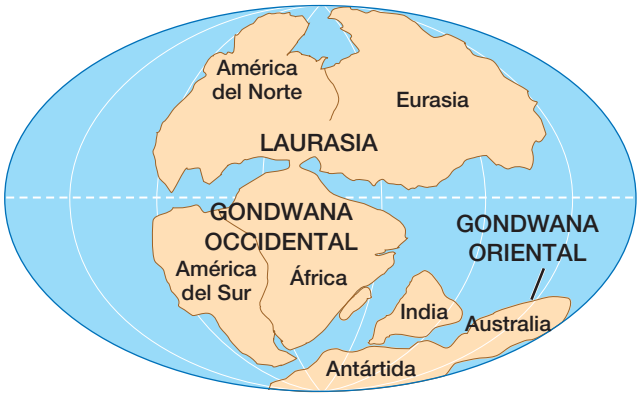


◀ FIGURA 17-11 Extinciones masivas
Esta gráfica muestra el número de grupos de animales marinos contra el tiempo, según la reconstrucción del registro fósil. Observa la tendencia general hacia un número creciente de grupos, puntuado por periodos de ocasionales extinciones rápidas. Cinco de estos declives, marcados por un asterisco, son tan pronunciados que se consideran como extinciones en masa catastróficas.

PREGUNTA Si la extinción es el destino final de todas las especies, ¿cómo pudo aumentar el número total de especies a través del tiempo?

(a) Hace 340 millones de años

(b) Hace 225 millones de años



(c) Hace 135 millones de años

(d) En la actualidad

se llaman *deriva continental*. La deriva continental es causada por la **tectónica de placas**, en la que la superficie de la Tierra, incluidos los continentes y el fondo marino, se divide en placas sólidas que descansan encima de una capa de fluido viscoso que se desplaza lentamente. A medida que las placas se desplazan, su posición cambia en latitud (FIGURA 17-12). Por ejemplo, hace 340 millones de años, gran parte de América del Norte estaba situada en o cerca del ecuador, en una región que se caracterizaba por tener un clima permanentemente cálido y lluvioso. Pero, conforme transcurrió el tiempo, la tectónica de placas llevó al continente hacia regiones templadas y árticas. De este modo, el clima tropical fue sustituido por un régimen de cambios estacionales, temperaturas más bajas y menos lluvias. La tectónica de placas continúa en la actualidad; por ejemplo, el océano Atlántico se expande unos cuantos centímetros cada año.

Eventos catastróficos pudieron causar las peores extinciones en masa

Los registros geológicos indican que la mayoría de los eventos de extinción en masa coinciden con los periodos de cambio climático. No obstante, para muchos científicos, la rapidez de las extinciones en masa sugiere que el lento proceso del cambio climático no fue, por sí mismo, el responsable de tales desapariciones de especies a gran escala. Quizá sucesos más repentinos también jugaron un papel importante. Por ejemplo, los eventos geológicos catastróficos, como las erupciones volcánicas masivas, pudieron tener efectos devastadores. Los geólogos han encontrado evidencia de erupciones volcánicas pasadas tan colosales, que harían ver la explosión del monte Santa Elena, en 1980, como el estallido de un simple petardo. Sin embargo, incluso tales erupciones gigantescas afectarían de manera directa sólo una porción relativamente pequeña de la superficie terrestre.

La búsqueda de las causas de las extinciones en masa dio un giro fascinante a inicios de la década de 1980, cuando Luis y Walter Álvarez propusieron que el evento de extinción de hace 65 millones de años, que aniquiló a los dinosaurios y muchas otras especies, fue causado por el impacto de un meteorito gigantesco. La idea de los Álvarez se recibió con gran escepticismo cuando se presentó por primera vez, pero las investigaciones geológicas a partir de entonces han generado una gran cantidad de evidencias de que ese impacto masivo en realidad ocurrió hace 65 millones de años. De hecho, los investigadores identificaron el cráter Chicxulub, de 160 kilómetros de ancho, formado debajo de la península de Yucatán, en México, como el lugar de impacto de un meteorito gigante, de 16 kilómetros de diámetro, que colisionó contra la Tierra justo en la época en que desaparecieron los dinosaurios.

¿Pudo el impacto de ese inmenso meteorito haber causado la extinción masiva que coincidió con él? Nadie lo sabe con certeza, pero los científicos sugieren que tal impacto masivo habría arrojado tanto material de desecho hacia la atmósfera, que todo

◀ FIGURA 17-12 Deriva continental por la tectónica de placas
Los continentes son como pasajeros sobre placas que se mueven sobre la superficie de la Tierra como resultado de la tectónica de placas. **(a)** Hace aproximadamente 340 millones de años, mucho de lo que ahora es América del Norte estaba ubicado en el ecuador. **(b)** Con el tiempo, todas las placas se unieron en una gigantesca masa de tierra, a la cual los geólogos llaman Pangea. **(c)** Gradualmente, Pangea se dividió en Laurasia y Gondwana, la cual a la postre se dividió en Gondwana occidental y oriental. **(d)** Con el paso del tiempo, el desplazamiento de las placas resultó en las posiciones actuales de los continentes modernos.

¿Te has preguntado...

si se puede recuperar una especie extinta por clonación?

Los científicos han clonado algunas especies animales, incluidos ratones, perros, gatos, caballos y vacas. ¿Podría usarse la tecnología de la clonación para traer de vuelta especies extintas? En principio, sí, siempre que el ADN disponible de la especie extinta esté perfectamente conservado. Tal ADN podría transferirse a un óvulo de una especie viva estrechamente relacionada e implantarse en una madre sustituta de dicha especie.

Por ejemplo, algunos investigadores sugieren que es posible clonar un mamut lanudo usando una madre elefante sustituta y el ADN extraído de mamuts de 20,000 años de edad que se encontraron congelados bajo la tundra siberiana. Sin embargo, la mayoría de los científicos consideran que cualquier ADN recuperado de un mamut fósil estaría muy desgastado para usarse en clonación, y sintetizar un genoma de mamut completo (su secuencia ahora es casi completamente conocida) está más allá de las capacidades de la tecnología actual. Las posibilidades de éxito pueden ser mayores para otro proyecto propuesto, que usaría ADN de un espécimen conservado en un museo para revivir al tigre de Tasmania, un mamífero australiano que está extinto desde hace más de 70 años. Si resultara posible la clonación de especies recientemente extintas, ¿la apoyarías?

el planeta hubiera quedado en la oscuridad durante varios años. Como muy poca luz solar llegaría a la corteza terrestre, las temperaturas descenderían rápidamente, y la captación fotosintética de energía (de la cual depende toda la vida terrestre) disminuiría drásticamente. Ese "invierno por impacto" a nivel mundial tal vez resultó mortal para los dinosaurios e infinidad de otras especies.

17.6 ¿CÓMO EVOLUCIONARON LOS SERES HUMANOS?

Los científicos están profundamente interesados en el origen y la evolución de los seres humanos. El tema de la evolución humana que se presenta en esta sección representa una interpretación que se comparte ampliamente entre los paleontólogos. Sin embargo, la evidencia fósil de la evolución humana es comparativamente escasa y por tanto abierta a muchas interpretaciones. En consecuencia, algunos paleontólogos no estarían de acuerdo con aspectos del escenario que se presenta.

Los seres humanos heredaron algunas adaptaciones de antiguos primates para vivir en los árboles

Los seres humanos son miembros de un grupo de mamíferos conocido como **primates**, que incluye también lémures, monos y simios. Los fósiles de primates más antiguos tienen 55 millones de años, pero, dado que los fósiles de primates son relativamente raros en comparación con los de muchos otros animales, los primeros primates tal vez surgieron muchísimo antes, aunque no dejaron registro fósil. Probablemente los primeros primates se alimentaban de frutas y hojas, y estaban adaptados para vivir en los árboles. Muchos primates modernos conservan la forma de vida en los árboles de sus antepasados (FIGURA 17-13). La herencia común de los seres humanos y otros primates se refleja en un conjunto de características físicas que estaban presentes en los primates antiguos y que persisten en muchos primates modernos, incluidos los seres humanos.

La visión binocular proporcionó a los antiguos primates una correcta percepción de la profundidad

Una de las primeras adaptaciones de los primates parece haber sido la posesión de ojos grandes enfrente de la cara (*véase* la figura 17-13).

(a) Tarsero

(b) Lémur

(c) Macaco

◀ FIGURA 17-13 **Primates representativos** El **(a)** tarsero, **(b)** el lémur y **(c)** el macaco cola de león tienen la cara relativamente plana, con ojos dirigidos hacia delante que les brindan una visión binocular. Todos tienen, además, visión cromática y manos prensiles. Estas características, conservadas desde los primates más antiguos, las comparten los seres humanos.

Saltar de una rama a otra es un asunto riesgoso, a menos que el animal pueda determinar con precisión dónde se encuentra la próxima rama. La percepción efectiva de la profundidad fue posible gracias a la visión binocular que brindan los ojos colocados enfrente de la cara y con campos visuales que se traslapan. Otra adaptación clave fue la visión cromática. Desde luego, es imposible saber si un animal fósil tenía visión cromática, pero como los primates modernos tienen excelente visión cromática, parece razonable suponer que los primates más antiguos también contaban con ella. Muchos primates se alimentan de frutos, y la visión cromática ayuda a identificar los que ya están maduros entre la multitud de hojas verdes.

Los primeros primates tenían manos prensiles

Los primeros primates tenían dedos largos y prensiles, con los cuales podían rodear un objeto y sostenerse de las ramas de los árboles. Esta adaptación para vivir en los árboles fue la base para la evolución posterior de las manos humanas capaces de realizar el *agarre de precisión* (que emplean los seres humanos modernos para realizar maniobras delicadas como la manipulación de objetos pequeños, escribir y coser) y el *agarre de fuerza* (para acciones en que se requiere aplicar fuerza, como blandir un garrote o arrojar una lanza).

Un cerebro grande facilita la coordinación mano-ojo, así como las interacciones sociales complejas

En relación con el tamaño de su cuerpo, los primates tienen cerebros más grandes que los de la mayoría de los animales. Nadie sabe con certeza qué factores ambientales favorecieron la evolución de cerebros grandes. Sin embargo, parece razonable que controlar y coordinar los movimientos rápidos a través de los árboles, los movimientos diestros de las manos prensiles al manipular objetos y la visión binocular cromática serían más fáciles con un mayor poder del cerebro. La mayoría de los primates también tienen sistemas sociales complejos, los cuales requieren una inteligencia relativamente grande. Si la sociabilidad promovió el aumento en la supervivencia y la reproducción, los beneficios para los individuos de una interacción social exitosa pudo favorecer la evolución de cerebros más grandes.

Los fósiles del homínido más antiguo provienen de África

Sobre la base de comparaciones de ADN de chimpancés, gorilas y seres humanos modernos, los investigadores estiman que el linaje **homínido** (seres humanos y sus parientes fósiles) se desvió del linaje de los simios en algún momento entre hace 5 y 8 millones de años. No obstante, el registro fósil sugiere que esta separación ocurrió en el extremo inicial del periodo. Los paleontólogos que trabajaban en el país africano de Chad, descubrieron en 2002 fósiles de un homínido, el *Sahelanthropus tchadensis*, que vivió hace más de 6 millones de años (**FIGURA 17-14**). El *Sahelanthropus* es claramente un homínido, ya que comparte varias características anatómicas con los miembros posteriores del grupo. Pero, dado que este miembro, el más antiguo de nuestra familia conocido, también presenta otras características que son más propias de los simios, puede representar un punto en el árbol genealógico del *Homo sapiens* bastante próximo a la separación entre simios y homínidos.

Además del *Sahelanthropus*, otras dos especies de homínidos, *Ardipithecus ramidus* y *Orrorin tugenensis*, se conocen a partir de fósiles que aparecieron en rocas cuya antigüedad es de 4 a 6 millones de años. Sin embargo, el conocimiento acerca de estos homínidos es limitado, porque hasta ahora sólo se han encontrado pocos especímenes, y la mayoría de estos descubrimientos recientes por lo general incluyen solamente pequeñas porciones del esqueleto. Un registro más extenso de la evolución de los primeros homínidos no comienza sino hasta hace aproximadamente 4 millones de años. Esta fecha marca el inicio del registro fósil del género *Australopithecus* (**FIGURA 17-15**), un grupo de especies de homínidos africanos con cerebros más grandes que los de sus ancestros prehomínidos, pero todavía mucho más pequeños que los de los seres humanos modernos.

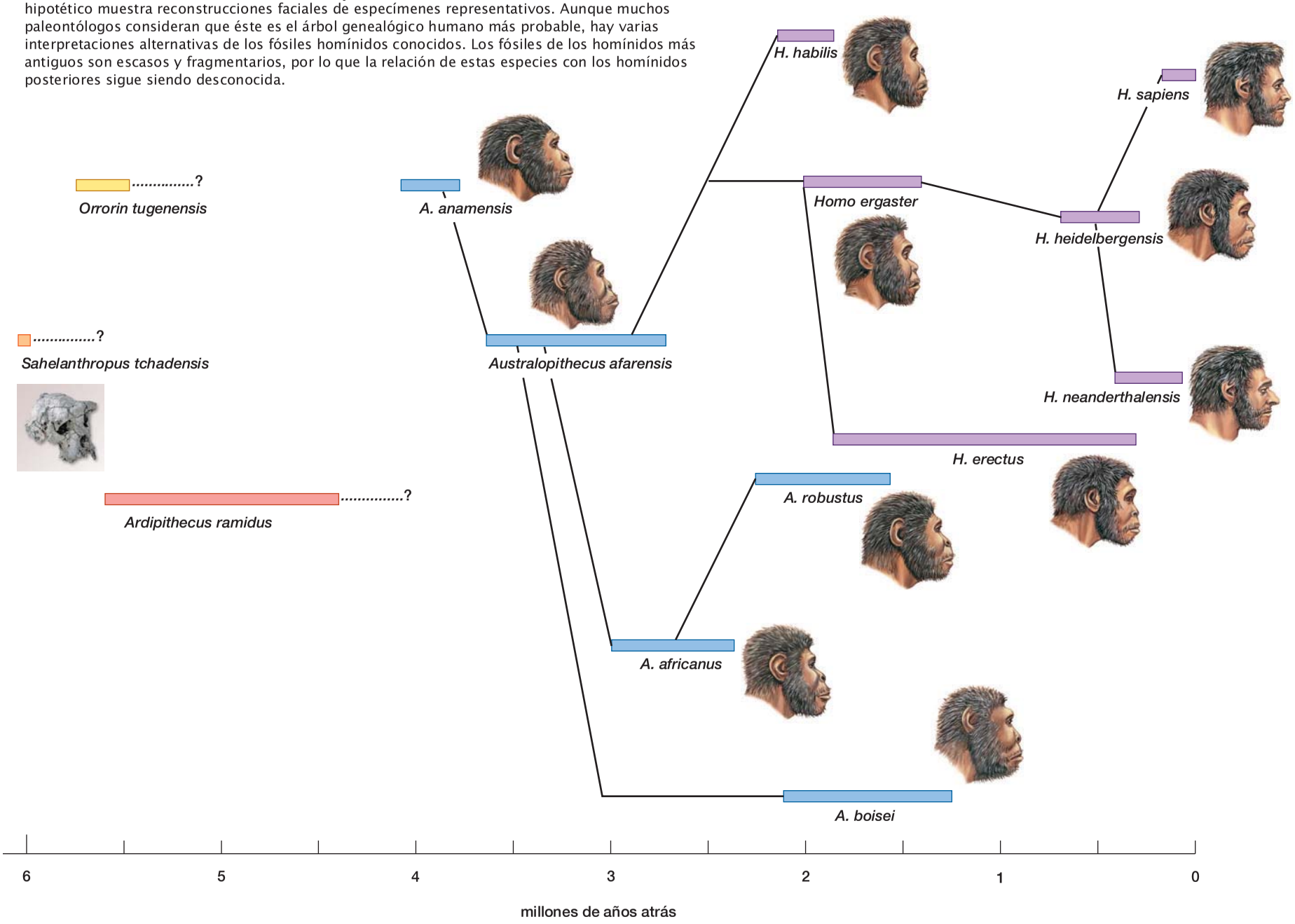
▲ **FIGURA 17-14 El homínido más primitivo** Este cráneo casi completo de *Sahelanthropus tchadensis*, que tiene una antigüedad de más de 6 millones de años, es el fósil homínido más antiguo que se haya encontrado.

Los homínidos más antiguos podían mantenerse en pie y caminar erguidos

Los australopitecinos más antiguos (como se denominan en forma colectiva las diversas especies de *Australopithecus*) tenían piernas más cortas, con respecto a su estatura, que las de los seres humanos modernos, pero su articulación de la rodilla les permitía estirar las piernas completamente, lo que les otorgaba locomoción bípeda eficiente (caminar erguidos usando ambas piernas). Las huellas de pies de casi 4 millones de años de antigüedad, descubiertas en Tanzania por la antropóloga Mary Leakey, demostraron que incluso los australopitecinos más antiguos podían caminar erguidos, lo que hacían al menos en algunas ocasiones. La postura erguida pudo haber evolucionado incluso más temprano. Los descubridores de *Sahelanthropus* y de *Orrorin* argumentan que los huesos de la pierna y el pie de estos homínidos primitivos tenían características que indican una locomoción bípeda, pero esta conclusión permanecerá como una especulación hasta que se encuentren esqueletos más completos de estas especies.

Aún no se han comprendido cabalmente las razones para la evolución de la locomoción bípeda entre los homínidos primitivos. Quizá los homínidos que podían permanecer erguidos obtuvieron una ventaja al recolectar o transportar el alimento en su hábitat boscoso. Cualquiera que sea la causa, la evolución temprana de la postura erguida fue extremadamente importante en la historia evolutiva de los homínidos porque les dio libertad para usar las manos al caminar. En consecuencia, los homínidos posteriores fueron capaces de llevar armas, manipular herramientas y, con el tiempo, lograr las revoluciones culturales producidas por el *Homo sapiens* moderno.

▼ **FIGURA 17-15 Posible árbol evolutivo para los seres humanos** Este árbol genealógico hipotético muestra reconstrucciones faciales de especímenes representativos. Aunque muchos paleontólogos consideran que éste es el árbol genealógico humano más probable, hay varias interpretaciones alternativas de los fósiles homínidos conocidos. Los fósiles de los homínidos más antiguos son escasos y fragmentarios, por lo que la relación de estas especies con los homínidos posteriores sigue siendo desconocida.



Varias especies de *Australopithecus* surgieron en África

La especie de australopitecinos más antigua, representada por dientes, fragmentos de cráneo y huesos del brazo fosilizados, se desenterró cerca de un antiguo lecho lacustre en Kenia, de sedimentos fechados entre 3.9 y 4.1 millones de años de antigüedad. Sus descubridores lo llamaron *Australopithecus anamensis* (*anam* significa "lago" en el idioma etíope local). El segundo australopitecino más antiguo, llamado *Australopithecus afarensis*, fue descubierto en la región de Afar de Etiopía. Se han desenterrado restos fósiles de esta especie de hasta 3.9 millones de años de antigüedad. El linaje de *A. afarensis* aparentemente dio origen a por lo menos dos formas distintas: a la especie de omnívoros pequeños *A. africanus* (que era parecido al *A. afarensis* en tamaño y en hábitos alimenticios), y a las especies herbívoras más grandes *A. robustus* y *A. boisei*. Todas las especies de australopecinos se extinguieron hace unos 1.2 millones de años. Sin embargo, antes de desaparecer, una de esas especies dio origen a una nueva rama del árbol genealógico de los homínidos: el género *Homo* (*véase* la figura 17-15).

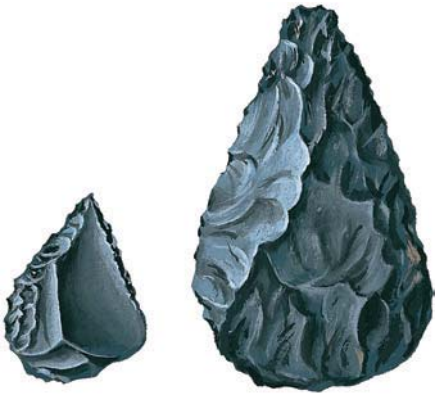
El género *Homo* se bifurcó de los australopitecinos hace 2.5 millones de años

Los homínidos que se asemejan lo suficiente a los seres humanos modernos como para asignarlos al género *Homo* aparecieron por primera vez en fósiles africanos que tienen una antigüedad aproximada de 2.5 millones de años. Entre los fósiles *Homo* más primitivos de África están el *H. habilis* (*véase* la figura 17-15), una especie cuyo cuerpo y cerebro eran más grandes que los de los australopitecinos, pero conservaba los simiescos brazos largos y las piernas cortas de los ancestros australopitecinos. En contraste, la anatomía esquelética de *H. ergaster*, una especie cuyos fósiles aparecieron primero hace 2 millones de años, tiene proporciones en sus extremidades que se parecen más a las de los seres humanos modernos. Muchos paleoantropólogos (científicos que estudian los orígenes de la humanidad) creen que esta especie es una rama evolutiva que condujo finalmente a la especie *H. sapiens*. Desde esta perspectiva, *H. ergaster* fue el ancestro común de dos ramas distintas de homínidos. La primera rama condujo a *H. erectus*, que fue la primera especie de homínidos en salir de África. La segunda rama proveniente de *H. ergaster*, que condujo finalmente a *H. heidelbergensis*, algunos de los cuales emigraron a Europa y dieron origen a los neandertales, *H. neanderthalensis*. Mientras tanto, de vuelta en África, se separó otra rama del linaje de *H. heilderbergensis*. Esta rama se convirtió en *H. sapiens*: los seres humanos modernos.

La evolución de *Homo* estuvo acompañada por adelantos en la tecnología de herramientas

La evolución de los homínidos está estrechamente ligada al desarrollo de herramientas, un sello característico del comportamiento de los homínidos. Las herramientas más antiguas descubiertas hasta la fecha se encontraron en rocas de África oriental con 2.5 millones de antigüedad, época que coincide con el surgimiento inicial del género *Homo*. El *Homo* primitivo, cuyos molares eran mucho más pequeños que los de los ancestros del género australopitecino, tal vez fue el primero en usar herramientas de piedra para romper y machacar alimentos duros que eran difíciles de masticar. Los homínidos construyeron sus primeras herramientas al golpear una roca contra otra para quitar fragmentos y obtener un borde filoso. Durante los siguientes varios cientos de miles de años, las técnicas para hacer herramientas en África fueron mejorando de forma paulatina. Hace más o menos 1.7 millones de años, las herramientas se volvieron más complejas. Se logró la simetría en ambos lados de una roca para formar herramientas de doble filo, entre las que se incluían desde hachas de mano para cortar y desmenuzar, hasta puntas, probablemente utilizadas en lanzas (**FIGURAS 17-16a, b**). El *Homo ergaster* y otros que portaban estas armas con toda seguridad comían carne, quizá obtenida mediante la caza o la búsqueda de restos de presas muertas por otros depredadores. Las herramientas de doble filo fueron llevadas a Europa hace al menos 600 mil años por poblaciones

(a) *Homo habilis*



(b) *Homo ergaster*

(c) *Homo neanderthalensis*

▲ FIGURA 17-16 Herramientas representativas de homínidos
(a) *Homo habilis* produjo sólo herramientas muy rudimentarias para cortar, llamadas *hachas de mano*, por lo general sin tallar en un extremo para poder asirla con la mano. **(b)** *Homo ergaster* fabricó herramientas más finas. Por lo común, las piedras eran filosas en todo su alrededor; algunas se ataban a un mango para no tener que sostenerlas con la mano. **(c)** Las herramientas de los neandertales eran verdaderas obras de arte, con bordes extremadamente filosos producidos al tallarlas para desprender pequeñas hojuelas de piedra. Si comparas estas armas, observarás cómo el número de escamas removidas aumenta de forma progresiva con la correspondiente disminución de su tamaño. Al disminuir el tamaño y al mismo tiempo aumentar el número de hojuelas se logran armas más filosas. Esto sugiere una idea del cuidado con que se hacían dichas herramientas, con mucha paciencia, y un control más fino de los movimientos de la mano, o quizá con todo ello en conjunto.

migrantes de *H. heildelbergensis*, y los descendientes neandertales de estos inmigrantes llevaron la construcción de herramientas de piedra a nuevos niveles de destreza y delicadeza (**FIGURA 17-16c**).

Los neandertales tenían cerebros grandes y excelentes herramientas

El hombre de Neandertal apareció por primera vez en el registro fósil europeo hace alrededor de 150 mil años. Hace aproximadamente 70 mil años ya se había diseminado por toda Europa y Asia occidental; sin embargo, hace 30 mil años, la especie se extinguió.

Contrario a la imagen popular de un "cavernícola" tosco y cargado de hombros, los neandertales eran muy parecidos a los seres humanos modernos en muchos sentidos. Aunque más musculoso, los neandertales caminaban completamente erguidos, tenían la destreza suficiente para fabricar herramientas de piedra finamente elaboradas, y poseían cerebros que, en promedio, eran ligeramente más grandes que los de los seres humanos modernos. Muchos fósiles de neandertales europeos muestran grandes arcos superciliares, así como un cráneo ancho y plano, pero otros, en especial los provenientes de regiones ubicadas en los alrededores de las costas orientales del mar Mediterráneo, en cierto grado eran físicamente parecidos al *H. sapiens*.

A pesar de las similitudes físicas y tecnológicas entre neandertales y *H. sapiens*, no hay evidencias arqueológicas contundentes de que los neandertales hayan desarrollado una cultura adelantada que incluyera realizaciones humanas características como el arte, la música y los rituales. Algunos antropólogos argumentan que, como su anatomía esquelética muestra que fueron físicamente capaces de emitir los sonidos requeridos para el habla, los neandertales probablemente lograron tener cierto lenguaje. Sin embargo, esta interpretación de la anatomía del hombre de Neandertal no se acepta de forma unánime. En general, la evidencia disponible de la forma de vida del hombre de Neandertal es limitada y está abierta a diferentes interpretaciones, por lo que los antropólogos debaten, algunas veces de manera acalorada, acerca de cuán avanzada llegó a ser la cultura de los neandertales.

Aunque algunos antropólogos sostienen que los neandertales eran simplemente una variedad de *H. sapiens*, la mayoría de ellos está de acuerdo en que era una especie separada. Una evidencia importante que apoya esta hipótesis proviene de investigadores que aislaron el ADN de varios esqueletos neandertales que tienen entre 20 mil y 38 mil años de antigüedad. Estas extracciones de ADN antiguo permitieron a los investigadores comparar las secuencias de nucleótidos de los genes del Neandertal, con las secuencias de los mismos genes tanto en los fósiles como en los seres humanos modernos. Las comparaciones demostraron que las secuencias neandertales son muy diferentes tanto de los seres humanos modernos como de seres humanos fósiles, pero que los seres humanos fósiles y modernos comparten secuencias similares. Tales hallazgos indican que la rama evolutiva que conduce a los neandertales se separó del linaje humano ancestral hace aproximadamente 500 mil años, cientos de miles de años antes de la aparición del *H. sapiens* moderno. Esta divergencia temprana apoya la conclusión de que los neandertales eran una especie distinta: *H. neanderthalensis*.

Los seres humanos modernos surgieron hace menos de 200 mil años

El registro fósil muestra que los seres humanos anatómicamente modernos aparecieron en África hace cuando menos 160 mil años y posiblemente hasta hace 195 mil años. La ubicación de estos fósiles sugiere que el *Homo sapiens* se originó en África, pero la mayor parte del conocimiento acerca de la historia primitiva de la especie proviene de fósiles de *H. sapiens* encontrados en Europa y Oriente Medio, que se conocen de forma colectiva como cromañones (por la localidad francesa donde originalmente se descubrieron sus restos). Los cromañones aparecieron hace aproximadamente 90 mil años. Tenían la cabeza en forma de domo, cejas lisas y mentón prominente (como los seres humanos modernos). Sus herramientas eran instrumentos de precisión similares a las herramientas de piedra utilizadas hasta hace poco en muchas partes del mundo.

En cuanto al comportamiento, parece que el Cromañón era parecido al Neandertal, aunque más refinado. Los artefactos de 30 mil años de antigüedad encontrados en sitios arqueológicos del hombre de Cromañón incluyen elegantes flautas de hueso, estupendas esculturas talladas en marfil y evidencia de complejas ceremonias mortuorias (**FIGURA 17-17**). Quizá el logro más extraordinario de los cromañones sea las magníficas pinturas rupestres elaboradas en cuevas de Altamira en España y en Lascaux y Chauvet en Francia (**FIGURA 17-18**). Las pinturas rupestres más antiguas encontradas hasta la fecha tienen más de 30 mil años de antigüedad, e incluso las más primitivas usan una técnica artística refinada. Nadie sabe con exactitud con qué finalidad se hicieron tales pinturas, pero son testimonio de mentes tan capaces como las de hoy.

Cromañones y neandertales vivieron lado a lado

Los cromañones coexistieron con los neandertales en Europa y Oriente Medio durante quizá hasta 50 mil años antes de la desaparición de los neandertales. Algunos investigadores creen que los cromañones se cruzaron extensamente con los neandertales, de

▲ **FIGURA 17-17 Entierro paleolítico** Esta tumba de hace 24,000 años muestra evidencia de que los cromañones enterraban a sus difuntos con rituales. El cuerpo se cubrió con un tinte conocido como rojo ocre, luego se enterró con un tocado hecho de conchas de caracoles y una herramienta de pedernal en la mano.

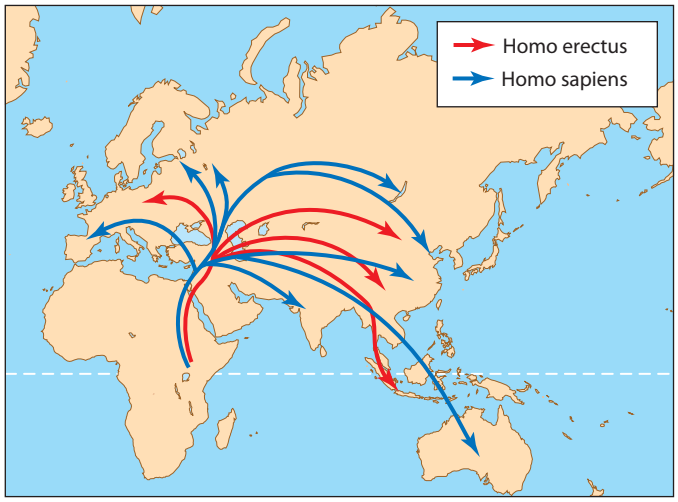
▲ **FIGURA 17-18 El arte de los cromañones** Pinturas rupestres de los cromañones, extraordinariamente conservadas debido a las condiciones subterráneas constantes en una cueva de Lascaux, Francia.

modo que éstos básicamente fueron absorbidos por la principal corriente genética humana. Otros científicos no están de acuerdo, y citan evidencias como la del ADN fósil, descrito anteriormente, y sugieren que los cromañones que llegaron después simplemente invadieron y desplazaron de sus territorios a los neandertales menos adaptados.

Ninguna de estas hipótesis explica satisfactoriamente cómo dos tipos de homínidos pudieron habitar las mismas regiones geográficas durante tanto tiempo. La persistencia en una misma región de dos grupos similares, aunque distintos, durante decenas de miles de años parece inconsistente tanto con el cruzamiento como con la competencia directa. Tal vez la competencia entre *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* fue indirecta, de manera que las dos especies fueron capaces de coexistir durante algún tiempo en el mismo hábitat, hasta que la capacidad superior del *H. sapiens* para aprovechar los recursos disponibles lentamente llevó a los neandertales hasta su extinción.

Varias oleadas de homínidos emigraron de África

El árbol genealógico humano tiene sus raíces en África, pero los homínidos lograron salir de este continente en diversas ocasiones. Por ejemplo, *H. erectus* llegó al Asia tropical hace casi 2 millones de años y aparentemente proliferó ahí, y con el tiempo se esparció a lo largo de Asia (**FIGURA 17-19a**). De igual forma, *H. heidelbergensis* llegó a Europa hace al menos unos 780 mil años. Cada vez es más evidente que el género *Homo* realizó repetidas emigraciones hacia lugares muy distantes, que iniciaron tan pronto como evolucionaron la anatomía de extremidades suficientemente capaces. Lo que no es tan claro es cómo este desplazamiento se relaciona con el origen del *H. sapiens* moderno. De acuerdo con la hipótesis del "reemplazo africano" (la base del escenario esbozado líneas arriba), el *H. sapiens* surgió en África y se dispersó hace menos de 150 mil años, diseminándose hacia el cercano Oriente, Europa y Asia, y reemplazando a todos los otros homínidos (*véase* la figura 17-19a). No obstante, algunos paleoantropólogos consideran que poblaciones de *H. sapiens* evolucionaron simultáneamente en muchas regiones, a partir de las poblaciones ya diseminadas de *H. erectus*. Según esta hipótesis del "origen multirregional", las continuas migraciones y cruzas entre poblaciones de *H. erectus* en diferentes regiones del mundo las conservaron como una especie única, a medida que gradualmente evolucionaron hasta *H. sapiens* (**FIGURA 17-19b**). Aunque un número cada vez mayor de estudios de ADN del ser humano moderno apoya el modelo del reemplazo africano del origen de la especie, ambas



(a) Hipótesis del reemplazo africano

(b) Hipótesis del origen multirregional

▲ **FIGURA 17-19 Competencia entre las hipótesis acerca de la evolución de *Homo sapiens*** **(a)** La hipótesis del "reemplazo africano" sugiere que *H. sapiens* evolucionó en África, luego migró hacia el cercano Oriente, Europa y Asia, y desplazó a las otras especies de homínidos que estaban presentes en dichas regiones. **(b)** La hipótesis del "origen multirregional" sugiere que las poblaciones de *H. sapiens* evolucionaron simultáneamente en muchas regiones, a partir de las ya muy difundidas poblaciones de *H. erectus*.

PREGUNTA Los paleontólogos descubrieron recientemente fósiles de homínidos con características de los seres humanos modernos, en sedimentos de 160 mil años de antigüedad en África. ¿Qué hipótesis apoya esta nueva evidencia?

Estudio de caso continuación

Gente pequeña, historia grande

¿Cuál es la ascendencia de *H. floresiensis*, el "Hobbit" de la isla Flores, en Indonesia? Algunas pistas apuntan hacia un escenario intrigante. Primero, la única evidencia del hogar del homínido primitivo en la isla Flores consiste en las herramientas de piedra descubiertas en un sitio de 840,000 años de antigüedad. La edad y lo rudimentario de las herramientas sugiere que probablemente fueron dejadas por el *H. erectus*, el único homínido que se sabe estuvo presente en Asia en aquella época. De este modo, el *H. floresiensis* pudo descender de una población del *H. erectus* que quedó aislada en la isla Flores. Esta conclusión es apoyada por algunas semejanzas anatómicas entre el *H. floresiensis* y el *H. erectus*. Curiosamente, el *H. floresiensis* es más parecido a especímenes de *H. erectus* provenientes de un sitio distante en Asia central, con una antigüedad de 1.8 millones de años, que a especímenes de *H. erectus* más jóvenes descubiertos en sitios relativamente cercanos en otras islas indonesias. Quizá el *H. floresiensis* descendió de una oleada muy temprana de *H. erectus* migrantes.

hipótesis son consistentes con el registro fósil. Por consiguiente, la pregunta permanece sin respuesta definitiva.

El origen evolutivo de los cerebros grandes quizá esté relacionado con el consumo de carne

Las principales características físicas que diferencian a los seres humanos de sus parientes más cercanos, los simios, son la postura erguida y cerebros grandes altamente desarrollados. Como se describió antes, la postura erguida surgió muy temprano en la evolución de los homínidos, y éstos caminaron erguidos durante varios millones de años antes del surgimiento de la especie *Homo* con cerebro grande. ¿Qué circunstancias originaron la evolución en el aumento del tamaño del cerebro? Se han propuesto muchas explicaciones, pero se tiene disponible muy poca evidencia directa: las hipótesis acerca de los orígenes evolutivos de los cerebros grandes son inevitablemente teóricas.

Una explicación propuesta acerca del origen de los cerebros grandes sugiere que éstos evolucionaron como respuesta a las cada vez más complejas interacciones sociales. En particular, la evidencia fósil sugiere que, hace aproximadamente 2 millones de años, la vida social homínida comenzó a incluir un nuevo tipo de actividad: la caza comunitaria de animales grandes. El acceso resultante a cantidades significativas de carne debió fomentar la necesidad de idear métodos para la distribución de este valioso y limitado recurso entre los miembros del grupo. Algunos antropólogos suponen que los individuos más capaces para manejar esta interacción social tuvieron más éxito para obtener una mayor porción de carne, y usarla para su propio beneficio. Quizá esta interacción social se realizó mejor por los individuos con cerebros más grandes y poderosos y, por tanto, la selección natural favoreció a tales individuos. Las observaciones de sociedades de chimpancés demuestran que la distribución de la carne de animales cazados por un grupo a menudo involucra complejas interacciones sociales, en las cuales la carne se usa para formar alianzas, devolver favores, tener acceso a parejas sexuales, pacificar a los rivales, etc. Quizá la habilidad mental requerida para planear, evaluar y recordar tales interacciones fue la fuerza impulsora detrás de la evolución de los cerebros grandes e inteligentes.

El origen evolutivo de la conducta humana es altamente especulativo

Incluso después de la evolución de cerebros comparativamente grandes en especies como *H. erectus*, pasaron más de un millón de años antes del origen de los seres humanos modernos y de sus cerebros extremadamente grandes. Y aun después de la primera aparición del *H. sapiens* moderno transcurrieron más de 100 mil años antes de que surgiera cualquier evidencia arqueológica de las características distintivamente humanas, que fueron posibles gracias a un cerebro grande: el lenguaje, el pensamiento abstracto y la cultura avanzada. El origen evolutivo de tales rasgos humanos es otra pregunta que permanece sin respuesta, en parte porque nunca se ha encontrado evidencia directa de la transición hacia una cultura avanzada. Los primeros seres humanos capaces de lenguaje y pensamiento simbólico no necesariamente crearon artefactos que indicaran dichas habilidades. Es posible descubrir algunas pistas al estudiar a los parientes simios, quienes manifiestan versiones menos complejas de muchas conductas y procesos mentales de los seres humanos. Su comportamiento podría parecerse al de los homínidos ancestrales. No obstante, el origen tardío y aparentemente rápido de la cultura humana compleja sigue siendo un enigma.

La evolución cultural de los seres humanos es ahora mucho más rápida que la evolución biológica

En los últimos milenios, la evolución humana ha estado dominada por la *evolución cultural*, la evolución de la información y los comportamientos que se transmiten de generación en generación mediante el aprendizaje. El reciente éxito evolutivo, por ejemplo, fue generado no tanto por nuevas adaptaciones físicas, sino por una serie de revoluciones culturales y tecnológicas. La primera de tales revoluciones fue el desarrollo de herramientas, que comenzó con los primeros homínidos. Las herramientas incrementaron la eficiencia para conseguir alimentos y refugios, con lo que aumentó el número de individuos que podían sobrevivir dentro de un ecosistema dado. Hace aproximadamente 10 mil años, la cultura humana tuvo una segunda revolución cuando la gente descubrió cómo cultivar plantas y cómo domesticar animales. Esta revolución agrícola incrementó de manera significativa la cantidad de alimento que podía extraerse del entorno, y la población humana aumentó vertiginosamente desde casi 5 millones en los albores de la agricultura, hasta cerca de 750 millones en 1750. La Revolución industrial que sucedió después dio origen a la economía moderna y a las mejoras relacionadas en materia de salud pública. Una mayor esperanza de vida y una menor tasa de mortalidad infantil condujeron a un verdadero crecimiento explosivo de la población, ya que en la actualidad la población humana es de 6,800 millones de personas y sigue creciendo.

La evolución cultural humana y los incrementos inherentes en las poblaciones han tenido profundos efectos sobre la continua evolución biológica de otras formas de vida. Las manos hábiles y mentes ágiles de los seres humanos han transformado muchos de los hábitats terrestres y acuáticos del planeta. Los seres humanos se han convertido en el agente más poderoso de selección natural. En palabras del finado biólogo evolutivo, Stephen Jay Gould: "hemos llegado a ser, en virtud de un glorioso accidente evolutivo llamado inteligencia, los administradores de la continuidad de la vida sobre la Tierra. No pedimos que se nos asignara ese papel, pero no podemos rechazarlo. Quizá no seamos los más adecuados para desempeñarlo, pero aquí estamos".

Estudio de caso otro vistazo

Gente pequeña, historia grande

Para mucha gente, el descubrimiento del *Homo floresiensis* ("Hobbit") fue emocionante en parte porque ello sugirió la idea de que la especie podría tener parientes más cercanos de los que anteriormente se creía, y que cuando menos algunos de ellos vivieron tentadoramente cerca del presente. Además, la idea de una sociedad de seres humanos de baja estatura parece tener un atractivo inherente. Sin embargo, el descubrimiento hace que surjan muchas preguntas fascinantes sobre la evolución.

Por ejemplo, ¿cómo se puede explicar el arribo a la isla Flores de la población de *H. erectus* que dejó vestigios de herramientas y que pueden ser ancestros de *H. floresiensis*? A diferencia de algunas islas, la isla Flores nunca estuvo conectada con el continente. En general, los arqueólogos están de acuerdo en que los homínidos no construyeron botes sino hasta hace 60 mil años. De este modo, ¿cómo el *H. erectus* llegó a la isla Flores casi 800 mil años antes de la invención de los botes? Posiblemente quedaron a la deriva sobre masas de vegetación flotante.

Otra pregunta interesante acerca del *H floresiensis* es la causa de su baja estatura. Las especies de animales grandes que se encuentran aisladas en islas algunas veces evolucionan a cuerpos más pequeños. Por ejemplo, los ahora extintos elefantes que habitaron la isla Flores medían sólo aproximadamente 1.20 metros de altura. Los biólogos sugieren que la ausencia de depredadores grandes en la mayoría de las islas elimina muchos de los beneficios de tener un gran tamaño, lo que confiere una ventaja sobre los individuos más pequeños, que requieren menos alimentos. ¿Este tipo de dinámica impulsó la evolución de la baja estatura en el *H. floresiensis*? ¿Los cuerpos de los homínidos, que tienen armas para defenderse contra los depredadores y herramientas para ayudarse a obtener alimentos, están sujetos a las mismas presiones evolutivas que dan forma a los cuerpos de otros animales?

Considera esto

El *Homo floresiensis* se encontró en una isla. Si estuvieras buscando evidencia de otras especies de homínidos recientes sin descubrir, ¿concentrarías tu búsqueda en las islas? ¿Por qué sí o por qué no? ¿En qué regiones del mundo buscarías?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

17.1 ¿Cómo empezó la vida?

Antes de que surgiera la vida, los relámpagos, la luz ultravioleta y el calor formaron moléculas orgánicas a partir del agua y de los componentes de la atmósfera terrestre primigenia: metano, amoniaco, hidrógeno y vapor de agua. Las moléculas orgánicas formadas probablemente incluían ácidos nucleicos, aminoácidos, proteínas cortas y lípidos. Por casualidad, algunas moléculas de ARN quizá tuvieron propiedades enzimáticas, y catalizaron la formación de copias de ellas mismas a partir de nucleótidos procedentes de las aguas de la Tierra. Estas moléculas pudieron ser las precursoras de la vida. Las vesículas de proteínas y lípidos que encerraban estos ribozimas quizá formaron las primeras protocélulas.

17.2 ¿Cómo eran los primeros organismos?

Los fósiles más antiguos, de cerca de 3,500 millones de años, provienen de células procariontes que se alimentaban al absorber moléculas orgánicas sintetizadas en el ambiente. Como no había oxígeno gaseoso libre en la atmósfera, su metabolismo energético debió ser anaerobio. A medida que se multiplicaron las células, agotaron las moléculas orgánicas que se habían formado por la síntesis prebiótica. Algunas células desarrollaron la capacidad de sintetizar sus propias moléculas alimentarias, utilizando moléculas inorgánicas simples y la energía de la luz solar. Estas células fotosintéticas primitivas probablemente fueron los ancestros de las actuales cianobacterias.

La fotosíntesis libera oxígeno como subproducto y, hace unos 2,200 millones de años, se acumularon en la atmósfera cantidades importantes de oxígeno gaseoso libre. El metabolismo aeróbico, que genera más energía celular que el metabolismo anaerobio, probablemente surgió por aquel entonces.

Las células eucariontes evolucionaron hace alrededor de 1,700 millones de años. Las primeras células eucariontes probablemente surgieron como asociaciones simbióticas entre las células procariontes depredadoras y otras bacterias. Las mitocondrias tal vez evolucionaron a partir de bacterias aerobias fagocitadas por células depredadoras. De manera similar, los cloroplastos tal vez se desarrollaron a partir de cianobacterias fotosintéticas.

17.3 ¿Cómo eran los primeros organismos multicelulares?

Los organismos multicelulares evolucionaron a partir de células eucariontes, y aparecieron primero en los mares hace aproximadamente 1,200 millones de años. La multicelularidad ofrece varias ventajas, como un tamaño más grande. En las plantas, el mayor tamaño ofrecía cierta protección contra la depredación. La especialización de las células permitió a las plantas afianzarse en las aguas costeras ricas en nutrimentos y bien iluminadas. En los animales, la multicelularidad les permitía una depredación más eficiente y huir con mayor facilidad de los depredadores. Éstos, a su vez, crearon presiones ambientales para una locomoción más rápida, mejores sentidos y mayor inteligencia.

17.4 ¿Cómo llegó la vida a tierra firme?

Los primeros organismos terrestres probablemente fueron las algas. Las primeras plantas terrestres multicelulares aparecieron hace alrededor de 475 millones de años. La vida en tierra firme requería adaptaciones especiales para el soporte del cuerpo, la reproducción y la adquisición, distribución y retención del agua, pero este nuevo territorio también ofrecía abundante luz solar y protección contra los herbívoros acuáticos. Poco después de que las plantas evolucionaron, los artrópodos invadieron tierra firme. La ausencia de depredadores y la abundancia de plantas terrestres para su alimentación probablemente facilitaron la invasión de este nuevo territorio por los animales.

Los primeros vertebrados terrestres evolucionaron de los peces con aleta lobular, que tenían aletas similares a patas y un pulmón primitivo. Un grupo de estos peces evolucionó en anfibios hace cerca de 350 millones de años. Los reptiles evolucionaron a partir de los anfibios, con varias adaptaciones adicionales para la vida terrestre: fertilización interna, huevos impermeables que se depositaban en tierra firme, piel impermeable y mejores pulmones. Un grupo de reptiles, las aves, desarrollaron plumas que proporcionaron aislamiento y facilitaron el vuelo. Los mamíferos, cuyos cuerpos están aislados por pelo, descendieron de un grupo reptil.

17.5 ¿Cuál ha sido el papel de la extinción en la historia de la vida?

La historia de la vida se ha caracterizado por la constante rotación de especies ya que, a medida que algunas se extinguen, son reemplazadas por otras nuevas especies. Las extinciones en masa, en las que desaparece un gran número de especies en un tiempo relativamente corto, ocurren periódicamente. Las extinciones en masa probablemente fueron causadas por alguna combinación de cambios climáticos y eventos catastróficos, como erupciones volcánicas e impactos de meteoritos.

17.6 ¿Cómo evolucionaron los seres humanos?

Un grupo de mamíferos evolucionó en primates que vivían en los árboles. Algunos primates descendieron de los árboles y fueron los ancestros de simios y seres humanos. Los fósiles de homínidos más antiguos conocidos tienen entre 6 y 7 millones de años de antigüedad y se encontraron en África. Los australopitecinos surgieron en África hace aproximadamente 4 millones de años. Estos homínidos caminaban erguidos, tenían cerebros más grandes que sus ancestros y fabricaban herramientas primitivas bien labradas. Un grupo de australopitecinos dio origen a un linaje de homínidos en el género *Homo*, que surgió en África, pero poblaciones de varias especies de *Homo* migraron desde África y se extendieron hacia otras áreas geográficas. En la última de estas migraciones, el *Homo sapiens*, caracterizado por un cerebro grande y tecnología de herramientas avanzada, se dispersó desde África hacia Asia y Europa.

Términos clave

anfibio *329*
artrópodo *329*
conífera *328*
eucarionte *325*
exoesqueleto *328*
extinción en masa *331*
generación espontánea *318*
hipótesis
endosimbiótica *325*
homínido *334*
mamífero *331*
pez de aleta lobular *329*
primate *333*
procarionte *322*
protocélula *321*
reptil *330*
ribozima *321*
tectónica de placas *332*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Puesto que en la atmósfera primitiva no había oxígeno gaseoso, las primeras células tenían que derivar energía por metabolismo _____ de moléculas orgánicas. El oxígeno gaseoso se introdujo en la atmósfera cuando algunos microbios desarrollaron la habilidad de _____ y liberaron oxígeno en forma de gas como subproducto. El oxígeno era _____ para muchas de las primeras células, pero algunas evolucionaron la habilidad para usar oxígeno en la respiración _____, que proporcionó más _____.
2. La molécula _____ se convirtió en candidata para la primera molécula autorreplicante portadora de información cuando Tom Cech y Sidney Altman descubrieron que algunas de dichas moléculas pueden actuar como _____, a lo que llamaron _____.
3. Las células complejas que contienen un núcleo y otros organelos se llaman células _____. Una explicación atractiva para el origen de dichas células complejas es la hipótesis _____. Una observación que apoya esta hipótesis es que las mitocondrias tienen su propio _____.
4. Los espermatozoides de las primeras plantas terrestres tenían que alcanzar al óvulo por _____, lo que las limitó a ambientes _____. Una importante adaptación a tierra firme fue la evolución de _____, que encapsuló los espermatozoides en un recubrimiento resistente a la sequía.
5. Las primeras plantas que protegieron sus semillas dentro de conos se llaman _____. Éstas se apoyaron en _____ para transportar su polen. Este tipo de planta todavía domina en regiones _____. Más tarde, algunas plantas evolucionaron _____, que atraía animales, en particular _____ que transportaban su polen. La polinización animal es mucho más _____ que la polinización por el viento.
6. Los primeros animales en vivir sobre tierra fueron _____ porque sus esqueletos externos, también llamados _____, soportaban el peso de los animales, mientras protegían sus cuerpos de _____.
7. Los anfibios dieron origen a _____, que tenían tres importantes adaptaciones para la vida en tierra seca: _____ impermeable con cascarón; _____ impermeable con escamas, y _____ más eficiente.

Preguntas de repaso

1. ¿Cuál es la evidencia de que la vida pudo originarse a partir de la materia inanimada en la Tierra primigenia? ¿Qué clase de evidencia te gustaría ver antes de aceptar esta hipótesis?
2. Explica la hipótesis endosimbiótica acerca del origen de los cloroplastos y las mitocondrias.
3. Menciona dos ventajas de la multicelularidad de las plantas y dos ventajas para los animales.
4. ¿Qué ventajas y desventajas tendría la existencia terrestre para las primeras plantas que invadieron tierra firme? ¿Y para los primeros animales terrestres?
5. Describe las adaptaciones principales que surgieron durante la evolución de los vertebrados, a partir de los peces hasta anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Explica cómo estas adaptaciones incrementaron la aptitud de los diversos grupos para la vida en tierra firme.
6. Describe la evolución de los seres humanos a partir de los primeros primates. Incluye en tu explicación características como visión binocular, manos prensiles, locomoción bípeda, elaboración de herramientas y expansión cerebral.

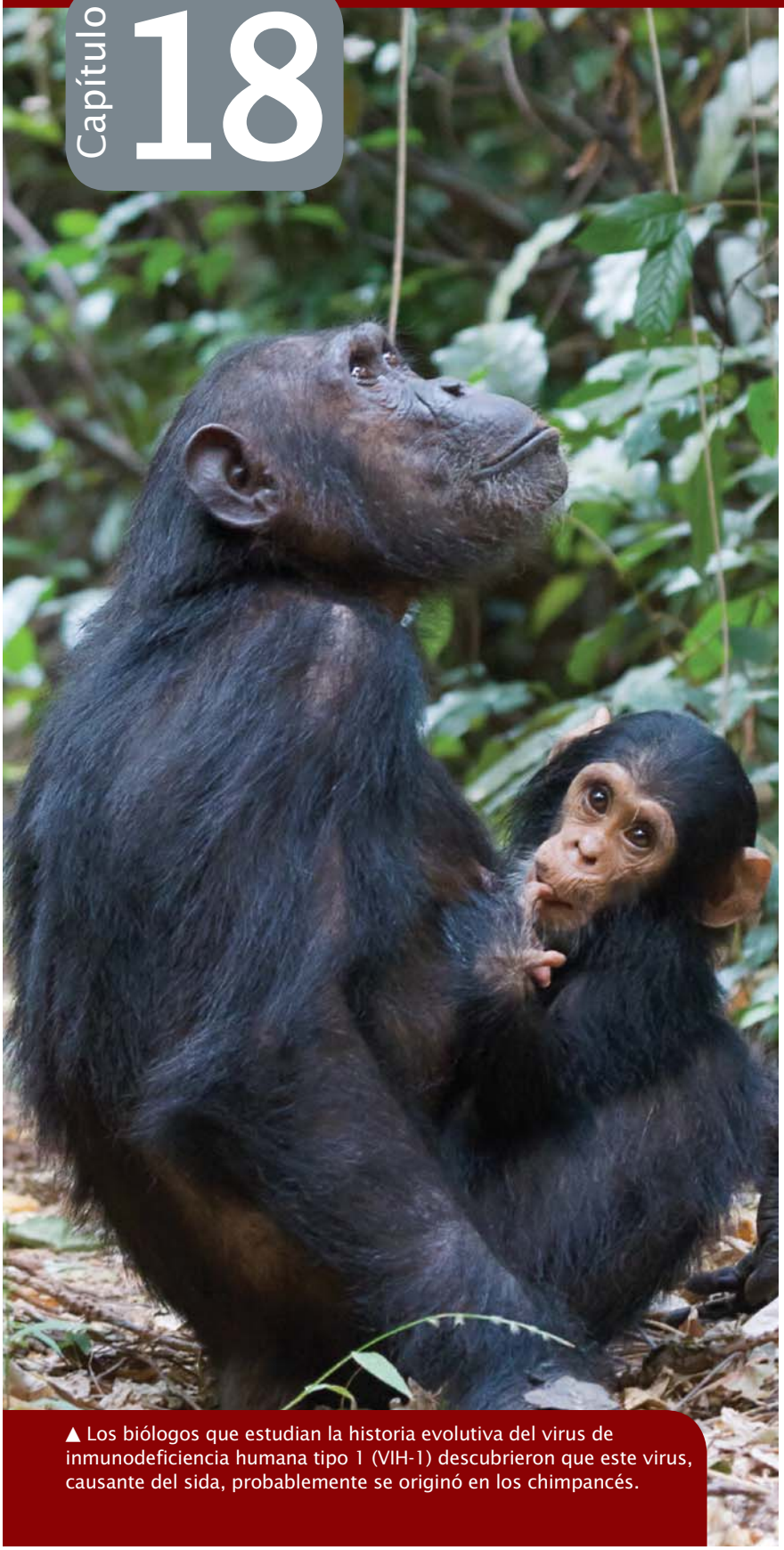
Aplicación de conceptos

1. ¿Qué es evolución cultural? ¿La evolución cultural es más rápida o más lenta que la evolución biológica? ¿Por qué?
2. ¿Piensas que al estudiar a los antepasados se puede arrojar alguna luz sobre la conducta de los seres humanos modernos? ¿Por qué sí o por qué no?
3. Un biólogo probablemente contestaría la añeja pregunta de "¿qué es la vida?", diciendo: "es la capacidad para autorreplicarse". ¿Estás de acuerdo con esa definición? Si es así, ¿por qué? Si no estás de acuerdo, ¿cómo definirías la vida en términos biológicos?
4. Las extinciones han ocurrido a lo largo de toda la historia de la vida sobre la Tierra. ¿Por qué deberías preocuparte si los seres humanos están causando actualmente un evento de extinción en masa?
5. Las hipótesis del "reemplazo africano" y del "origen multirregional" de la evolución del *Homo sapiens* hacen predicciones contrastantes acerca del alcance y la naturaleza de la divergencia genética entre las razas humanas. Una predice que las razas son antiguas y altamente diversificadas genéticamente; la otra predice que las razas son jóvenes y poco diversificadas genéticamente. ¿Qué datos te ayudarían a determinar cuál hipótesis está más próxima a la verdad?
6. En términos biológicos, ¿cuál crees que fue el evento más significativo en la historia de la vida? Explica tu respuesta.

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras actividades (disponibles en inglés).

Sistemática: búsqueda de orden en medio de la diversidad

Capítulo 18



▲ Los biólogos que estudian la historia evolutiva del virus de inmunodeficiencia humana tipo 1 (VIH-1) descubrieron que este virus, causante del sida, probablemente se originó en los chimpancés.

Estudio de caso

El origen de un asesino

UNA DE LAS ENFERMEDADES MÁS ATERRADORAS DEL MUNDO es también una de las más misteriosas. El síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida) surgió aparentemente de la nada, y cuando se le reconoció por primera vez, a principios de la década de 1980, nadie sabía cuál era su causa ni de dónde provenía. Los científicos compitieron para resolver el misterio y, al cabo de unos años, identificaron al agente infeccioso causante del sida: el virus de inmunodeficiencia humana (VIH). Una vez identificado el VIH, la atención de los investigadores se volcó hacia la cuestión de su origen.

Para hallar la fuente del VIH fue necesario aplicar un enfoque evolutivo. La pregunta: "¿de dónde vino el VIH?", en realidad equivale a preguntar: "¿qué clase de virus fue su antecesor?" Los biólogos que examinan los asuntos relacionados con la ascendencia reciben el nombre de *sistemáticos*. Los sistemáticos buscan establecer categorías de organismos de acuerdo con su historia evolutiva, así como armar clasificaciones que reflejen con precisión la estructura del árbol de la vida. Cuando un sistemático llega a la conclusión de que dos especies están estrechamente emparentadas, significa que ambas comparten un ancestro común reciente a partir del cual evolucionaron.

Los sistemáticos que estudiaron la ascendencia del VIH descubrieron que sus parientes más cercanos no se encuentran entre los demás virus que infectan a los seres humanos, sino entre los que infectan a monos y simios. De hecho, las investigaciones más recientes acerca de la historia evolutiva del VIH concluyeron que el pariente más cercano del VIH-1 (el tipo de VIH que es el causante principal de la epidemia mundial de sida) es una cepa viral que infecta a una subespecie particular de chimpancé que habita en espacios limitados de África occidental. Así pues, el antepasado del virus que ahora se conoce como VIH-1 no evolucionó a partir de un virus humano ya existente, sino que de alguna manera saltó de los chimpancés de África occidental a los seres humanos.

De un vistazo

Estudio de caso El origen de un asesino

18.1 ¿Cómo se nombran y clasifican los organismos?

Cada especie tiene un nombre único constituido por dos elementos

La clasificación se originó como una jerarquía de categorías

La clasificación moderna enfatiza patrones de descendencia evolutiva

Los sistemáticos identifican las características que revelan las relaciones evolutivas

La anatomía desempeña un papel clave en la sistemática

Las semejanzas moleculares también son útiles para reconstruir la filogenia

Investigación científica La genética molecular revela relaciones evolutivas

Estudio de caso continuación El origen de un asesino

18.2 ¿Cuáles son los dominios de la vida?

Un sistema de tres dominios refleja con mayor precisión la historia de la vida

Enlaces con la vida diaria Un mundo pequeño

De cerca Árboles filogenéticos

18.3 ¿Por qué cambian las clasificaciones?

La designación de las especies cambia cuando se descubre nueva información

La definición de especie biológica puede ser difícil o imposible de aplicar

18.4 ¿Cuántas especies existen?

Estudio de caso otro vistazo El origen de un asesino

18.1 ¿CÓMO SE NOMBRAN Y CLASIFICAN LOS ORGANISMOS?

Para estudiar y discutir los organismos, los biólogos deben nombrarlos. La rama de la biología que se encarga de nombrar y clasificar los organismos se conoce como **taxonomía**. La base de la taxonomía moderna la estableció el naturalista sueco Carl von Linné o Carlos Linneo (1707-1778), quien se autonombró Carolus Linnaeus, una versión latinizada de su nombre. Uno de los logros más importantes de Linneo fue la introducción del nombre científico tal como se conoce actualmente.

Cada especie tiene un nombre único constituido por dos elementos

El **nombre científico** de un organismo designa su género y su especie. Un **género** es un grupo que incluye algunas especies estrechamente emparentadas; cada **especie** perteneciente a un género incluye poblaciones de organismos que potencialmente pueden reproducirse en condiciones naturales. Por ejemplo, el género *Sialia* (azulejos) incluye tres especies: el azulejo oriental (*Sialia sialis*), el azulejo occidental (*Sialia mexicana*) y el azulejo de las montañas (*Sialia currucoides*) (FIGURA 18-1). Aunque las tres especies son si-

(a) Azulejo oriental (b) Azulejo occidental (c) Azulejo de la montaña

▲ **FIGURA 18-1 Tres especies de azulejo** Pese a sus evidentes semejanzas, estas tres especies de azulejo [de izquierda a derecha: el azulejo oriental (*Sialia sialis*), el azulejo occidental (*Sialia mexicana*) y el azulejo de la montaña (*Sialia currucoides*)] se conservan distintas porque no se cruzan.

milares, usualmente los azulejos sólo se aparean con miembros de su propia especie.

En un nombre científico, la sección correspondiente al nombre del género aparece primero, seguida por el nombre de la especie. Por convención, los nombres científicos siempre se subrayan o se escriben en *cursiva*. La primera letra del nombre del género siempre es mayúscula, y la primera letra del nombre de la especie siempre es minúscula. Nunca se usa el nombre de la especie solo, siempre debe ir acompañado con el nombre de su género.

Cada nombre científico de dos elementos es único, por lo que referirse a un organismo por su nombre científico elimina cualquier posibilidad de ambigüedad o confusión. Por ejemplo, el ave *Gavia immer* se conoce comúnmente en Estados Unidos como somorgujo, en Gran Bretaña como colimbo del norte, y recibe muchos otros nombres en los idiomas de los distintos países donde habita. Pero los biólogos de todo el mundo reconocen el nombre científico en latín *Gavia immer*, con lo que superan las barreras del idioma y pueden tener una comunicación precisa.

La clasificación se originó como una jerarquía de categorías

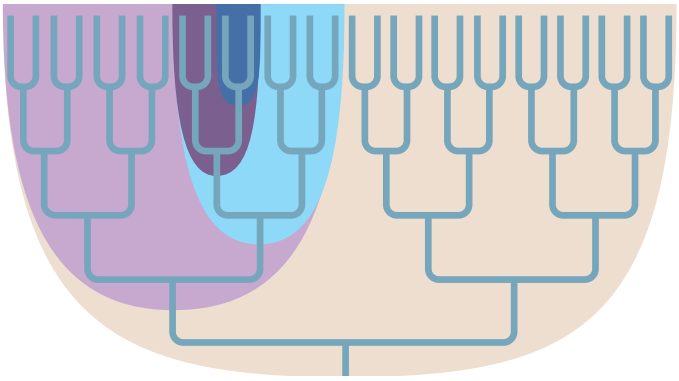
Además de diseñar un método para nombrar las especies, Linneo también desarrolló un método para clasificarlas. Colocó a cada especie en una serie de categorías jerárquicamente ordenadas sobre la base de su parecido con otras especies. Las categorías forman una jerarquía anidada en la que cada nivel incluye a todos los otros niveles por debajo de él.

El sistema de clasificación de Linneo llegó a incluir ocho categorías principales, o *categorías taxonómicas*: **dominio**, **reino**, **filum**, **clase**, **orden**, **familia**, género y especie. Puesto que las categorías forman una jerarquía anidada, cada dominio contiene algunos reinos; cada reino contiene diversos fila; cada filum incluye varias clases; cada clase incluye algunos órdenes; y así sucesivamente. Conforme se desciende en la jerarquía, se incluyen grupos cada vez más pequeños.

La clasificación moderna enfatiza patrones de descendencia evolutiva

Antes de la publicación en 1859 de *El origen de las especies* de Darwin, la clasificación servía principalmente para facilitar el estudio y la discusión de los organismos, de forma muy parecida a la que un catálogo bibliográfico facilita la tarea de encontrar un libro. Pero, después de que Darwin demostrara que todos los organismos están ligados por ascendencia común, los biólogos comenzaron a reconocer que la clasificación debía reflejar y describir el patrón de relaciones evolutivas entre los organismos. En la actualidad, el proceso de clasificación se enfoca casi exclusivamente en la reconstrucción de la **filogenia**, o historia evolutiva. La ciencia de reconstruir la filogenia se conoce como **sistemática**. Los sistemáticos comunican sus hallazgos acerca de la filogenia mediante la estructuración de árboles evolutivos (*véase* la figura 16-11).

Conforme los sistemáticos han centrado sus esfuerzos cada vez más en la construcción de árboles evolutivos, han disminuido la importancia que se le daba al sistema de clasificación de Linneo. Los sistemáticos también nombran grupos, a los que llaman **clados**, que incluyen especies emparentadas por descendientes a partir de un ancestro común. Los clados, al igual que las categorías taxonómicas en el sistema de Linneo, pueden ordenarse en una jerarquía, donde los clados más pequeños se anidan dentro de los más grandes (**FIGURA 18-2**). Sin embargo, muchos sistemáticos no asignan categorías taxonómicas a los clados que nombran. Dichos



▲ **FIGURA 18-2 Los clados forman una jerarquía anidada**
Cualquier grupo que incluya a todos los descendientes de un ancestro común es un clado. Algunos de los clados representados en este árbol evolutivo se destacan en diferentes colores. Observa que los clados más pequeños se anidan dentro de clados más grandes.

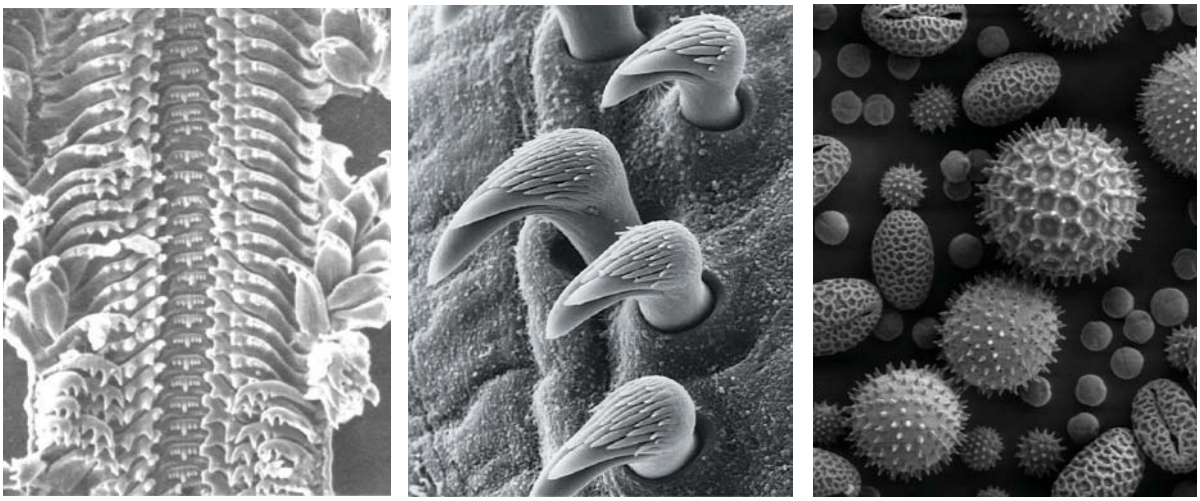
sistemáticos se concentran en el uso de menos datos para construir árboles evolutivos precisos, en lugar de en evaluaciones más subjetivas de si un clado dado debe llamarse reino, filum, clase, orden o familia. Así, el uso de las categorías taxonómicas de Linneo se encuentra en declive. No obstante, ya que las categorías de Linneo poseen una larga tradición de uso en la taxonomía clásica, todavía aparece en muchas disertaciones científicas.

Los sistemáticos identifican las características que revelan las relaciones evolutivas

Los sistemáticos se proponen reconstruir el árbol de la vida, pero deben hacerlo sin mucho conocimiento directo de la historia evolutiva. Puesto que ellos no pueden mirar al pasado, deben deducirlo lo mejor que puedan sobre la base de las similitudes que presentan los organismos vivos. Sin embargo, no todas las semejanzas resultan útiles. Algunas similitudes surgen por evolución convergente (*véanse* las páginas 276-277) en organismos que no están estrechamente emparentados y, por consiguiente, no son útiles para inferir la historia evolutiva. En vez de ello, los sistemáticos usan las semejanzas que existen porque dos tipos de organismos heredaron una característica de un ancestro común. Por tanto, los científicos que diseñan clasificaciones deben distinguir entre las similitudes informativas causadas por un ancestro común y las similitudes no informativas que resultan de una evolución convergente. En su búsqueda de similitudes informativas, los biólogos examinan características de muy diversa índole.

La anatomía desempeña un papel clave en la sistemática

Históricamente, las características distintivas más importantes y útiles han sido las anatómicas. Los sistemáticos examinan detenidamente las similitudes tanto en estructura corporal externa (*véase* la figura 18-1) como en estructuras internas, como el esqueleto y los músculos. Por ejemplo, las estructuras homólogas, como los huesos dactilares de delfines, murciélagos, focas y seres humanos, son evidencia de un ancestro común (*véase* la figura 14-8). Con el fin de identificar las relaciones entre especies más estrechamente emparentadas, los biólogos utilizan el microscopio para distinguir detalles más finos, por ejemplo: la cantidad y forma de los "dentículos" de la rádula con aspecto de lengua de un caracol, la forma y posición de las cerdas de un gusano marino o la estructura externa de los granos de polen de una planta en floración (**FIGURA 18-3**).



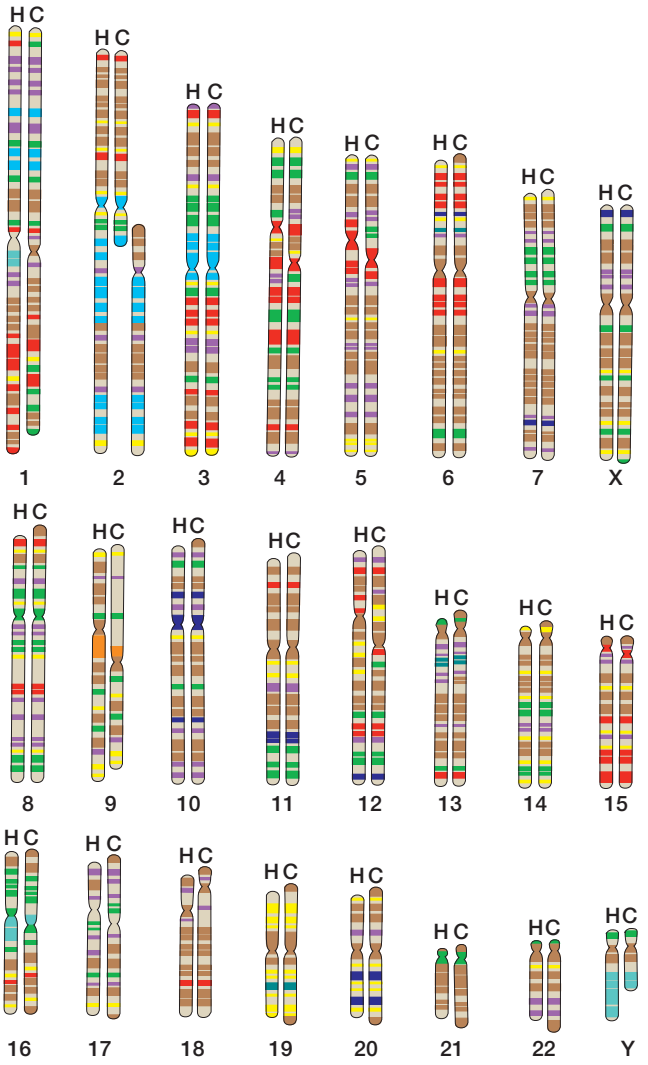
(a) Rádula (b) Cerdas (c) Granos de polen

▲ **FIGURA 18-3 Las estructuras microscópicas pueden usarse para clasificar organismos** **(a)** Los "dentículos" de la rádula con aspecto de lengua de un caracol (una estructura que utiliza para alimentarse), **(b)** las cerdas de un gusano marino y **(c)** la forma y características superficiales de los granos de polen son rasgos potencialmente útiles para hacer la clasificación. Tales estructuras finamente detalladas revelan similitudes entre especies que no son evidentes en estructuras más grandes y visibles.

Las semejanzas moleculares también son útiles para reconstruir la filogenia

Las características anatómicas que comparten organismos emparentados son expresiones de semejanzas genéticas subyacentes, por lo que es razonable esperar que las relaciones evolutivas entre las especies también se reflejen en semejanzas genéticas. Desde luego, las comparaciones genéticas directas no fueron posibles durante la mayor parte de la historia de la biología. Sin embargo, a partir de la década de 1980, los avances en las técnicas de genética molecular revolucionaron los estudios de las relaciones evolutivas.

Como resultado de estos avances técnicos, los sistemáticos actuales pueden usar la secuencia de nucleótidos del ADN (es decir, el genotipo de los organismos) para investigar el parentesco entre diferentes tipos de organismos. Las especies estrechamente emparentadas tienen secuencias de ADN similares. En algunos casos, la semejanza de las secuencias de ADN se verá reflejada en la estructura de los cromosomas. Por ejemplo, tanto las secuencias de ADN como los cromosomas de los chimpancés y los seres humanos son sumamente parecidos, lo que demuestra que estas dos especies están estrechamente emparentadas (**FIGURA 18-4**). Algunos de los métodos clave del análisis genético se examinan en la sección "Investigación científica: La genética molecular revela relaciones evolutivas" en la página 346. El proceso por el cual los sistemáticos usan las semejanzas genéticas y anatómicas para



▶ **FIGURA 18-4 Los cromosomas de los seres humanos y de los chimpancés son similares** Los cromosomas de especies diferentes se comparan por medio de la distribución de bandas que se hace visible por tinción. La ilustración muestra la comparación entre cromosomas humanos (miembro izquierdo de cada par; H) y cromosomas de chimpancé (C), revela que las dos especies son muy similares genéticamente. De hecho, se ha determinado la secuencia de los genomas completos de las dos especies y son casi 99% idénticos. El sistema de numeración que se muestra es el utilizado para los cromosomas humanos; observa que el cromosoma humano 2 corresponde a una combinación de dos cromosomas de chimpancé.

Investigación científica

La genética molecular revela relaciones evolutivas

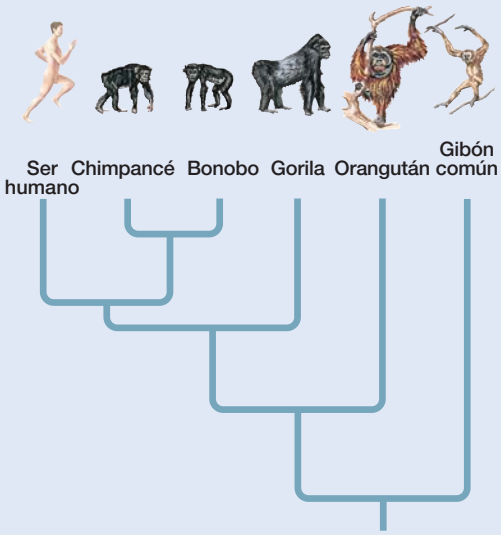
La evolución es el resultado de la acumulación de cambios heredados en las poblaciones. Puesto que el ADN es la molécula de la herencia, los cambios evolutivos deben reflejarse en variaciones del ADN. Los sistemáticos saben desde hace mucho tiempo que comparar ADN dentro de un grupo de especies sería un método muy poderoso para inferir relaciones evolutivas, pero el acceso directo a la información genética fue sólo un sueño durante casi toda la historia de la sistemática. Sin embargo, en la actualidad, la **secuenciación de ADN**, que es la determinación de las secuencias de nucleótidos en segmentos de ADN, es un procedimiento relativamente económico, sencillo y ampliamente disponible. La *reacción en cadena de la polimerasa* (PCR, por sus siglas en inglés; *véanse* las páginas 244-245) permite a los sistemáticos acumular con facilidad grandes muestras de ADN de organismos y, mediante máquinas automatizadas, hacer la determinación de secuencias una tarea relativamente simple. La secuenciación se ha convertido rápidamente en una de las herramientas principales para descubrir la filogenia.

La lógica en la que se fundamenta la sistemática molecular es sencilla y directa. Se basa en la observación de que, cuando una especie se divide en dos, la poza génica de cada especie resultante comienza a acumular mutaciones. Sin embargo, las mutaciones particulares de cada especie serán diferentes porque ahora cada especie evoluciona de forma independiente, sin flujo de genes entre ambas. A su vez, las diferencias genéticas se acumulan en el transcurso del tiempo. De esta forma, si un sistemático obtiene secuencias de ADN de representantes de ambas especies, puede comparar las secuencias de nucleótidos de las dos especies en cualquier ubicación dada del genoma. Un número menor de diferencias indica organismos más estrechamente emparentados.

Para poner en práctica los sencillos principios antes descritos, generalmente se necesita un razonamiento más refinado. Por ejemplo, la comparación de secuencias se vuelve mucho más compleja cuando un investigador quiere evaluar, por decir, las relaciones entre 20 o 30 especies. Por fortuna, los matemáticos y los programadores han ideado algunos métodos asistidos por computadora muy ingeniosos para comparar un gran número de secuencias y deducir la filogenia que mejor explica las diferencias de secuencias observadas.

Los sistemáticos moleculares también deben tener cuidado al elegir el segmento de ADN a secuenciar. Las diversas partes del genoma evolucionan con diferente rapidez, y es muy importante secuenciar un segmento de ADN cuya rapidez de cambio concuerde con la cuestión filogenética que se esté tratando. En general, los genes de evolución lenta son los mejores para comparar organismos con parentesco lejano, y las porciones del genoma que cambian con rapidez son las más idóneas para analizar relaciones de parentesco más cercanas. A veces resulta difícil localizar un gen individual que producirá suficiente información para proporcionar una imagen exacta del cambio evolutivo a través del genoma, por lo que con frecuencia es necesario secuenciar varios genes para construir filogenias confiables, como la que se ilustra en la FIGURA E18-1.

En la actualidad, los datos de secuencias se acumulan con una rapidez sin precedentes, y los sistemáticos tienen acceso a secuencias de un número siempre creciente de especies. Se ha establecido la secuencia de los genomas completos de más de 700 especies, y ya están en operación proyectos de secuenciación de genoma completo para más o menos 3 mil especies adicionales. El Proyecto Genoma Humano concluyó, y las secuencias de ADN del ser humano ahora están disponibles en un registro público. La revolución de la biología molecular promovió un gran salto hacia delante en la comprensión de la historia evolutiva.



▲ **FIGURA E18-1 Se puede determinar el parentesco al comparar las secuencias de ADN** Este árbol evolutivo se derivó a partir de las secuencias de nucleótidos de varios genes diferentes que son comunes a seres humanos y simios.

Estudio de caso continuación

El origen de un asesino

Para construir la filogenia de los virus que revelara la ascendencia del VIH, fue absolutamente necesario realizar análisis de secuencias de nucleótidos. Los virus estrechamente emparentados incluidos en la filogenia eran indistinguibles sobre la base de su aspecto y estructura; las diferencias entre ellos sólo se revelaban mediante la diversidad en su material genético. Por ende, el rastreo científico del origen del VIH habría sido imposible antes de la era moderna de la secuenciación sistemática de ADN.

reconstruir la historia evolutiva se analiza en "De cerca: Árboles filogenéticos", en las páginas 348-349. Algunos hallazgos acerca de la variación genética en los seres humanos se describen en "Enlaces con la vida diaria: Un mundo pequeño".

18.2 ¿CUÁLES SON LOS DOMINIOS DE LA VIDA?

Si imaginas al ancestro común de todos los seres vivos como el tronco en la base misma del árbol de la vida, podrías preguntarte: ¿qué clados surgieron de la ramificación más temprana del tronco? Cada una de las ramas más primitivas debió originar un

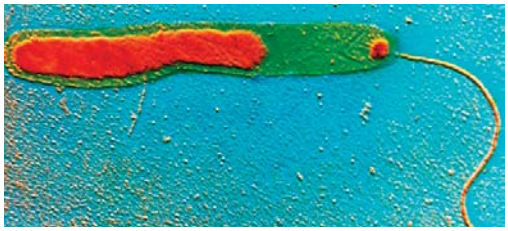
enorme clado de especies descendientes. Estos clados de ramificación temprana serán los más grandes que puedan distinguir los sistemáticos.

Antes de 1970, los sistemáticos concluyeron, a partir de la evidencia disponible, que las bifurcaciones más tempranas en el árbol de la vida dividieron a todas las especies en dos grupos: animales y plantas. De acuerdo con este punto de vista, bacterias, hongos y eucariontes fotosintéticos se consideraban como plantas, y todos los otros organismos se clasificaban como animales. Sin embargo, a medida que se amplió el conocimiento de la historia evolutiva de la vida, se hizo aparente que este punto de vista temprano simplificó enormemente la historia evolutiva.

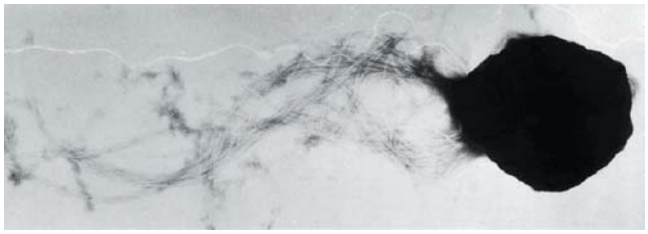
Un sistema de tres dominios refleja con mayor precisión la historia de la vida

A medida que se acumularon nuevos datos y aumentó la comprensión de la filogenia, la valoración científica de las categorías fundamentales de la vida se revisó de forma gradual. Un elemento clave de esta revisión surgió de la obra pionera del microbiólogo Carl Woese, quien demostró que los biólogos pasaron por alto un suceso fundamental en la historia primitiva de la vida, el cual demandaba una nueva y más exacta clasificación de la vida.

Woese y otros biólogos interesados en la historia evolutiva de los microorganismos estudiaron la bioquímica de los organismos procariontes. Estos investigadores, al estudiar secuencias de nucleótidos del ARN presente en los ribosomas de los organismos, descubrieron que los procariontes en realidad incluían dos tipos muy diferentes de organismos. Woese dio a estos dos grupos los nombres de Bacteria y Archaea (**FIGURA 18-5**).



(a) Una bacteria



(b) Una arquea

▲ **FIGURA 18-5 Dos dominios de organismos procariontes**
Aunque de aspecto similar, **(a)** *Vibrio cholerae* y **(b)** *Methanococcus jannaschii* tienen una relación menos estrecha que un hongo y un elefante. El género *Vibrio* pertenece al dominio Bacteria y el de *Methanococcus*, al dominio Archaea.

Pese a las semejanzas superficiales en su apariencia bajo el microscopio, Bacteria y Archaea son radicalmente diferentes. Los dos grupos no tienen un parentesco más cercano entre ellos que el que tiene alguno de ellos con cualquier eucarionte. El árbol de la vida se dividió en tres partes muy temprano en la historia de la vida, mucho antes de la aparición de plantas, animales y hongos.

Enlaces con *la vida diaria*

Un mundo pequeño

A la luz de la intensa curiosidad de los seres humanos acerca de los orígenes de su especie, no es sorprendente que los sistemáticos hayan dedicado especial atención a descubrir la historia evolutiva del *Homo sapiens*. Aunque buena parte de esta búsqueda se centra en revelar las conexiones evolutivas entre los seres humanos modernos y las especies con las que está más estrechamente emparentado, los métodos y las técnicas de la sistemática también se utilizan para evaluar las relaciones evolutivas entre diferentes poblaciones dentro de la especie. Los biólogos han comparado secuencias de ADN de poblaciones humanas que habitan en distintas partes del mundo, así como otros investigadores han comparado diversas porciones del genoma humano. Como resultado, se han obtenido una gran cantidad de datos y han surgido algunos hallazgos interesantes.

En primer lugar, la divergencia genética entre las poblaciones humanas es muy baja en comparación con la de otras especies animales. Por ejemplo, la gama de diferencias genéticas entre todos los seres humanos de la Tierra es apenas equivalente a una décima parte de las diferencias que existen entre los ratones arbusteros de Estados Unidos (y muchas otras especies presentan incluso más variabilidad genética que estos últimos). Puede afirmarse rotundamente que todos los seres humanos son muy similares genéticamente, y las diferencias entre las diversas poblaciones humanas son mínimas.

También es cada vez más evidente que la mayor parte de la variabilidad genética humana puede encontrarse en las poblaciones africanas. La gama de las diferencias genéticas encontradas *dentro* de las poblaciones del África subsahariana es mayor que la existente entre las poblaciones africanas y cualquiera otra población no africana. Para muchos genes, todas las variantes conocidas se encuentran en África, y ninguna población no africana contiene variantes distintivas; más bien, las poblaciones no africanas contienen subconjuntos del conjunto africano. Este hallazgo sugiere con gran fuerza que el *Homo sapiens* tuvo su origen en África, y que no hemos vivido en otro lugar el tiempo suficiente para evolucionar en cuanto muchas diferencias respecto a sus ancestros africanos.

De cerca *Árboles filogenéticos*

Los sistemáticos se esfuerzan por desarrollar un sistema de clasificación que refleje la filogenia (la historia evolutiva) de los organismos. Por ende, la principal tarea de los sistemáticos es reconstruir la filogenia. Desde luego, reconstruir la historia evolutiva de todos los organismos de la Tierra es una tarea colosal, así que cada sistemático usualmente elige trabajar con una porción específica de la historia.

El resultado de una reconstrucción filogenética suele representarse con un diagrama. Estos diagramas pueden adoptar diversas formas, pero todos muestran la secuencia de los eventos de ramificación a partir de los cuales las especies ancestrales se dividieron para dar origen a las especies descendientes. Por esta razón, los diagramas de filogenia normalmente tienen forma de árbol.

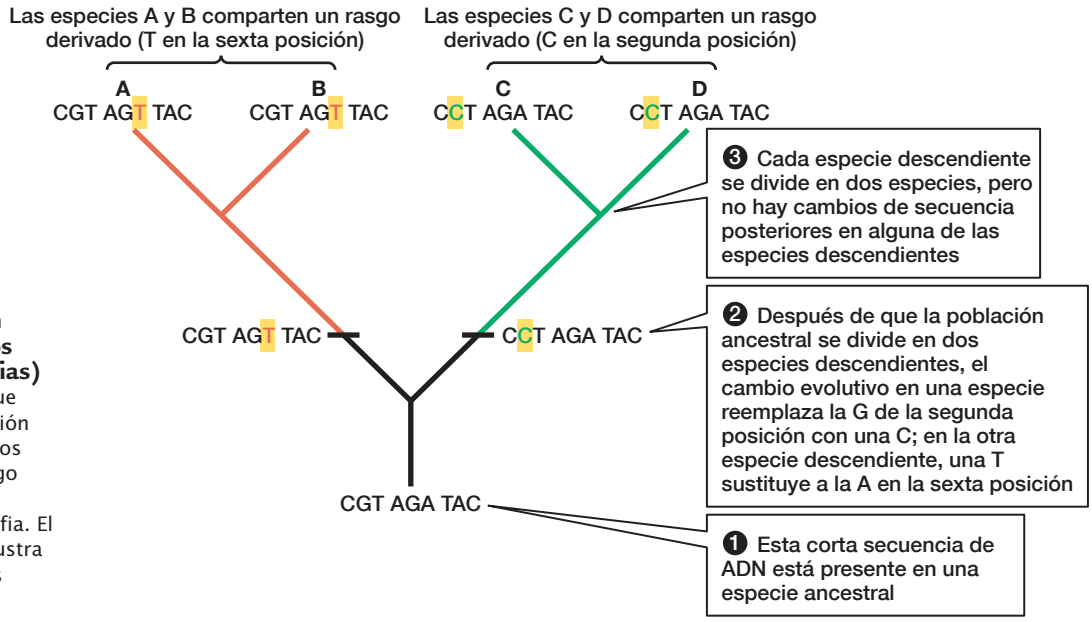
Estos árboles pueden presentar la filogenia de cualquier conjunto específico de *taxa* (el singular es *taxón*). Un taxón es una especie nombrada, como *Homo sapiens*, o un grupo nombrado de especies, como primates, escarabajos o helechos. En consecuencia, los árboles filogenéticos permiten mostrar la historia evolutiva a diferentes escalas. Por ejemplo, los sistemáticos podrían reconstruir un árbol de 10 especies en un género particular de almejas, un árbol de 25 clados de animales, o bien, un árbol de los tres dominios de la vida.

Después de seleccionar los taxa que se van a incluir, un sistemático está listo para comenzar a construir el árbol. La mayoría de los sistemáticos utilizan el enfoque *cladístico* para reconstruir árboles filogenéticos. De acuerdo con este enfoque, las relaciones entre taxa se ponen de manifiesto mediante la presencia de semejanzas conocidas como *sinapomorfias*. Una sinapomorfia es un rasgo similar en dos o más taxa porque éstos heredaron una versión "derivada" del rasgo que se modificó a partir de su estado original en un ancestro común. La formación de sinapomorfias se ilustra en la FIGURA E18-2.

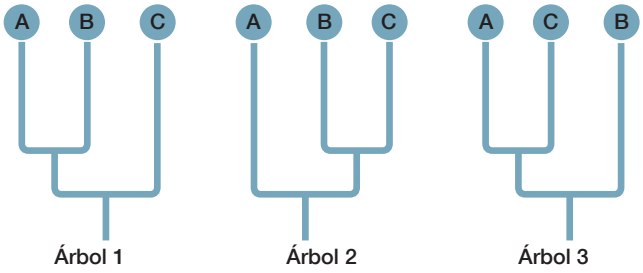
En el escenario hipotético que se ilustra en la figura E18-2 puedes identificar fácilmente las sinapomorfias porque se conoce el estado ancestral de la característica y los cambios posteriores que tuvieron lugar. Sin embargo, en la vida real, los sistemáticos no tienen conocimiento directo del ancestro, que vivió en el pasado remoto y cuya identidad se desconoce. Sin este conocimiento directo, un sistemático que observa una semejanza entre dos taxa se enfrenta a un desafío. ¿La semejanza observada es una sinapomorfia o tiene alguna otra causa, como la evolución convergente o la herencia común del estado ancestral? El enfoque cladístico provee técnicas para identificar sinapomorfias, pero la posibilidad de una interpretación errónea subsiste. Para protegerse contra tales errores, los sistemáticos emplean numerosas características al construir un árbol, con lo que minimizan la influencia de algún rasgo individual.

En la última fase del proceso de construcción de un árbol, el sistemático compara diferentes árboles posibles. Por ejemplo, tres taxa pueden ordenarse en tres diferentes patrones de ramificación (FIGURA E18-3). Cada patrón de ramificación representa una hipótesis diferente acerca de la historia evolutiva de los taxa A, B y C. ¿Cuál hipótesis es más probable que represente la verdadera historia de los tres taxa? Aquella donde los taxa de ramas adyacentes compartan sinapomorfias. Por ejemplo, imagina que el sistemático identifica varias sinapomorfias que comparten los taxa A y B, pero no se encuentran en C, supongamos que no se han descubierto sinapomorfias que vinculen los taxa B y C o los taxa A y C. En este caso, el árbol 1 en la figura E18-3 representa la hipótesis con más fundamento.

Con grandes cantidades de taxa, el número de posibles árboles crece considerablemente. De manera similar, un gran número de rasgos también complica el trabajo de identificar el árbol que se fundamenta más en los datos. Por fortuna, los sistemáticos han desarrollado programas de cómputo complejos que les ayudan a enfrentar estas dificultades.


Las especies A y B comparten un rasgo derivado (T en la sexta posición)
Las especies C y D comparten un rasgo derivado (C en la segunda posición)
A
CGT AGT TAC
B
CGT AGT TAC
C
CCT AGA TAC
D
CCT AGA TAC
❸ Cada especie descendiente se divide en dos especies, pero no hay cambios de secuencia posteriores en alguna de las especies descendientes
CGT AGT TAC
CCT AGA TAC
❷ Después de que la población ancestral se divide en dos especies descendientes, el cambio evolutivo en una especie reemplaza la G de la segunda posición con una C; en la otra especie descendiente, una T sustituye a la A en la sexta posición
CGT AGA TAC
❶ Esta corta secuencia de ADN está presente en una especie ancestral

▶ **FIGURA E18-2 Los taxa emparentados se vinculan mediante rasgos derivados compartidos (sinapomorfias)** Un rasgo derivado es aquel que se modificó a partir de la versión ancestral del rasgo. Cuando dos o más taxa comparten un rasgo derivado, se dice que el rasgo compartido es una sinapomorfia. El escenario hipotético que se ilustra aquí muestra cómo surgen las sinapomorfias.

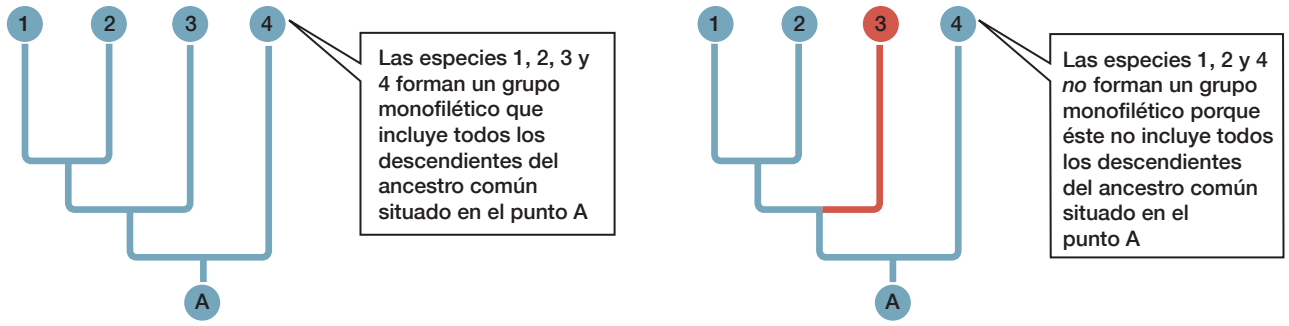


▲ **FIGURA E18-3 Los tres posibles árboles para tres taxa**

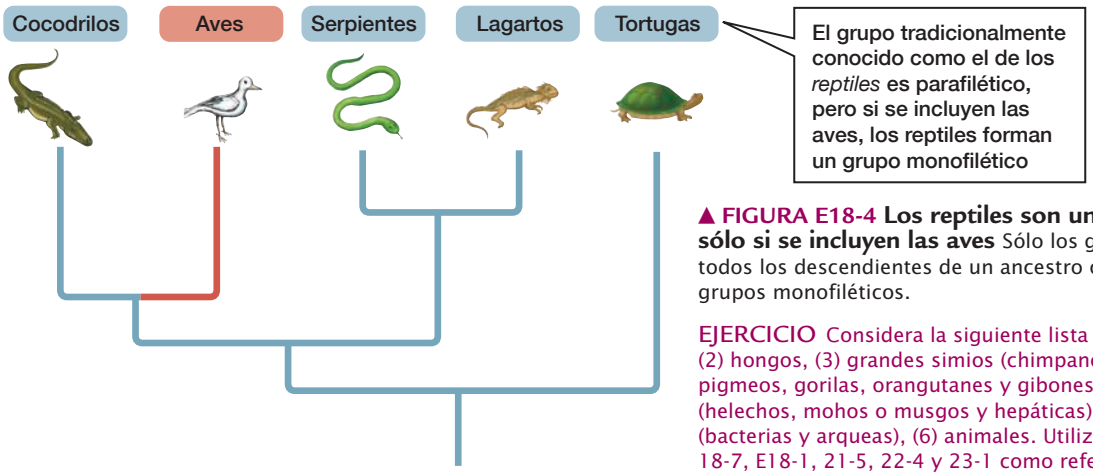
De acuerdo con el enfoque cladístico, los árboles filogenéticos desempeñan un papel clave en la clasificación. Cada grupo designado sólo debe contener organismos que están más estrechamente emparentados entre ellos que con cualquier organismo fuera del grupo. De esta manera, por ejemplo, los miembros del clado Canidae (que incluye perros, lobos, zorros y coyotes) están más estrechamente emparentados entre ellos que con cualquier miembro de algún otro clado. Otra forma de enunciar este principio es decir que cada grupo designado debe contener *todos* los descendientes vivos de un ancestro común (**FIGURA E18-4a**).

En la terminología de la sistemática cladística, se dice que tales grupos son *monofiléticos*.

Algunos nombres, especialmente los acuñados antes del enfoque cladístico, designan grupos que contienen algunos de los descendientes, pero no todos, de un ancestro común. Tales grupos son *parafiléticos*. Por ejemplo, el grupo históricamente conocido como reptiles (serpientes, lagartos, tortugas y cocodrilos) es parafilético. Para ver por qué, examina el árbol de la **FIGURA E18-4b**. Encuentra la rama que representa al ancestro común de serpientes, lagartos, tortugas y cocodrilos (está en la base del árbol). Después, examina el árbol nuevamente y elabora una lista de todos los descendientes de ese ancestro común. Tu lista, si realizas este ejercicio mental de manera correcta, incluye a las aves. Es decir: las aves son parte del grupo monofilético que incluye a todos los descendientes vivos del ancestro común que dio origen a serpientes, lagartos, tortugas y cocodrilos. Por tanto, los reptiles (Reptilia) constituyen un clado monofilético sólo si las aves se incluyen en el grupo. Si omites las aves, Reptilia es parafilético y, de acuerdo con los principios cladísticos, no es un nombre de grupo válido. Sin embargo, es probable que todavía encuentres la palabra "reptiles" usada en su sentido antiguo, técnicamente incorrecto, sólo porque mucha gente está acostumbrada a utilizarlo de esta forma.


1 2 3 4
A
Las especies 1, 2, 3 y 4 forman un grupo monofilético que incluye todos los descendientes del ancestro común situado en el punto A
1 2 3 4
A
Las especies 1, 2 y 4 no forman un grupo monofilético porque éste no incluye todos los descendientes del ancestro común situado en el punto A

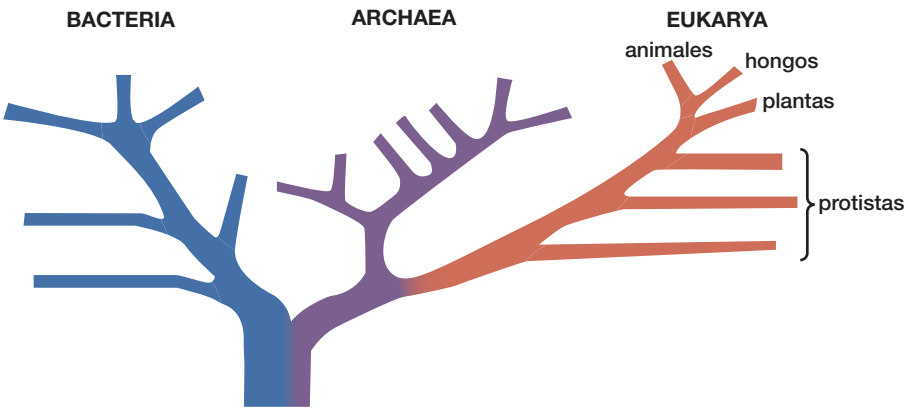
(a) Grupos monofilético y parafilético


Cocodrilos
Aves
Serpientes
Lagartos
Tortugas
El grupo tradicionalmente conocido como el de los reptiles es parafilético, pero si se incluyen las aves, los reptiles forman un grupo monofilético

(b) Reptiles

▲ **FIGURA E18-4 Los reptiles son un grupo monofilético sólo si se incluyen las aves** Sólo los grupos que contienen todos los descendientes de un ancestro común se consideran grupos monofiléticos.

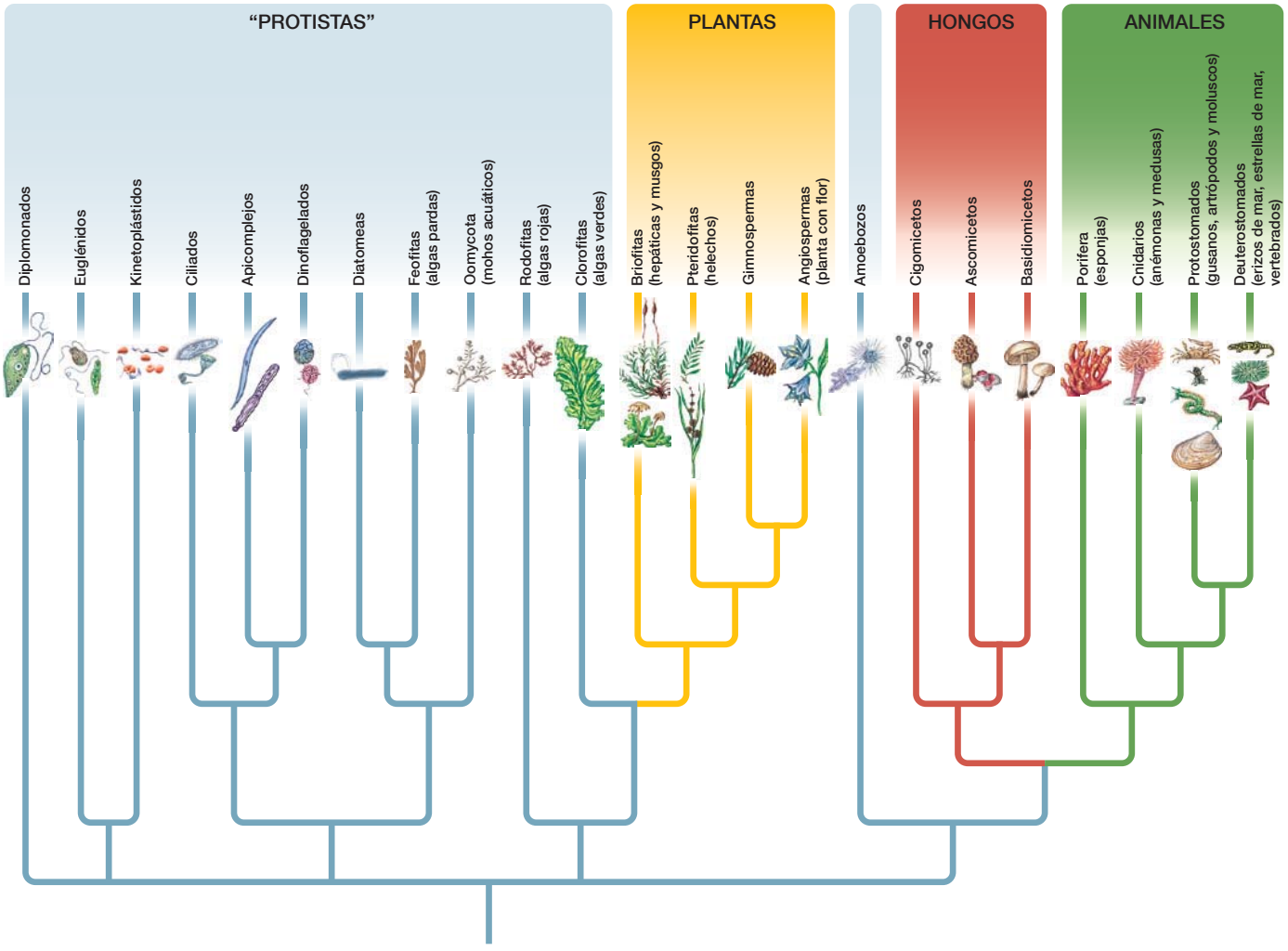
EJERCICIO Considera la siguiente lista de grupos: (1) protistas, (2) hongos, (3) grandes simios (chimpancés, chimpancés pigmeos, gorilas, orangutanes y gibones), (4) plantas sin semilla (helechos, mohos o musgos y hepáticas), (5) procariontes (bacterias y arqueas), (6) animales. Utilizando las figuras 18-6, 18-7, E18-1, 21-5, 22-4 y 23-1 como referencia, identifica los grupos monofiléticos en la lista.



▶ **FIGURA 18-6 El árbol de la vida** Los tres dominios de la vida representan los tres "troncos" principales en el árbol de la vida.

Esta división temprana ahora se refleja en un esquema de clasificación que divide la vida en tres dominios: **Bacteria**, **Archaea** y **Eukarya** (FIGURA 18-6).

Las descripciones de este libro acerca de la diversidad de la vida, que aparecen en los capítulos del 19 al 24, inician con un panorama general de los dominios procariontes Archaea y Bacteria. Dentro del dominio Eukarya, se ofrecen discusiones independientes acerca de tres clados —plantas, hongos y animales— y de "protistas" (término genérico que designa la diversa colección de organismos eucariontes que no son plantas, hongos o animales). La FIGURA 18-7 muestra las relaciones evolutivas entre algunos miembros del dominio Eukarya.



▲ **FIGURA 18-7 Un árbol evolutivo de eucariontes** Se muestran algunos de los principales linajes evolutivos dentro del dominio Eukarya. El término "protista" se refiere a los numerosos eucariontes que no son plantas, animales ni hongos.

18.3 ¿POR QUÉ CAMBIAN LAS CLASIFICACIONES?

Como lo demuestra el surgimiento del sistema de tres dominios, las hipótesis de relaciones evolutivas que son la base de la clasificación están sujetas a revisión a medida que surgen nuevos datos. Incluso los clados más grandes e incluyentes, que representan ramificaciones antiguas del árbol de la vida, en ocasiones deben modificarse. Los cambios de este tipo en los niveles superiores de clasificación se producen sólo raras veces, pero en el otro extremo de la clasificación jerárquica, entre las designaciones de las especies, las revisiones son más frecuentes.

La designación de las especies cambia cuando se descubre nueva información

Conforme los investigadores descubren nueva información, los sistemáticos por lo regular proponen cambios en la clasificación en el nivel de las especies. Por ejemplo, todavía hasta hace poco, los sistemáticos reconocían dos especies de elefantes: el africano y el asiático. Sin embargo, ahora reconocen tres especies de elefantes; el que antes se conocía como elefante africano ahora se divide en dos especies: el elefante de la sabana y el elefante de la selva. ¿A qué se debe el cambio? El análisis genético de los elefantes en África reveló que hay poco flujo génico entre los elefantes que habitan en la selva y los que viven en la sabana. Los dos grupos de elefantes no son más parecidos genéticamente que leones y tigres.

La definición de especie biológica puede ser difícil o imposible de aplicar

En ciertos casos, los sistemáticos se encuentran ante la imposibilidad de afirmar con certeza dónde termina una especie y dónde comienza otra. Como estudiaste en el capítulo 16, los organismos de reproducción asexual plantean una dificultad especial para los sistemáticos, porque el criterio de reproducción (la base de la definición de "especie biológica" que se utiliza en este texto) no sirve para distinguir entre esas especies. Lo inoperante de este criterio en el estudio de los organismos que se reproducen asexualmente deja amplio espacio para el desacuerdo de los investigadores acerca de cuáles poblaciones que se reproducen asexualmente constituyen una especie, sobre todo cuando se comparan grupos que tienen fenotipos similares. Por ejemplo, algunos sistemáticos reconocen 200 especies de zarzamora británica (una planta que produce semillas por partenogénesis, es decir, sin fecundación), pero otros reconocen sólo 20 especies.

La dificultad para aplicar la definición de especie biológica a los organismos asexuales constituye un serio problema para los sistemáticos. Después de todo, una fracción importante de los organismos de la Tierra se reproduce por medios no sexuales. Casi todas las bacterias, arqueas y protistas, por ejemplo, se reproducen de manera asexual. Algunos sistemáticos argumentan que se requiere una definición de especie con una aplicación más universal, que no excluya los organismos que se reproduzcan se manera asexual y que no dependa del criterio de aislamiento reproductivo.

El concepto de especie filogenética ofrece una definición alternativa

Se han propuesto otras definiciones alternativas de especie a lo largo de la historia de la biología evolutiva, pero ninguna ha resultado lo suficientemente convincente como para desplazar la definición de especie biológica. No obstante, una definición alternativa ha ganado adeptos en años recientes. El *concepto de especie filogenética* define una especie como "el grupo diagnosticable más pequeño que contiene todos los descendientes de un ancestro común único". En otras palabras, si dibujas un árbol evolutivo que describa la distribución de los ancestros entre un conjunto de organismos, cada rama definida del árbol constituye una especie diferente, independientemente de que los individuos representados por esa rama puedan cruzarse o no con individuos de otras ramas. Como se intuye, la aplicación rigurosa del concepto de especie filogenética aumentaría considerablemente el número de especies diferentes reconocidas por los sistemáticos.

Los defensores y los críticos del concepto de especie filogenética se encuentran inmersos actualmente en un vigoroso debate acerca de su pertinencia. Quizá algún día el concepto de especie filogenética tomará el lugar del concepto de especie biológica como "definición de libro de texto" de especie, o acaso los estudiosos seguirán apoyándose en el concepto de especie biológica. Mientras tanto, el debate y la revisión de las clasificaciones proseguirán a medida que los sistemáticos conozcan cada vez mejor las relaciones evolutivas, en particular con la aplicación de técnicas derivadas de la biología molecular. Aunque todavía es elusivo el conocimiento preciso de las relaciones evolutivas de muchos organismos, la clasificación resulta enormemente útil para ordenar las ideas e investigaciones en torno a la diversidad de la vida en la Tierra.

18.4 ¿CUÁNTAS ESPECIES EXISTEN?

Los científicos ignoran, incluso en términos de un orden de magnitud, cuántas especies comparten nuestro mundo. Cada año, entre 7 y 10 mil especies nuevas reciben un nombre, casi todas de insectos, muchas de las cuales habitan en las selvas tropicales. El número total de especies con nombre es actualmente de alrededor de 1.5 millones. Sin embargo, muchos científicos piensan que tal vez existan entre 7 y 10 millones de especies, y algunas estimaciones alcanzan los 100 millones. Esta gama total de diversidad de especies se conoce como **biodiversidad**. De todas las especies identificadas hasta ahora, aproximadamente 5% son procariontes y protistas. Otro 22% son plantas y hongos, y el resto son animales. Esta distribución tiene poco que ver con la abundancia real de tales organismos y mucho que ver con su tamaño, su facilidad de clasificación, su accesibilidad y el número de científicos que los estudian. Históricamente, los sistemáticos han concentrado su atención sobre todo en los organismos grandes o llamativos de las regiones templadas, pero la biodiversidad es mayor entre los organismos pequeños y poco perceptibles de los trópicos. Además de las especies terrestres o que viven en aguas poco profundas a las que se ha prestado escasa atención, existe otro "continente" entero de especies, prácticamente inexplorado, en el lecho de los mares profundos. Sobre la base de las escasas muestras disponibles, los científicos estiman que tal vez ahí residen cientos de miles de especies desconocidas.

Aunque se han descrito y nombrado alrededor de 5,000 especies de procariontes, gran parte de su diversidad queda aún sin explorar. Considera un estudio realizado por científicos noruegos, quienes analizaron el ADN con el objetivo de contar el número de diferentes especies de bacterias presentes en una pequeña muestra de suelo del bosque. Para distinguir entre las especies, los científicos definieron arbitrariamente el ADN bacteriano como proveniente de especies distintas si difería, al menos, en 30% respecto a cualquier otro ADN bacteriano de la muestra. Con base en este criterio, los científicos reportaron más de 4,000 especies de bacterias en su muestra de suelo y un número igual de especies en una muestra de sedimento marino poco profundo.

La ignorancia acerca de la amplitud total de la diversidad de la vida agrega una nueva dimensión a la tragedia de la destrucción de las selvas tropicales (pluviselvas). Aunque estas selvas cubren sólo el 6% del área terrestre del planeta, se piensa que albergan dos terceras partes de las especies que existen en el mundo, cuya mayoría no se ha estudiado ni identificado. A causa de la destrucción tan rápida que sufren estas selvas, ¡la Tierra está perdiendo muchas especies de las que nunca se sabrá siquiera que existieron! Por ejemplo, en 1990 se descubrió una nueva especie de primate, el tití león o tamarino de cara negra, en una pequeña zona de pluviselva densa en una isla cercana a la costa oriental de Brasil (**FIGURA 18-8**). Si esta porción de selva hubiera desaparecido antes de descubrir este mono del tamaño de una ardilla, no habría sido posible registrar su existencia. A los ritmos actuales de deforestación, la mayor parte de las selvas tropicales, con su riqueza de vida aún sin describir, habrán desaparecido antes de que termine el siglo XXI.

▶ **FIGURA 18-8 Tití león o tamarino de cara negra** Los investigadores estiman que no quedan más de 400 individuos en forma silvestre; la reproducción en cautiverio podría ser la única esperanza de supervivencia para el tamarino de cara negra.

Estudio de caso otro vistazo

El origen de un asesino

¿Qué pruebas persuadieron a los biólogos evolutivos de que el origen del VIH se originó en los simios y monos? Para comprender el razonamiento evolutivo detrás de esta conclusión, examina el árbol evolutivo que se muestra en la **FIGURA 18-9**. Este árbol ilustra la filogenia del VIH y de sus parientes cercanos, los virus de inmunodeficiencia de simios (VIS), que se pone de manifiesto mediante una comparación de secuencias de ARN entre diferentes virus.

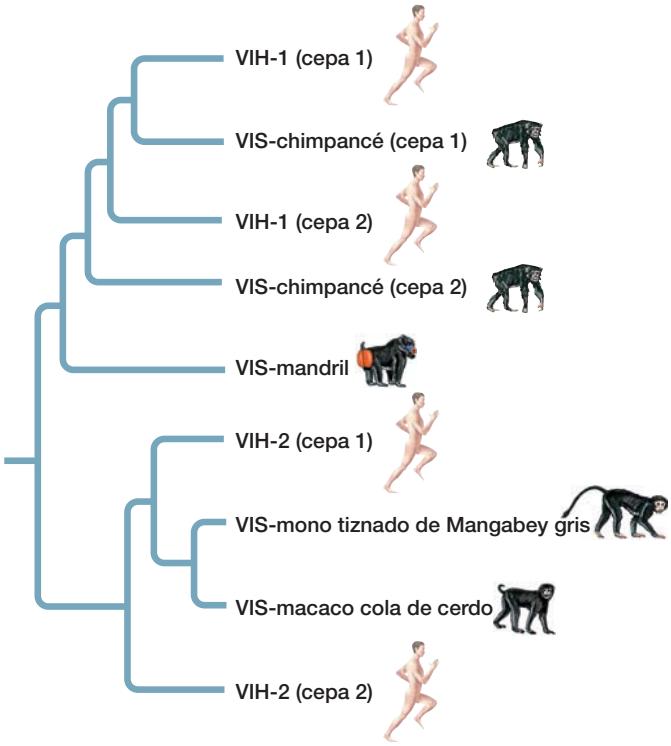
Observa las posiciones que ocupan en el árbol los cuatro virus humanos (dos cepas de VIH-1 y dos de VIH-2; una cepa es un subgrupo genéticamente distinto de un tipo particular de virus). La rama que conduce a la cepa 1 de VIH-1 es directamente adyacente a la rama que conduce a la cepa 1 del VIS chimpancé. Las ramas adyacentes indican que la cepa 1 del VIH-1 está más estrechamente emparentada con un virus de chimpancé que con la cepa 2 de VIH-1. De igual modo, la cepa 1 de VIH-2 está más estrechamente emparentada con el VIS del macaco cola de cerdo que con la cepa 2 de VIH-2. Tanto el VIH-1 como el VIH-2 están más estrechamente emparentados con virus de simios o de monos que entre ellos mismos.

La única forma como pudo haberse dado la historia evolutiva que se representa en el árbol es que los virus hayan saltado entre especies huésped. Si el VIH hubiera evolucionado estrictamente dentro de huéspedes humanos, los virus humanos serían los parientes más próximos uno con respecto al otro. Puesto que los virus humanos no se agrupan en el árbol filogenético, es posible inferir que ocurrió infección cruzada entre especies, probablemente en numerosas ocasiones. El medio de transmisión más probable es el consumo humano de monos (VIH-2) y chimpancés (VIH-1). Recientemente, una cepa de VIS que está estrechamente emparentada con el VIH-1 se descubrió en miembros de una población de chimpancés que habitan las selvas en la esquina sureste del país centroafricano de Camerún. Es probable que los virus de esta población de chimpancés realizara el salto del chimpancé al ser humano que originó la epidemia de VIH.

▶ **FIGURA 18-9 El análisis evolutivo ayuda a identificar el origen del VIH** En esta filogenia de algunos virus de la inmunodeficiencia, los virus que tienen huéspedes humanos no forman un grupo. Esta falta de congruencia entre las historias evolutivas de los virus y sus especies huésped sugiere que los virus debieron saltar entre especies huésped. (Observa que VIS son las siglas de *virus de inmunodeficiencia de simios*.)

Considera esto

¿La comprensión del origen evolutivo del VIH ayudará a los investigadores a idear mejores formas de tratar y controlar la propagación del sida? ¿Cómo podría incluirse tal comprensión en las estrategias de tratamiento y prevención? Y de manera más general, ¿cómo el pensamiento evolucionista podría contribuir a los avances en la investigación médica?



Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

18.1 ¿Cómo se nombran y clasifican los organismos?

El nombre científico de un organismo se compone con su nombre de género y de especie. Los sistemáticos usan semejanzas anatómicas y moleculares entre los organismos para reconstruir las relaciones evolutivas entre las especies, y presentan los resultados de sus reconstrucciones en diagramas de árbol. Sobre la base de estos árboles evolutivos, los sistemáticos nombran clados (grupos que incluyen las especies descendientes a partir de un ancestro común). Los clados se anidan dentro de clados más grandes para formar una jerarquía anidada de categorías. En la clasificación de Linneo, a los diferentes clados en una jerarquía se les asignan categorías taxonómicas. Las ocho categorías principales, de la más a la menos incluyente, son: dominio, reino, filum, clase, orden, familia, género y especie.

18.2 ¿Cuáles son los dominios de la vida?

Los tres dominios de la vida, que representan cada uno las tres ramas principales del árbol de la vida, son Bacteria, Archaea y Eukarya. Dentro del dominio Eukarya, hongos, plantas y animales son clados monofiléticos. El conjunto conocido como "protistas" comprende muchos clados distintos.

18.3 ¿Por qué cambian las clasificaciones?

Las clasificaciones están sujetas a revisión a medida que se descubre nueva información. En ocasiones resulta difícil definir las fronteras entre especies, particularmente en el caso de las especies de reproducción asexual. Sin embargo, la sistemática es indispensable para una comunicación precisa y contribuye a la comprensión de la historia evolutiva de la vida.

18.4 ¿Cuántas especies existen?

Aunque sólo se han identificado y nombrado alrededor de 1.5 millones de especies, las estimaciones del número total de especies existentes alcanzan los 100 millones. Se identifican nuevas especies a razón de 7 a 10 mil por año, principalmente en las selvas tropicales.

Términos clave

Archaea *350*
Bacteria *350*
biodiversidad *351*
clado *344*
clase *344*
dominio *344*
especie *343*
Eukarya *350*
familia *344*
filum *344*
filogenia *344*
género *343*
nombre científico *343*
orden *344*
reino *344*
secuenciación de ADN *346*
sistemática *344*
taxonomía *343*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. La ciencia de nombrar y clasificar organismos se llama _____. La ciencia relacionada de reconstruir y presentar la historia evolutiva se llama _____. Un grupo que consiste de todos los organismos descendientes de un ancestro común particular es un _____.
2. Un nombre científico consiste de un nombre de _____ seguido por un nombre de _____. Ambas partes de un nombre científico están en el idioma _____. La primera letra de la primera palabra en un nombre científico siempre es _____, y ambas partes del nombre se escriben con letra _____.
3. En la clasificación de Linneo, las ocho categorías taxonómicas principales, en orden de mayor a menor inclusión, son _____, _____, _____, _____, _____, _____, _____ y _____. Los tres dominios de la vida son _____, _____ y _____.
4. Los sistemáticos determinan las relaciones evolutivas entre las especies principalmente sobre la base de semejanzas en _____ y _____. La definición de especie biológica es difícil de aplicar a organismos que _____. Una definición alternativa de especie, conocida como _____, designa las especies sobre la base de _____.
5. El número de especies nombradas es de aproximadamente _____. Pero el número real de especies sobre la Tierra se estima está entre _____ y _____.

Preguntas de repaso

1. ¿Cuáles fueron las aportaciones de Linneo y Darwin a la taxonomía moderna?
2. ¿Qué características estudiarías para determinar si un delfín está emparentado más estrechamente con un pez que con un oso?
3. ¿Qué técnicas utilizarías para determinar si el extinto oso cavernario tiene un parentesco más cercano con el oso gris que con el oso negro?
4. Se ha descrito científicamente sólo una pequeña fracción del número total de especies que existen en la Tierra. ¿Por qué?
5. En Inglaterra, "papacito piernas largas" es el nombre de una mosca de patas largas, pero en Estados Unidos el mismo nombre se refiere a un animal parecido a una araña. ¿Cómo intentan los científicos evitar este tipo de confusiones?

Aplicación de conceptos

1. Son numerosos los campos en los que hay desacuerdo en torno a la clasificación de los organismos. Por ejemplo, no existe consenso respecto de si el lobo rojo es una especie distinta, ni tampoco acerca de cuántos reinos comprende el dominio Bacteria. ¿Qué importancia tiene que los biólogos consideren al lobo rojo como una especie, o que determinen el reino al que pertenece una especie bacteriana? En palabras de Shakespeare: "¿Qué hay en un nombre?"
2. BioÉtica Las presiones que genera el crecimiento demográfico del ser humano y la expansión económica ponen en peligro los almacenes de diversidad biológica, como los trópicos. La gravedad de la situación se hace patente al considerar que en la actualidad la ciencia conoce probablemente sólo una de cada 20 especies tropicales. ¿Qué argumentos podrías esgrimir para preservar la diversidad biológica en los

países pobres y en vías de desarrollo, como los que hay en las zonas tropicales? ¿Esa preservación exige a esos países el sacrificio de su desarrollo económico? Sugiere algunas soluciones al conflicto entre la demanda creciente de recursos y la importancia de conservar la biodiversidad.

3. Durante las inundaciones de gran magnitud, sólo las ramas más altas de los árboles sumergidos son visibles por encima del agua. Si te pidieran dibujar las ramas que están bajo la superficie del agua sólo con base en las posiciones de las puntas expuestas, estarías intentando una reconstrucción de algún modo similar a la del "árbol genealógico", mediante el cual los taxónomos vinculan diversos organismos de acuerdo con sus ancestros comunes (en forma análoga a los puntos de ramificación). ¿Cuáles son las fuentes de error en ambos ejercicios? ¿De qué ventajas gozan los taxónomos modernos?

4. La pantera de Florida, que se encuentra únicamente en la región pantanosa de ese estado (los Everglades), está clasificada actualmente como especie en peligro de extinción con el fin de protegerla de las actividades humanas que podrían provocar su desaparición. Esta pantera ha sido considerada desde hace mucho tiempo como una subespecie del puma (león de la montaña), pero estudios recientes de ADN mitocondrial han demostrado que la pantera de Florida puede ser en realidad un híbrido entre el puma estadounidense y el sudamericano. ¿La Ley sobre Especies en Peligro de Extinción debería proteger a la pantera de Florida?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

La diversidad de procariontes y virus

Capítulo 19

Estudio de caso

Agentes de muerte

EN EL OTOÑO DE 2001, un temor albergado durante años se convirtió en una terrible realidad cuando los residentes de Estados Unidos fueron atacados con un arma biológica. El arma, que mató a cinco personas e hizo que otras seis enfermaran gravemente, era un simple cultivo de bacterias. Las bacterias se colocaron en sobres y fueron enviadas por correo a las oficinas del Senado, en Washington, D.C., y a las oficinas de algunos medios de comunicación, donde las víctimas que abrieron los sobres, aparentemente inofensivos, las inhalaron. El ataque, aunque relativamente menor, nos enseña de manera dramática la posibilidad y el potencial poder destructivo de un ataque de mayores dimensiones.

La bacteria que se utilizó en el ataque fue el *Bacillus anthracis*, causante de la enfermedad del ántrax. Por lo general, la bacteria *Bacillus anthracis* infecta animales domésticos, como cabras y ovejas, pero también puede infectar seres humanos. La bacteria es un agente infeccioso peligroso, frecuentemente mortal, con propiedades que la hacen especialmente atractiva para quienes desarrollan armas biológicas. Las bacterias de ántrax se aíslan fácilmente de animales infectados, son baratas y fáciles de cultivar en grandes cantidades y, una vez obtenidas, pueden secarse y conservarse en forma de polvo que permanece activo durante muchos años. El polvo puede ser fácilmente utilizado como arma si se coloca en la cabeza de un misil o en algún otro dispositivo, y una pequeña cantidad puede infectar a un número considerable de personas. Las áreas contaminadas con bacterias de ántrax son muy difíciles de descontaminar.

Desde el ataque, no cabe la menor duda que gran parte de la capacidad para defenderse de los ataques biológicos reside en el conocimiento de los microbios (como se denomina comúnmente a los organismos unicelulares) que pueden utilizarse como armas biológicas. El camino a seguir para poder obtener el conocimiento necesario que nos ayudará a detectar un ataque, destruir microbios peligrosos en el ambiente, prevenir y combatir las infecciones, es el de la investigación científica de los microbios. Afortunadamente, los biólogos ya saben bastante acerca de los microorganismos. En este capítulo explorarás parte de ese conocimiento.

▲ Unos trabajadores se preparan para descontaminar las oficinas del Senado, en Washington, D.C., después de que fue blanco de un ataque con un arma biológica.

De un vistazo

Estudio de caso Agentes de muerte

19.1 ¿Cuáles organismos son miembros de los dominios Archaea y Bacteria?

Las bacterias y las arqueas son fundamentalmente diferentes
Es difícil la clasificación de procariontes dentro de cada dominio
Los procariontes difieren en tamaño y forma

19.2 ¿Cómo sobreviven y se reproducen los procariontes?

Algunos procariontes son móviles
Muchas bacterias forman películas en las superficies
Las endosporas protectoras permiten a algunas bacterias tolerar condiciones adversas
Estudio de caso continuación Agentes de muerte
Los procariontes se especializan en hábitats específicos
Los procariontes tienen diversos metabolismos
Los procariontes se reproducen mediante fisión binaria
Los procariontes son capaces de intercambiar material genético sin reproducirse

19.3 ¿Cómo afectan los procariontes a seres humanos y a otras especies?

Los procariontes desempeñan papeles importantes en la nutrición animal
Los procariontes captan el nitrógeno que necesitan las plantas
Los procariontes son los recicladores de la naturaleza
Los procariontes pueden reducir la contaminación
Algunas bacterias representan una amenaza para la salud de los seres humanos
Estudio de caso continuación Agentes de muerte

19.4 ¿Qué son los virus, los viroides y los priones?

Un virus consiste en una molécula de ADN o ARN envuelta en una cubierta proteínica
Enlaces con la vida diaria Comensales indeseables
Los virus son parásitos
De cerca ¿Cómo se replican los virus?
Estudio de caso continuación Agentes de muerte
Algunos agentes infecciosos son aún más simples que los virus
Nadie sabe con certeza cómo se originaron estas partículas infecciosas
Estudio de caso otro vistazo Agentes de muerte

19.1 ¿CUÁLES ORGANISMOS SON MIEMBROS DE LOS DOMINIOS ARCHAEA Y BACTERIA?

Los primeros organismos que habitaron la Tierra fueron procariontes, organismos unicelulares que no presentan organelos como núcleo, cloroplastos y mitocondrias. (*Véase* el capítulo 4 en el cual puedes cotejar células procariontes con células eucariontes.) En el transcurso de los primeros 1,500 millones de años o más de la historia de la vida, todas las formas vivas eran procariontes. Incluso en la actualidad, los procariontes son extraordinariamente abundantes. Una gota de agua de mar contiene cientos de miles de organismos procariontes, y una cucharada de tierra contiene miles de millones. El cuerpo humano promedio es el hogar de billones de procariontes, que viven en la piel, en la boca, en el estómago y en los intestinos. En términos de abundancia, los procariontes son la forma de vida predominante en la Tierra.

Las bacterias y las arqueas son fundamentalmente diferentes

Dos de los tres dominios de la vida, **Bacteria** y **Archaea**, incluyen exclusivamente procariontes. Las bacterias y las arqueas son de apariencia superficialmente similar bajo el microscopio, pero tienen sorprendentes diferencias estructurales y bioquímicas que muestran la antiquísima separación evolutiva entre los dos grupos. Por ejemplo, la pared celular de las células bacterianas contiene moléculas de *peptidoglicano*, un polisacárido que también incorpora algunos aminoácidos, que ayuda a fortalecer la pared celular. El peptidoglicano sólo existe en las bacterias, y las paredes celulares de las arqueas carecen de esta sustancia. Bacterias y arqueas también difieren en la estructura y composición de sus membranas plasmáticas, los ribosomas y las ARN polimerasas, al igual que en la mecánica de procesos básicos como la transcripción y la traducción.

Es difícil la clasificación de procariontes dentro de cada dominio

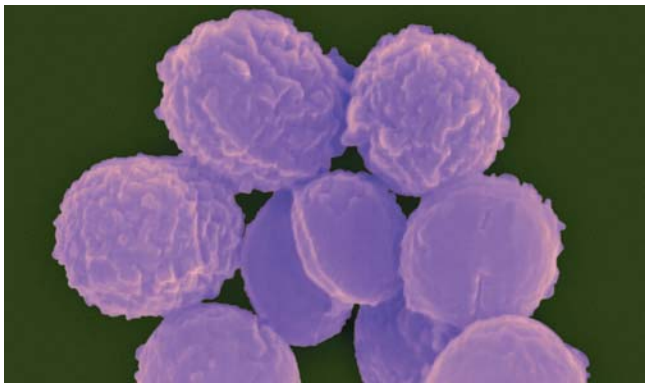
Las notables diferencias entre arqueas y bacterias hacen que la distinción en estos dominios sea un quehacer fácil, pero es más problemático identificar clados (grupos de especies vinculados mediante descendencia a partir de un ancestro común) dentro de cada dominio. El problema surge porque los procariontes son muy pequeños y estructuralmente simples; no presentan la enorme cantidad de diferencias anatómicas que se pueden usar para inferir la historia evolutiva de plantas, animales y otros eucariontes. Por tanto, históricamente, los procariontes se han clasificado con base en características como: forma, medios de locomoción, pigmentos, necesidades nutrimentales, apariencia de sus colonias (grupos de individuos que descienden de una misma célula) y propiedades de tinción. Por ejemplo, la técnica de tinción de Gram permite distinguir dos tipos de construcción de la pared celular de las bacterias. Dependiendo de los resultados de la tinción, estas bacterias se clasifican o como *gram positivas* o como *gram negativas*.

En los últimos años se ha expandido considerablemente la comprensión de la historia evolutiva de los dominios procariontes gracias a las comparaciones de secuencias de nucleótidos de ADN y ARN. Nuevos datos de secuencias dejaron ver que algunos aspectos de las primeras clasificaciones de bacterias y arqueas no reflejaban con precisión la historia evolutiva. Por tanto, los sistemáticos comenzaron a dibujar nuevamente el árbol evolutivo procarionte, pero todavía no llegan a un acuerdo acerca de las relaciones evolutivas dentro de los dominios Bacteria y Archaea. El esfuerzo para desarrollar una sólida clasificación de procariontes sigue siendo un trabajo en progreso.

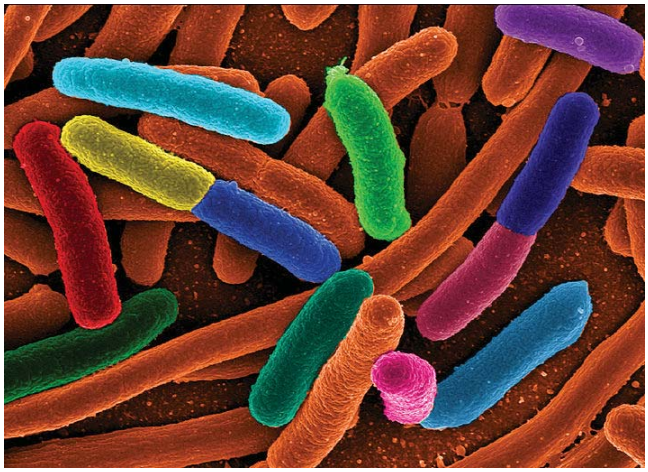
Los procariontes difieren en tamaño y forma

En general, tanto bacterias como arqueas son muy pequeñas, con un diámetro de alrededor de 0.2 a 10 micras. (En comparación, el diámetro de las células eucariontes mide entre 10 y 100 micras). Se podrían reunir alrededor de 250,000 bacterias o arqueas de tamaño promedio en el punto con el que concluye esta oración. Sin embargo, algunas especies de bacterias son de mayor tamaño. La bacteria más grande que se conoce (*Thiomargarita namibiensis*) tiene un diámetro de hasta 700 micras, lo que hace posible verla a simple vista.

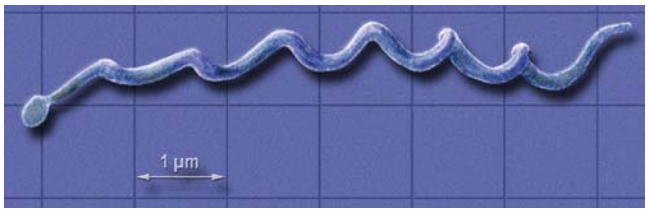
Las paredes celulares que rodean las células procariontes dan su forma característica a diferentes tipos de bacterias y arqueas. Las formas más comunes son esféricas o cocos, de bacilo o bastón y de espirales o sacacorchos (FIGURA 19-1).



(a) Esféricas o cocos



(b) Bacilos o bastón



(c) Espirales o sacacorchos

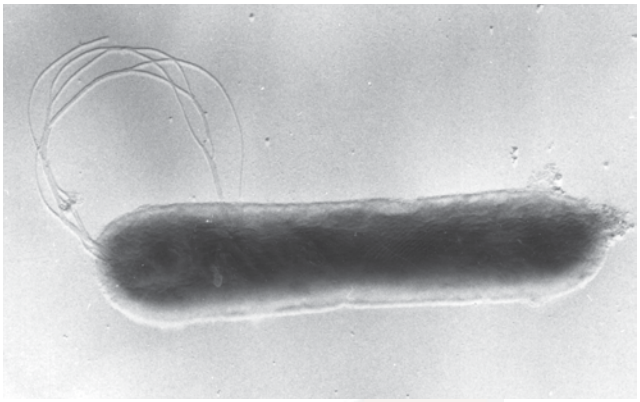
▲ **FIGURA 19-1 Tres formas procariontes comunes** **a)** Bacterias esféricas del género *Micrococcus*, **(b)** bacterias con forma de bastón del género *Escherichia*, y **(c)** bacterias con forma de espirales o sacacorchos del género *Borrelia*.

19.2 ¿CÓMO SOBREVIVEN Y SE REPRODUCEN LOS PROCARIONTES?

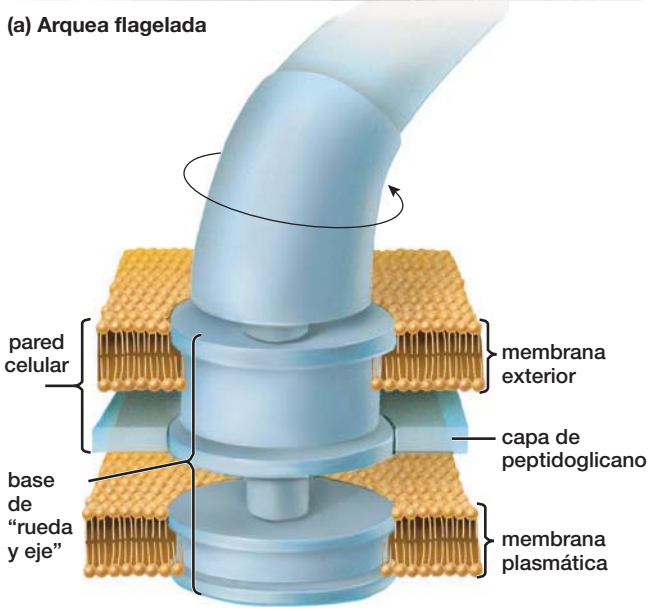
La abundancia de procariontes se debe en buena medida a las adaptaciones que permiten a los miembros de los dos dominios procariontes habitar y aprovechar una extensa gama de ambientes. En esta sección estudiarás algunos de los rasgos que ayudan a los procariontes a sobrevivir y prosperar.

Algunos procariontes son móviles

Muchas bacterias y arqueas se fijan a una superficie o se encuentran pasivamente a la deriva en ambientes líquidos, pero algunas son móviles (pueden cambiar de lugar). Muchos de estos procariontes móviles poseen **flagelos**. Los flagelos de los procariontes pueden presentarse individualmente en un extremo de la célula, en pares (uno en cada extremo de la célula), como un mechón en un extremo de la célula (FIGURA 19-2a) o disgregados por toda la superficie celu-



(a) Arquea flagelada



(b) Estructura del flagelo bacterial

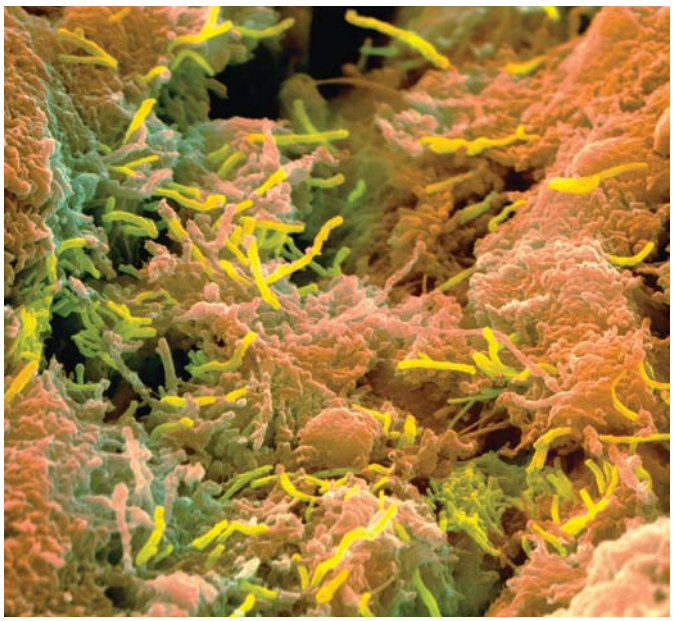
▲ **FIGURA 19-2 El flagelo procariote** **(a)** Una arquea flagelada del género *Aquifex* utiliza sus flagelos para desplazarse hacia ambientes favorables. **(b)** En las bacterias un singular dispositivo de "rueda y eje" ancla el flagelo dentro de la pared celular y la membrana plasmática, de tal manera que el flagelo puede girar con rapidez. Este diagrama representa el flagelo de una bacteria gramnegativa; los flagelos de las bacterias grampositiva carecen de las "ruedas" externas.

lar. Los flagelos pueden girar rápidamente e impulsar al organismo a través de su medio líquido. El empleo de flagelos para moverse permite a los procariontes emigrar hacia nuevos hábitats, desplazarse hacia los nutrimentos y abandonar ambientes desfavorables.

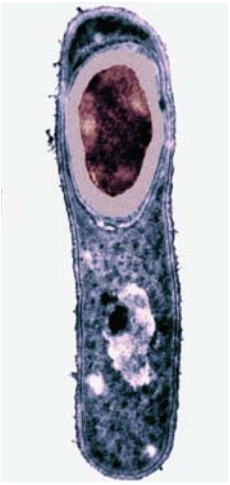
La estructura de los flagelos procariontes es diferente de la estructura de los flagelos eucariontes (*véanse* las páginas 64 y 65 para una descripción del flagelo eucarionte). En los flagelos bacterianos, una estructura distintiva con apariencia de rueda, incrustada en la membrana bacteriana y en la pared celular, hace posible la rotación del flagelo (**FIGURA 19-2b**). Los flagelos de las arqueas son más delgados que los de las bacterias y están hechos de proteínas diferentes. Sin embargo, la estructura de los flagelos de las arqueas aún no se conoce tan bien como la de los flagelos de las bacterias.

Muchas bacterias forman películas en las superficies

La pared celular de ciertas especies procariontes está cubierta de capas pegajosas de material viscoso protector, compuestas de polisacáridos o proteínas, que protege a las células y las ayuda a fijarse a las superficies. En muchas ocasiones, los procariontes de una o más especies que secretan ese material viscoso se reúnen en colonias para formar comunidades denominadas **biopelículas**. Una biopelícula conocida es la placa dental, que forman las bacterias que viven en la boca (**FIGURA 19-3**). La protección que brindan las biopelículas ayuda a las bacterias incrustadas a defenderse de una gran variedad de ataques, incluidos los que lanzan los antibióticos y desinfectantes. Por tanto, las biopelículas formadas por bacterias dañinas para los seres humanos pueden ser muy difíciles de eliminar. Muchas infecciones causadas por bacterias en el cuerpo humano adquieren la forma de biopelículas, incluidas las responsables de la caries dental, las enfermedades de las encías y las infecciones de los oídos.



▲ **FIGURA 19-3 La causa de la caries dental** Las bacterias en la boca de los seres humanos forman una biopelícula viscosa que les permite adherirse al esmalte de los dientes y las protege de las amenazas del ambiente. En esta micrografía son visibles bacterias individuales (en verde o amarillo), incrustadas en la biopelícula café. La biopelícula formada por las bacterias provoca las caries dentales.



▲ **FIGURA 19-4 Las esporas protegen a algunas bacterias** Dentro de una bacteria del género *Clostridium* se formó una endospora resistente, causante de la intoxicación por alimentos potencialmente mortal, conocida como botulismo.

PREGUNTA ¿Qué explicaría la observación de que la mayoría de las especies bacterianas que forman endosporas viven en el suelo?

Las endosporas protectoras permiten a algunas bacterias tolerar condiciones adversas

Cuando las condiciones ambientales se tornan inhóspitas, muchas bacterias con forma de bastón constituyen las estructuras protectoras llamadas **endosporas**. Una endospora, que se forma dentro de una bacteria, contiene material genético y unas cuantas enzimas encerradas dentro de una gruesa capa protectora (**FIGURA 19-4**). Después de formarse la endospora, la célula bacteriana que la contiene se abre, y la espora se libera en el ambiente. La actividad metabólica cesa hasta que la espora encuentra condiciones favorables, momento en que se reanuda el metabolismo y la espora se desarrolla como una bacteria activa.

Las endosporas son resistentes incluso a condiciones ambientales extremas. Algunas resisten la ebullición durante una hora o más. Otras pueden sobrevivir durante lapsos extraordinariamente largos. En el ejemplo más extremo de longevidad, unos científicos descubrieron recientemente endosporas que permanecieron encerradas en una roca durante 250 millones de años. Luego de que con gran cuidado extrajeron las esporas de su "tumba" pétrea, las incubaron en tubos de ensayo. Increíblemente, se

Estudio de caso continuación

Agentes de muerte

Las endosporas son una de las principales causas por las que la enfermedad bacteriana ántrax se convirtió en un agente de terrorismo biológico. La bacteria que causa ántrax forma endosporas, que proporcionan los medios a los terroristas para poderla esparcir. Las esporas pueden almacenarse de manera indefinida y pueden sobrevivir a condiciones extremas que matarían a otros tipos de bacterias. Las esporas de ántrax incluso pueden sobrevivir a la detonación de un aparato explosivo que las esparciría en la atmósfera, donde se mantendrían inactivas pero latentes hasta que una víctima potencial las inhalara.

desarrollaron bacterias vivas a partir de esas antiquísimas esporas, más viejas que los fósiles de dinosaurio más antiguos.

Los procariontes se especializan en hábitats específicos

Los procariontes pueden conquistar prácticamente todos los hábitats, incluidos aquellos donde las condiciones extremas impiden que sobrevivan otras formas de vida. Por ejemplo, algunas bacterias prosperan en ambientes cercanos al punto de ebullición, como en los manantiales calientes del Parque Nacional de Yellowstone (**FIGURA 19-5**). Muchas arqueas viven en medios aún más calientes, incluso en manantiales donde el agua hierve constantemente o en los respiraderos de las profundidades oceánicas, donde se expele agua sobrecalentada a través de fisuras de la corteza terrestre a temperaturas de hasta 110 °C. Los procariontes también poseen la capacidad de sobrevivir a las presiones extremadamente altas que se encuentran bajo la superficie de la Tierra y en ambientes muy fríos, como en el hielo del océano Antártico.

Ni siquiera las condiciones químicas extremas consiguen impedir la invasión de procariontes. Prósperas colonias de bacterias y arqueas habitan en el mar Muerto, donde una concentración de sal siete veces mayor que la de los océanos excluye cualquier otra forma de vida, así como en líquidos que son tan ácidos como el vinagre o tan alcalinos como el amoniaco doméstico. Desde luego, ricas comunidades procariontes también residen en una gama completa de hábitats más moderados, incluso dentro y sobre el cuerpo humano sano.

Sin embargo, ninguna especie procarionte es tan versátil como sugieren estos ejemplos. Efectivamente, la mayoría de los procariontes son especialistas. Una especie de arquea que habita en las fuentes hidrotermales de las profundidades oceánicas, por ejemplo, crece de forma óptima a 106 °C y deja de crecer por completo a temperaturas por abajo de los 90 °C. Es evidente que esta especie no sobreviviría en un hábitat menos extremo. Las bacterias que viven en el cuerpo humano también están especializadas; diferentes especies colonizan la piel, la boca, las vías respiratorias, el intestino grueso y el aparato genitourinario.

▲ FIGURA 19-5 Algunos procariontes prosperan en condiciones extremas Los manantiales calientes albergan bacterias y arqueas que toleran el calor y los minerales. Varias especies de cianobacterias confieren vívidas coloraciones a estos manantiales calientes del Parque Nacional de Yellowstone; cada una está recluida en una zona específica determinada por el intervalo de temperaturas.

PREGUNTA Algunas de las enzimas que tienen usos importantes en los procedimientos de biología molecular se extraen de procariontes que viven en manantiales calientes. ¿Sabes por qué?

¿Te has preguntado...

qué causa el mal aliento?

Los desagradables olores ocasionales del aliento son provocados principalmente por procariontes que viven en la boca. La cálida y húmeda cavidad bucal humana aloja una diversa comunidad microbacteriana, entre las que se encuentran más de 600 especies de procariontes. Muchas de esas especies adquieren energía y nutrimentos al degradar moco, partículas de alimento y células muertas. Los subproductos de esta degradación pueden incluir gases de mal olor, algunos de los cuales también se encuentran en las heces o en los cuerpos en descomposición.

La más alta concentración de procariontes de mal aliento se encuentra en la base de la lengua. Esta ubicación puede ser especialmente hospitalaria para los microbios debido a la acumulación de moco que drena por la parte trasera de la garganta desde la nariz. Por ende, el enjuague bucal que se usa para controlar el mal aliento es más efectivo si se hacen gárgaras con la lengua hacia adelante, de modo que el enjuague bucal pueda llegar a la base de la lengua.

Los procariontes tienen diversos metabolismos

Los procariontes pueden colonizar diferentes hábitats, en gran medida porque han desarrollado diversas rutas metabólicas para adquirir energía y nutrimentos del ambiente. Por ejemplo, en contraste con los eucariontes, muchos procariontes son **anaerobios**, pues no necesitan oxígeno para efectuar su metabolismo. Su capacidad para habitar en ambientes libres de oxígeno permite a los procariontes aprovechar hábitats que son inadecuados para los eucariontes. Algunos procariontes anaerobios, como muchas de las arqueas que habitan en los manantiales calientes y la bacteria que causa el tétanos, en realidad se envenenan con el oxígeno. Otros suelen ser oportunistas: practican la respiración anaeróbica cuando falta oxígeno, pero cambian a la respiración aeróbica (un proceso más eficiente; *véanse* las páginas 130-136) cuando disponen de oxígeno. Desde luego, muchos procariontes son rigurosamente aerobios y requieren oxígeno todo el tiempo.

Ya sean aerobias o anaerobias, distintas especies de procariontes son capaces de extraer energía de una gama sorprendente de sustancias. Los procariontes no sólo subsisten de azúcares, carbohidratos, lípidos y proteínas que normalmente se consideran alimentos, sino que también consumen compuestos que no son comestibles o que incluso son tóxicos para los seres humanos como petróleo, metano (el principal componente del gas natural) y solventes como benceno y tolueno. Los procariontes incluso pueden metabolizar moléculas inorgánicas como son: hidrógeno, azufre, amoniaco, hierro y nitrito. El proceso de metabolizar moléculas inorgánicas puede producir subproductos que son utilizados por otros organismos. Por ejemplo, algunas bacterias liberan en el suelo sulfatos o nitratos, que son nutrimentos fundamentales para las plantas.

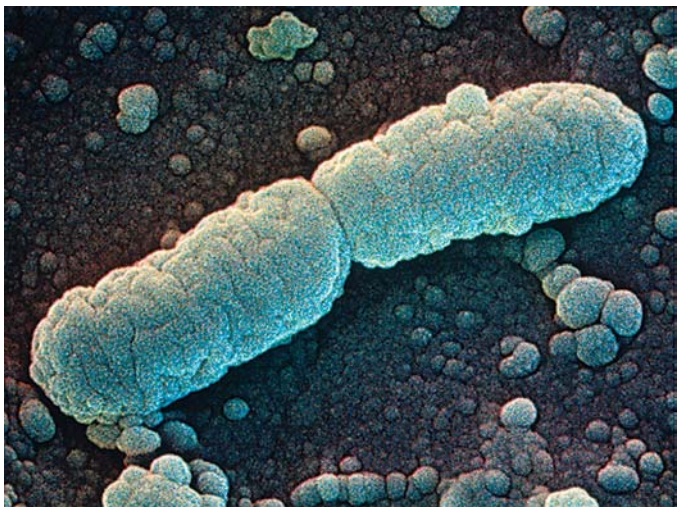
Algunas especies de bacterias, como las *cianobacterias* (**FIGURA 19-6**), llevan a cabo la fotosíntesis para captar energía directamente de la luz solar. Del mismo modo que las plantas verdes, las bacterias fotosintéticas poseen clorofila. La mayoría de las especies producen oxígeno como un subproducto de la fotosíntesis, pero algunas, conocidas como bacterias sulfurosas, utilizan ácido sulfhídrico (H_2S) en vez de agua (H_2O) en la fotosíntesis y liberan azufre en lugar de oxígeno. Hasta el momento no se conocen arqueas fotosintéticas.

▲ **FIGURA 19-6 Cianobacterias** Micrografía de filamentos cianobacteriales.

Los procariontes se reproducen mediante fisión binaria

La mayoría de los procariontes se reproducen de manera asexual por medio de **fisión binaria**, una forma de división celular que es mucho más simple que la división celular mitótica (*véanse* las páginas 152-155). La fisión binaria produce copias genéticamente idénticas de la célula original (**FIGURA 19-7**). En condiciones ideales, una célula procarionte se reproduce aproximadamente una vez cada 20 minutos, por lo que puede dar origen a miles de trillones (10^{21}) de descendientes en un solo día. Esta rápida reproducción permite a los procariontes explotar hábitats temporales, como un charco de lodo o un budín tibio.

La elevada tasa de reproducción también permite a las poblaciones bacterianas desarrollarse rápidamente. Recuerda que muchas mutaciones, que son la fuente de la variabilidad genética, son producto de errores en la replicación del ADN durante la división celular (*véanse* las páginas 159, 162). Por consiguiente, la rápida y repetida división celular de los procariontes ofrece amplias oportunidades para el surgimiento de nuevas mutaciones, y también permite que aquellas mutaciones que aumentan las posibilidades de supervivencia se transmitan rápidamente.



▲ **FIGURA 19-7 Reproducción en los procariontes** Las células procariontes se reproducen de forma asexual mediante fisión binaria. En esta micrografía electrónica a color se observa la división de la *Escherichia coli*, un habitante normal del intestino humano.

PREGUNTA ¿Cuál es la principal ventaja de la fisión binaria, en comparación con la reproducción sexual?

Los procariontes son capaces de intercambiar material genético sin reproducirse

Aunque los procariontes por lo general se reproducen asexualmente y no involucran recombinación genética, algunas bacterias y arqueas intercambian material genético. En estas especies, el ADN se transfiere de un donador a un receptor durante un proceso que se llama **conjugación**. Las membranas plasmáticas celulares de dos procariontes en conjugación se fusionan temporalmente para formar un puente citoplasmático a través del cual se transfiere el ADN. En las bacterias, las células donadoras utilizan unas extensiones especializadas, llamadas *pelos sexuales*, que se adhieren a la célula receptora para acercarla y facilitar la conjugación (**FIGURA 19-8**). La conjugación produce nuevas combinaciones genéticas que permiten que las bacterias resultantes sobrevivan en una gran variedad de condiciones. En algunos casos es posible que el material genético se intercambie incluso entre bacterias de diferentes especies.

Una gran parte del ADN que se transfiere durante la conjugación bacteriana se encuentra dentro de una estructura llamada **plásmido**, que es una pequeña molécula circular de ADN que está separada del cromosoma bacteriano. Los plásmidos portan genes de resistencia a los antibióticos o alelos de genes que también están presentes en el cromosoma bacteriano principal. Como se describe en el capítulo 13, los investigadores en el campo de la genética molecular han utilizado extensamente los plásmidos bacterianos.

19.3 ¿CÓMO AFECTAN LOS PROCARIONTES A SERES HUMANOS Y A OTRAS ESPECIES?

Aunque en general son invisibles a los ojos, los procariontes desempeñan un papel crucial en la vida sobre la Tierra. Las plantas y los animales (incluidos los seres humanos) dependen por completo de los procariontes. Éstos ayudan a plantas y animales a obtener nutrimentos vitales, y también contribuyen a descomponer y reciclar desperdicios y organismos muertos. La humanidad no podría sobrevivir sin los procariontes, pero su efecto sobre los seres humanos no siempre

▲ **FIGURA 19-8 Conjugación: "apareamiento" procarionte** Durante la conjugación, un procarionte actúa como donador al transferir ADN al receptor. En esta micrografía, un par de *Escherichia coli* se conectan mediante un largo pelo sexual. El pelo sexual se retraerá, atrayendo a la bacteria receptora (a la derecha) hacia la bacteria donadora. La bacteria donadora está cubierta con pelos no sexuales, que le ayudan a adherirse a las superficies.

es benéfico. Algunas de las enfermedades más mortales para los seres humanos son causadas por algunos procariontes.

Los procariontes desempeñan papeles importantes en la nutrición animal

Muchos organismos eucariontes dependen de una estrecha asociación con los procariontes. Por ejemplo, la mayoría de los animales que comen hojas (como el ganado, los conejos, los koalas y los ciervos) no son capaces de digerir por sí solos la celulosa, el principal componente de las paredes celulares de las plantas. Por ello, estos animales dependen de ciertas bacterias que poseen la capacidad inusual de degradar la celulosa. Algunas de estas bacterias viven en los aparatos digestivos de los animales, donde ayudan a liberar los nutrimentos del tejido de las plantas que los animales no pueden descomponer. Sin estas bacterias, los animales que se alimentan de las hojas no podrían sobrevivir.

Los procariontes tienen repercusiones importantes en la nutrición humana. Muchos alimentos, como el queso, el yogur y la col agria, se producen gracias a la acción de las bacterias. También en los intestinos humanos habitan bacterias, que se alimentan de comida sin digerir y sintetizan algunas vitaminas como la K y B_{12}, que luego absorbe el cuerpo humano.

Los procariontes captan el nitrógeno que necesitan las plantas

Los seres humanos no sobrevivirían sin plantas, y éstas a su vez dependen por completo de las bacterias. En particular, las plantas son incapaces de captar el nitrógeno del depósito más abundante de ese elemento: la atmósfera. Sin embargo, las plantas necesitan nitrógeno para crecer. Para obtenerlo, utilizan a las **bacterias fijadoras de nitrógeno** o nitrificantes, que viven tanto en el suelo como en nódulos especializados, que son pequeños bultos redondos en las raíces de ciertas plantas (como las leguminosas, que incluyen: alfalfa, soja, lupino y trébol; **FIGURA 19-9**). Las bacterias fijadoras de nitrógeno toman nitrógeno gaseoso (N_2) del aire atrapado en el suelo y lo combinan con hidrógeno para producir el ión amonio (NH_4^+), un compuesto nitrogenado que las plantas pueden utilizar directamente.

Los procariontes son los recicladores de la naturaleza

Los procariontes también desempeñan un papel fundamental en el reciclado de desperdicios, la mayoría de ellos obtienen energía al degradar complejas moléculas orgánicas (moléculas que contienen carbono e hidrógeno). Tales procariontes encuentran una vasta fuente de moléculas orgánicas en los productos de desecho y en los cadáveres de plantas y animales. Al consumir y, por consiguiente, degradar los desperdicios, los procariontes evitan que los desechos se acumulen en el ambiente. Además, la degradación que realizan los procariontes libera los nutrimentos que contienen los desechos. Una vez liberados los nutrimentos están otra vez disponibles para que sean reutilizados por los organismos vivos.

Los procariontes realizan su servicio de reciclaje dondequiera que se encuentre materia orgánica. Su labor de degradación es fundamental en lagos y ríos, en los océanos, así como en el suelo y las aguas subterráneas de bosques, sabanas, desiertos y otros ambientes terrestres. El reciclaje de los nutrimentos que realizan los procariontes y otros desintegradores provee la base para la continuación de la vida en la Tierra.

Los procariontes pueden reducir la contaminación

Una gran parte de los contaminantes generados como subproductos de la actividad humana son compuestos orgánicos. Como tales, estos contaminantes sirven potencialmente como alimento para arqueas y bacterias. De hecho, consumen muchos de ellos; la gran variedad de compuestos que consumen los procariontes es extraordinaria. Casi cualquier cosa que puedan sintetizar los seres

(a) Nódulos en raíces

(b) Bacterias fijadoras de nitrógeno dentro de los nódulos

▲ **FIGURA 19-9 Bacterias fijadoras de nitrógeno en los nódulos radiculares** **(a)** Unas cámaras especiales, llamadas nódulos, en las raíces de una leguminosa brindan un ambiente protegido y constante a las bacterias fijadoras de nitrógeno. **(b)** Esta micrografía electrónica de barrido muestra las bacterias fijadoras de nitrógeno en las células del interior de los nódulos.

PREGUNTA Si todos los procariontes fijadores de nitrógeno de la Tierra murieran súbitamente, ¿qué sucedería con la concentración del gas nitrógeno en la atmósfera?

humanos es susceptible de degradación por parte de algún procarionte, incluidos los detergentes, muchos pesticidas tóxicos y dañinos químicos industriales, como el benceno y el tolueno.

Los procariontes incluso pueden degradar el petróleo. Poco después de que el buque cisterna *Exxon Valdez* derramara 40 millones de litros de petróleo crudo en 1989 en el estrecho del Prince William Sound, Alaska, algunos investigadores rociaron las playas contaminadas de petróleo con un fertilizante que favorecía el crecimiento de poblaciones naturales de bacterias que se alimentan de petróleo. Al cabo de 15 días, la cantidad de petróleo esparcido en dichas playas se habían reducido notablemente en comparación con las zonas no rociadas.

El proceso en el que se usan organismos vivos para acelerar la degradación de contaminantes se conoce como **biorremediación**. Métodos mejorados de biorremediación podrían aumentar drásticamente la capacidad para limpiar sitios contaminados con desperdicios tóxicos, así como los mantos acuíferos contaminados. En consecuencia, un alto porcentaje de la investigación actual se dedica a identificar las especies procariontes que son especialmente eficaces en la biorremediación y descubrir métodos prácticos para manipular estos organismos con el fin de mejorar su efectividad.

Algunas bacterias representan una amenaza para la salud de los seres humanos

A pesar de los beneficios que brindan algunas bacterias, los hábitos alimenticios de ciertas bacterias amenazan la salud y el bienestar. Estas bacterias **patógenas** (causantes de enfermedades) sintetizan sustancias tóxicas que producen los síntomas de la enfermedad. (Hasta ahora no se ha identificado ninguna arquea patógena.)

Algunas bacterias anaerobias producen venenos peligrosos

Algunas bacterias producen toxinas que atacan al sistema nervioso. Una de estas toxinas la produce *Clostridium tetani*, la bacteria causante del tétanos, una enfermedad en ocasiones mortal, cuyos síntomas incluyen dolorosas contracciones musculares involuntarias en todo el cuerpo. *C. tetani* es una bacteria anaerobia que sobrevive en forma de esporas hasta que se introduce en un ambiente favorable libre de oxígeno. Una profunda herida punzante puede permitir que la bacteria del tétanos penetre en un cuerpo humano y llegue a un lugar donde estará protegida del contacto con oxígeno. A medida que se multiplica, la bacteria libera su toxina en el torrente sanguíneo del cuerpo.

Los seres humanos combaten las enfermedades bacterianas antiguas y recientes

Las enfermedades bacterianas han tenido importantes repercusiones en la historia de la humanidad. Quizá el ejemplo más dramático es la peste bubónica, o "peste negra", que causó la muerte a 100 millones de personas a mediados del siglo XIV. En muchas partes del mundo falleció una tercera parte de la población o más. La causante de la peste bubónica es una bacteria enormemente infecciosa que es diseminada por pulgas que se alimentan de ratas infectadas y luego se mudan a huéspedes humanos. Si bien la peste bubónica no ha resurgido como epidemia a gran escala, cada año se diagnostican en el mundo de 2,000 a 3,000 casos de pacientes con esta enfermedad.

Algunas bacterias patógenas parecen surgir de improviso. La enfermedad de Lyme, por ejemplo, era desconocida hasta 1975. La causa de este padecimiento, así llamado por la población de Old Lyme, Connecticut, donde se describió por primera vez, es la bacteria en forma de espiral *Borrelia burgdorferi*. El portador de la bacteria es la garrapata del venado, que la transmite a los seres humanos a los que muerde. En un principio, los síntomas se parecen a los de la gripe: escalofríos, fiebre y dolor corporal. Si no se recibe tratamiento, semanas o meses después la víctima experimenta salpullido, ataques de artritis y, en algunos casos, anormalidades cardiacas y del sistema nervioso. Tanto los médicos como el público en general están cada vez más familiarizados con esta enfermedad, por lo que cada vez más pacientes reciben tratamiento antes de que aparezcan síntomas graves.

Quizá los organismos patógenos más frustrantes son aquellos que regresan mucho tiempo después de considerar que estaban bajo control. La tuberculosis, una enfermedad bacteriana que alguna vez se erradicó casi por completo en los países desarrollados, está resurgiendo en Estados Unidos y en otras partes del mundo. Dos enfermedades bacterianas de transmisión sexual, como son la gonorrea y la sífilis, han alcanzado proporciones epidémicas alrededor del mundo. El cólera, una enfermedad bacteriana que se transmite por medio del agua y que aparece cuando las aguas negras contaminan el agua potable o las zonas de pesca, está bajo control en los países desarrollados, pero sigue siendo un gran asesino en las partes más pobres del mundo.

Algunas especies bacterianas comunes pueden ser dañinas

Algunas bacterias patógenas están tan extendidas y son tan comunes que quizá nunca sea posible librarse de sus efectos nocivos. Por ejemplo, diferentes formas de la abundante bacteria estreptococo producen diversas enfermedades. Un tipo de estreptococo provoca caries. Otro es el responsable de la neumonía al estimular una respuesta inmunitaria que obstruye los pulmones con fluidos. Otra forma de estreptococo se ha vuelto famosa y es conocida como la "bacteria carnívora". Año con año, alrededor de 500 a 1,000 estadounidenses son víctimas de fascitis necrotizante (que es el nombre correcto de la infección que "come carne"), y alrededor de 15% de ellos fallecen. Los estreptococos penetran por lesiones de la piel y producen toxinas que, o destruyen la carne directamente o estimulan un ataque desaforado por parte del sistema inmunitario contra las propias células del cuerpo. Una extremidad puede quedar destruida en cuestión de horas y en algunos casos sólo una amputación consigue detener la rápida destrucción de los tejidos. En otros casos, estas raras infecciones estreptocócicas invaden todo el cuerpo y provocan la muerte en cuestión de días.

Estudio de caso continuación

Agentes de muerte

La toxina botulínica es una toxina bacterial que podría convertirse en arma biológica. Esta neurotoxina paralizante la produce la bacteria anaerobia *Clostridium botulinum* y se presenta de manera neutral en el suelo, pero también puede proliferar en un contenedor cerrado de alimento enlatado que se esterilizó de manera inadecuada. Dicho *C. botulinum* que se presenta en los alimentos es peligrosa porque la toxina botulínica está entre las sustancias más tóxicas conocidas; sólo se necesita un gramo para matar a 15 millones de personas. Por desgracia, esta toxicidad puede atraer la atención de terroristas potenciales. Los expertos en bioterrorismo advierten que la toxina botulínica podría propagarse de manera intencional en alimentos o como un aerosol para difundirse en el aire. Tratar a las víctimas de una epidemia de botulismo a gran escala plantearía un reto enorme a las instituciones de atención médica.

Una de las bacterias más comunes que habitan en el aparato digestivo humano es la *Escherichia coli*, que también es capaz de provocar daño. Diferentes poblaciones de *E. Coli* pueden diferir genéticamente y algunas de tales diferencias genéticas transforman esta especie usualmente benigna en patógena. Una cepa particularmente notoria, conocida como O157:H7, infecta a alrededor de 70,000 estadounidenses cada año, y unos 60 de ellos mueren a causa de sus efectos. La mayoría de las infecciones por O157:H7 resultan de consumir carne de res contaminada. Aproximadamente un tercio del ganado vacuno en Estados Unidos tiene la cepa O157:H7 en sus intestinos, y la bacteria puede transmitirse a los seres humanos cuando un matadero inadvertidamente muele parte de los intestinos de un animal para obtener carne para hamburguesas. Productos como lechuga, espinacas y tomates también pueden contaminarse con O157:H7 si los campos de cultivo están expuestos a heces animales transportadas en el polvo o escurrimientos desde granjas o pastizales cercanos. Una vez en el aparato digestivo del ser humano, la bacteria O157:H7 se adhiere firmemente a la pared del intestino y comienza a liberar una toxina que causa sangrado intestinal y se propaga a otros órganos a los que también provoca daños. La mejor defensa contra la O157:H7 es cocer perfectamente toda la carne que se va a consumir. (Para más consejos acerca de cómo protegerte de las bacterias en los alimentos, *véase* la sección "Enlaces con la vida diaria: Comensales indeseables".)

19.4 ¿QUÉ SON LOS VIRUS, LOS VIROIDES Y LOS PRIONES?

A pesar de que las partículas conocidas como **virus** con frecuencia se encuentran en estrecha asociación con organismos vivos, la mayoría de los biólogos no consideran que tengan vida ya que carecen de muchos de los rasgos específicos de la vida. Por ejemplo, no son células ni se componen de células. Más aún, son incapaces de cumplir por sí solos tareas básicas que las células vivas desempeñan comúnmente. Los virus carecen de ribosomas que les permitan fabricar proteínas, tampoco tienen citoplasma ni son capaces de sintetizar moléculas orgánicas, ni de extraer y utilizar la energía almacenada en tales moléculas. No poseen membranas propias y no pueden crecer ni reproducirse por sí solos. La simplicidad de los virus parece situarlos fuera del mundo de los seres vivos.

Un virus consiste en una molécula de ADN o ARN envuelta en una cubierta proteínica

Los virus son diminutos; la mayoría incluso son mucho más pequeños que la célula procarionte más pequeña (**FIGURA 19-10**). Una partícula viral es tan pequeña (de 0.05 a 0.2 micras de diámetro) que sólo se puede ver bajo la enorme potencia de amplificación de un microscopio electrónico. Con esa amplificación es posible observar las diversas formas que los virus adoptan (**FIGURA 19-11**).

Enlaces con *la vida diaria*

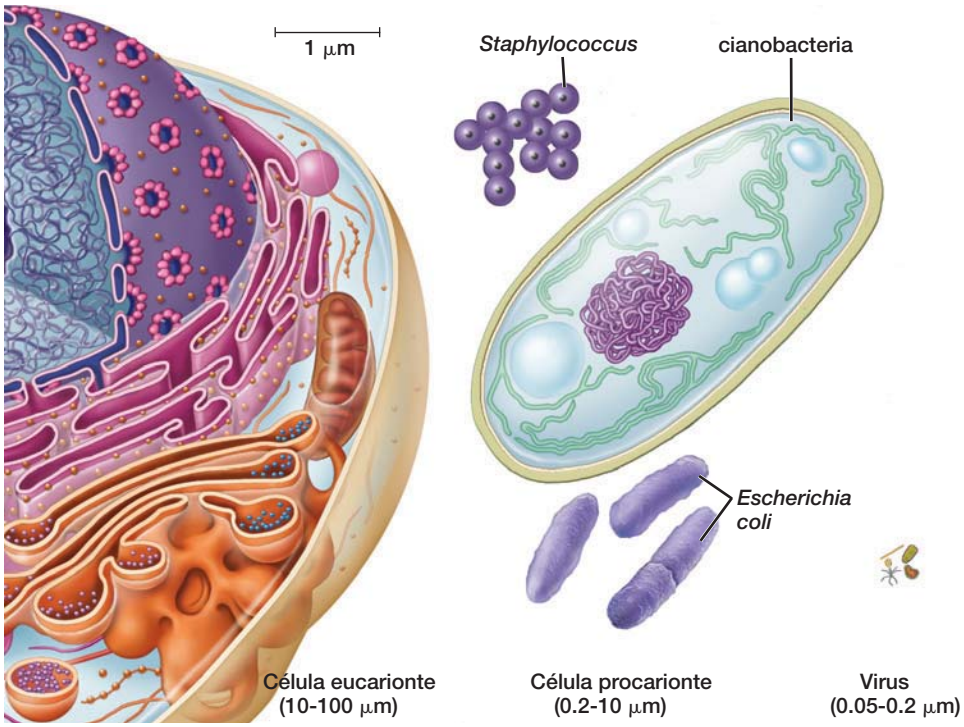
Comensales indeseables

Aunque la posibilidad de un ataque con armas biológicas es aterradora, tienes una probabilidad mucho mayor de encontrar microorganismos dañinos en una fuente más cotidiana: tu comida. Los nutrimentos que consumes durante las comidas y al saborear botanas también representan una fuente de sustento para una gran variedad de bacterias y protistas causantes de enfermedades. Algunos de estos comensales invisibles podrían acompañar tu almuerzo al sistema digestivo e instalarse ahí provocando síntomas desagradables. Los Centers for Disease Control and Prevention (Centros para el Control y la Prevención de Enfermedades) estiman que entre la población estadounidense anualmente se registran 76 millones de casos de enfermedades provocadas por ingesta de alimentos, lo que resulta en 325,000 hospitalizaciones y 5,200 muertes.

Las bacterias son las responsables más frecuentes de las enfermedades provocadas por el consumo de alimentos. Las especies de los géneros *Escherichia* (en especial la variante O157:H7 de *E. coli*), *Salmonella*, *Listeria*, *Streptococcus* y *Campylobacter* son responsables de un número especialmente grande de enfermedades, siendo la *Campylobacter* la que en la actualidad es la responsable del mayor número de víctimas.

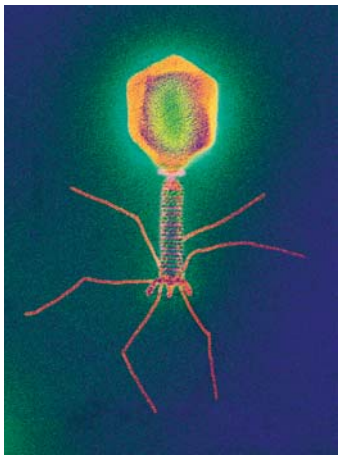
¿Cómo puedes protegerte de las bacterias y protistas que comparten tus provisiones de alimento? Muy fácil: limpia, cuece y enfría. Limpiar ayuda a prevenir que los microorganismos patógenos se propaguen. Lava tus manos antes de preparar los alimentos y lava todos los utensilios y tablas de cortar después de preparar cada alimento. Una buena cocción es la mejor manera de exterminar cualquier bacteria o protista presente en los alimentos. Las carnes, en particular, deben pasar por un buen proceso de cocción; evita comer carne que aún tenga color rosado en el interior (**FIGURA E19-1**). El pescado debe cocinarse hasta que se vea opaco y se pueda cortar fácilmente con un tenedor; hay que cocer los huevos hasta que tanto la clara como la yema estén firmes. Por último, mantén fríos los alimentos. Los microorganismos patógenos se reproducen con mayor rapidez a temperaturas entre 4 y 60 °C. Por ello, lleva tus alimentos directamente de la tienda a la casa y guárdalos en el refrigerador o congelador tan pronto como sea posible. Nunca dejes la comida cocinada sin refrigeración por más de dos horas. Descongela los alimentos en el refrigerador, no a temperatura ambiente. Un poco de atención a la seguridad en los alimentos puede salvarte de muchos huéspedes indeseables en tu comida.

▲ **FIGURA E19-1 La carne de res a media cocción es un paraíso para las bacterias peligrosas**

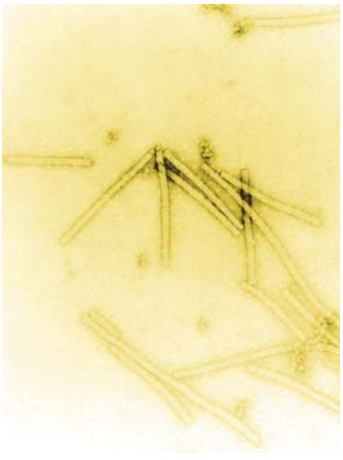


▶ **FIGURA 19-10 Tamaño de los microorganismos** Tamaño relativo de células eucariontes, procariontes y virus (1 μm = 1/1,000 de milímetro).

(a) Virus de la rabia



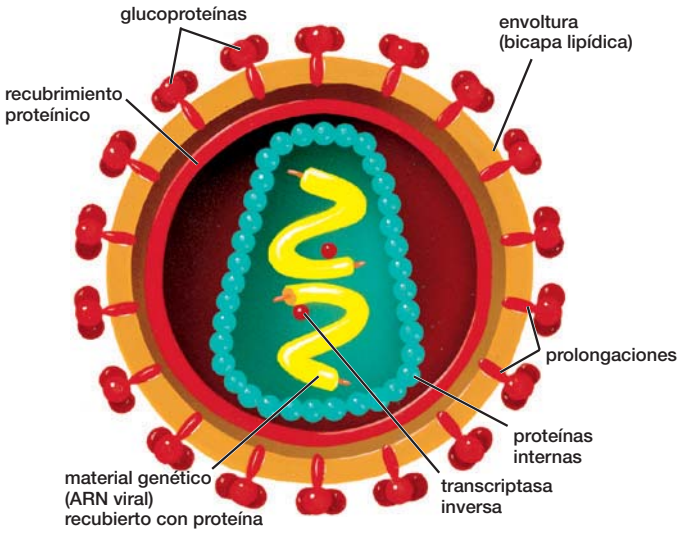
(b) Bacteriófago



(c) Virus del mosaico del tabaco

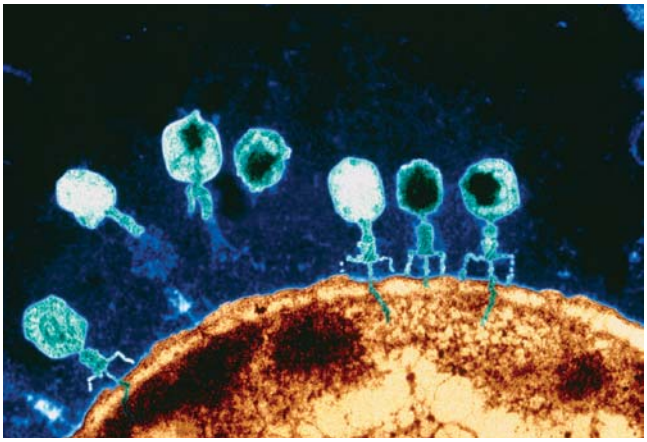
(d) Virus de la influenza

▶ **FIGURA 19-11 Los virus tienen diversas formas** La forma viral está determinada por la naturaleza de la cubierta proteínica del virus.



▲ FIGURA 19-12 Estructura y replicación virales Corte transversal de VIH, el virus causante del sida. En el interior, un recubrimiento proteínico rodea el material genético y moléculas de transcriptasa inversa, una enzima que cataliza la transcripción de ADN a partir de la hebra de ARN viral después que el virus entra en la célula huésped. Este virus está entre los que también tienen una envoltura externa que se forma a partir de la membrana plasmática de la célula huésped. Unas prolongaciones de glicoproteína (proteína y carbohidrato) se proyectan desde la envoltura y ayudan al virus a adherirse a su célula huésped.

PREGUNTA ¿Por qué los virus son incapaces de replicarse fuera de una célula huésped?



▲ FIGURA 19-13 Algunos virus infectan bacterias En esta micrografía electrónica se observan bacteriófagos que atacan a una bacteria. Los bacteriófagos inyectan su material genético en el interior, y dejan sus recubrimientos proteínicos adheridos a la pared celular bacteriana.

PREGUNTA En biotecnología a menudo se utilizan virus para transferir genes entre células de distintas especies. ¿Qué propiedades de los virus los hacen útiles para este propósito?

Los virus constan de dos partes principales: una molécula de material hereditario y un recubrimiento proteínico que envuelve a la molécula. Dependiendo del tipo de virus, la molécula hereditaria puede ser o ADN o ARN, ya sea de una sola hebra o de doble hebra, lineal o circular. El recubrimiento proteínico puede estar rodeado de una envoltura formada a partir de la membrana plasmática de la célula huésped (**FIGURA 19-12**).

Los virus son parásitos

Los parásitos viven sobre otros organismos causándoles daño en el proceso, es por ello que los virus son parásitos de las células vivas. Un virus sólo puede reproducirse dentro de una célula **huésped**, nombre que recibe una célula que ha sido invadida por un virus u otro agente infeccioso. La replicación viral inicia cuando un virus penetra en la célula huésped; después de que el virus penetra, el material genético viral toma el control metabólico. La célula huésped "secuestrada" usa las instrucciones codificadas en los genes virales para producir los componentes de nuevos virus. Las piezas se ensamblan rápidamente, y un ejército de nuevos virus brota dispuesto a invadir y conquistar células vecinas (*véase* la sección "De cerca: ¿Cómo se replican los virus?" en la página 366).

Los virus tienen huéspedes específicos

Cada tipo de virus se especializa en atacar células huésped específicas. Hasta donde se sabe, ningún organismo es inmune a todos los virus, incluso las bacterias sucumben víctimas de invasores virales llamados **bacteriófagos** (**FIGURA 19-13**). Los bacteriófagos pronto se considerarán importantes para tratar enfermedades provocadas por bacterias, dado que muchas bacterias causantes de enfermedades se han vuelto cada vez más resistentes a los antibióticos. Los tratamientos basados en bacteriófagos también podrían tomar ventaja de la especificidad de los virus, al atacar sólo bacterias específicas y no a las muchas otras bacterias en el cuerpo que son inofensivas o benéficas.

En los organismos multicelulares, como plantas y animales, distintos virus se especializan en atacar tipos particulares de células. Los virus que provocan el resfriado común, por ejemplo, atacan las membranas de las vías respiratorias, y el virus de la rabia ataca las células nerviosas. Un tipo de virus de herpes se especializa en las membranas mucosas de la boca y los labios, y produce fuegos labiales; mientras que un segundo tipo produce úlceras similares en o cerca de los genitales. Los virus del herpes se establecen de forma permanente en el cuerpo y brotan periódicamente (por lo general en momentos de estrés) como úlceras infecciosas. La devastadora enfermedad llamada sida (síndrome de inmunodeficiencia adquirida), que inutiliza el sistema inmunitario del organismo, es causada por un virus que ataca un tipo específico de leucocitos que controlan la respuesta inmunitaria del cuerpo. Los virus también se han vinculado con ciertos tipos de cánceres, como: la leucemia de células T (un cáncer de los leucocitos), el de hígado y el cervical.

Las infecciones virales son difíciles de combatir

Puesto que los virus están estrechamente ligados a la maquinaria celular de su huésped, es muy difícil tratar las enfermedades que ocasionan, ya que los antibióticos, que usualmente son efectivos contra muchas infecciones bacterianas, resultan inútiles contra los virus. Además, los agentes antivirales pueden destruir tanto células huésped como virus. Sin embargo, a pesar de la dificultad de atacar a los virus que "se esconden" dentro de las células, se han desarrollado algunos medicamentos antivirales. Muchos de estos medicamentos destruyen o bloquean la función de las enzimas que los virus que se desea combatir requieren para replicarse.

De cerca *¿Cómo se replican los virus?*

Los virus se multiplican, o replican, utilizando su propio material genético que, según el virus, consiste en ARN o ADN de hebra sencilla o doble. Este material sirve como plantilla (o plano) para las proteínas virales y el material genético necesarios para crear nuevos virus. En la replicación también pueden participar enzimas virales, pero el proceso en conjunto depende de la maquinaria bioquímica que la célula huésped utiliza para elaborar sus propias proteínas y replicar su propio ADN. Los virus no pueden replicarse fuera de células vivas.

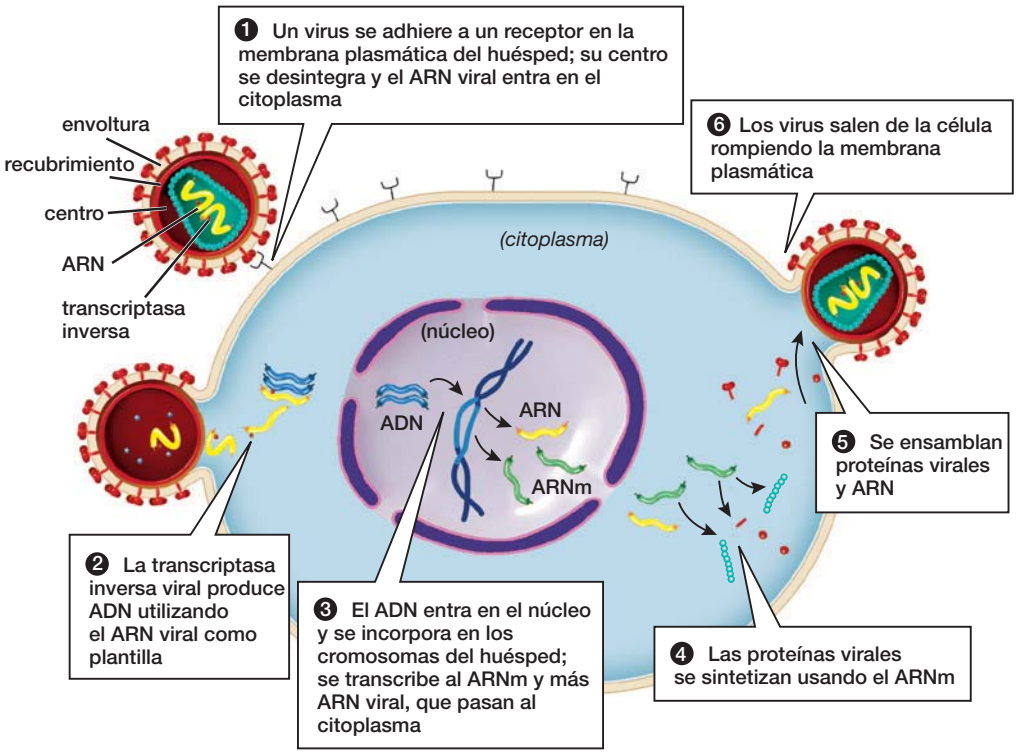
El proceso de replicación viral varía considerablemente entre los diferentes tipos de virus, pero la mayoría de las formas de replicación son variaciones de una secuencia general de eventos:

Penetración Para replicarse, un virus debe entrar en una célula huésped. Algunos virus son fagocitados por la célula huésped (endocitosis mediada por receptor) después de ligarse a receptores en la membrana plasmática de la célula que estimula la endocitosis. Otros virus están recubiertos con una envoltura capaz de fusionarse con la membrana del huésped. A continuación, el material genético viral se libera en el citoplasma.

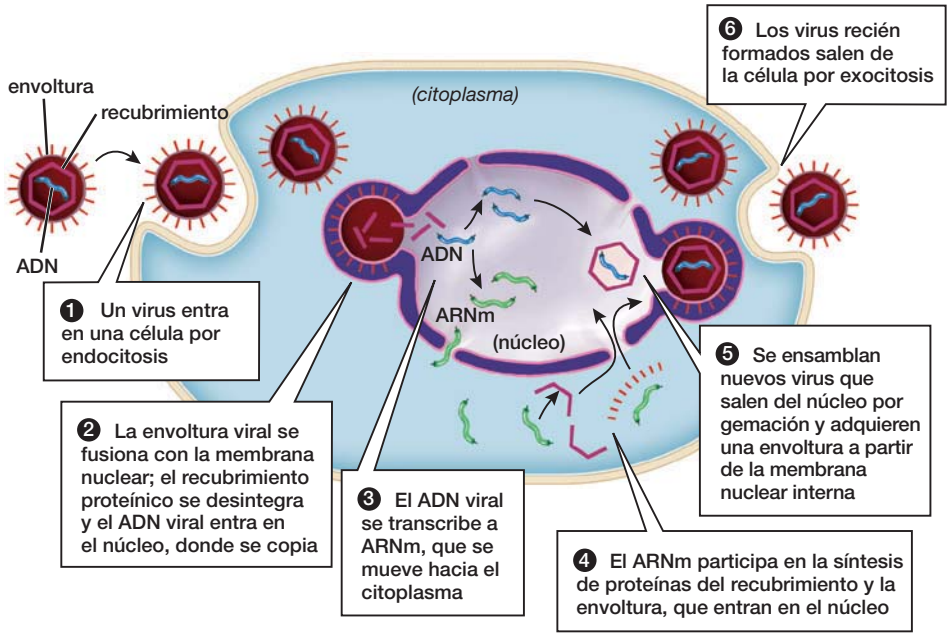
Síntesis Los virus alteran la maquinaria de síntesis de proteínas de la célula huésped para producir muchas copias de las proteínas del virus, y el material genético del virus se replica muchas veces. La transcripción del genoma viral a ARN mensajero usa nucleótidos de la célula huésped, y la síntesis de proteínas usa los ribosomas, ARN de transferencia y aminoácidos de la célula huésped.

Ensamblado El material genético y las enzimas virales quedan envueltas por su recubrimiento proteínico.

Liberación Los virus emergen de la célula huésped por "gemación" desde la membrana celular o por ruptura de la célula.


1 Un virus se adhiere a un receptor en la membrana plasmática del huésped; su centro se desintegra y el ARN viral entra en el citoplasma
envoltura
recubrimiento
centro
ARN
transcriptasa inversa
(citoplasma)
(núcleo)
ADN
ARN
ARNm
6 Los virus salen de la célula rompiendo la membrana plasmática
5 Se ensamblan proteínas virales y ARN
2 La transcriptasa inversa viral produce ADN utilizando el ARN viral como plantilla
3 El ADN entra en el núcleo y se incorpora en los cromosomas del huésped; se transcribe al ARNm y más ARN viral, que pasan al citoplasma
4 Las proteínas virales se sintetizan usando el ARNm

(a) El virus VIH, un retrovirus, invade un glóbulo blanco o leucocito


6 Los virus recién formados salen de la célula por exocitosis
envoltura
recubrimiento
(citoplasma)
ADN
ARNm
(núcleo)
1 Un virus entra en una célula por endocitosis
2 La envoltura viral se fusiona con la membrana nuclear; el recubrimiento proteínico se desintegra y el ADN viral entra en el núcleo, donde se copia
3 El ADN viral se transcribe a ARNm, que se mueve hacia el citoplasma
4 El ARNm participa en la síntesis de proteínas del recubrimiento y la envoltura, que entran en el núcleo
5 Se ensamblan nuevos virus que salen del núcleo por gemación y adquieren una envoltura a partir de la membrana nuclear interna

(b) Un virus de herpes, un virus con ADN de doble hebra, invade una célula epitelial

▲ FIGURA E19-2 ¿Cómo se replican los virus?

Aquí se representan dos tipos de ciclo de vida de los virus. En la FIGURA E19-2a se ilustra el virus de inmunodeficiencia humana (VIH), el *retrovirus* que causa el sida. Los retrovirus se llaman así porque en un paso clave de su replicación utilizan ARN de hebra sencilla como plantilla para elaborar ADN de hebra doble, un proceso que invierte la ruta normal de ADN a ARN. Los retrovirus logran esta transcripción inversa mediante una enzima viral denominada *transcriptasa inversa*. En la FIGURA E19-2b se ilustra el virus del herpes, que contiene ADN de hebra doble que se transcribe a ARNm.

Estudio de caso continuación

Agentes de muerte

La dificultad para tratar infecciones virales vuelve problemática la posibilidad de armas biológicas basadas en virus. De particular preocupación es el virus de la viruela. La viruela se erradicó como enfermedad de ocurrencia natural, y los únicos cultivos conocidos del virus se mantienen en dos laboratorios gubernamentales bien resguardados, uno en Rusia y otro en Estados Unidos; no obstante, es posible que existan otras muestras en ubicaciones desconocidas. Dada esta posibilidad, los planes para destruir las existencias restantes del virus se han pospuesto indefinidamente para que los virus almacenados puedan utilizarse en la investigación para desarrollar una vacuna más efectiva contra la viruela.

Por desgracia, la mayoría de los medicamentos antivirales proporcionan beneficios limitados debido a que muchos virus rápidamente desarrollan resistencia a ellos. Las altas tasas de mutación entre los virus se deben en parte a que muchos virus carecen de mecanismos para corregir los errores ocurridos durante la replicación del material genético. Por tanto, es común que, cuando se ataca una población de virus con un antiviral, surja una mutación que les confiera resistencia al medicamento. Los virus resistentes prosperan y se replican en grandes cantidades, transmitiéndose a nuevos huéspedes humanos. Finalmente, los virus resistentes predominan, y el medicamento antiviral que antes resultaba eficaz se vuelve inútil.

Algunos agentes infecciosos son aún más simples que los virus

Los **viroides** son partículas infecciosas que carecen de recubrimiento proteínico y constan nada más de hebras cortas y circulares de ARN. A pesar de su simplicidad, los viroides son capaces de entrar en el núcleo de una célula huésped y dirigir la síntesis de nuevos viroides. Aproximadamente una docena de enfermedades de los cultivos, entre ellas la del pepino pálido, las manchas del aguacate y la enfermedad del tubérculo ahusado de la papa, son causados por viroides.

Los **priones** son aún más enigmáticos que los viroides. En la década de 1950, unos médicos que estudiaban a los fore, una tribu primitiva de Nueva Guinea, quedaron desconcertados al observar numerosos casos de una enfermedad degenerativa mortal del sistema nervioso, a la que los fore llamaban *kuru*. Los síntomas del kuru (pérdida de coordinación, demencia y finalmente la muerte) eran similares a los de la extraña, aunque más extendida, enfermedad de Creutzfeldt-Jakob en los seres humanos y de la scrapie (tembladera) y la encefalopatía espongiforme bovina, enfermedades del ganado doméstico (*véase* el estudio de caso en el capítulo 3). Todas estas enfermedades provocan que el tejido cerebral se torne esponjoso, es decir, lleno de huecos. Los investigadores de Nueva Guinea averiguaron finalmente que el kuru se transmitía por la vía de un ritual de canibalismo; los miembros de la tribu fore honraban a sus muertos comiendo sus cerebros. Esta práctica dejó de llevarse a cabo a partir de entonces y el kuru desapareció casi en su totalidad. Es evidente que la causa del kuru era un agente infeccioso transmitido por tejido cerebral infectado, ¿pero cuál era ese agente?

▲ **FIGURA 19-14 Los priones: proteínas enigmáticas** Un corte del cerebro de una vaca infectada con encefalopatía espongiforme bovina contiene agrupamientos fibrosos de proteínas priónicas.

En 1982, el neurólogo Stanley Prusiner publicó evidencia de que la scrapie (y, por extensión, el kuru, la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob y varios padecimientos similares más) era causada por un agente infeccioso compuesto únicamente de proteína. Esta idea parecía absurda en aquella época, porque la mayoría de los científicos pensaban que los agentes infecciosos debían contener material genético, como ADN o ARN, para replicarse. Pero Prusiner y sus colaboradores consiguieron aislar el agente infeccioso de hámsteres infectados con scrapie y demostrar que no contenía ácidos nucleicos. Los investigadores dieron el nombre de *priones* a estas partículas infecciosas puramente proteínicas (**FIGURA 19-14**).

¿Cómo puede una proteína replicarse por sí sola y ser infecciosa? No todos los investigadores están convencidos de que esto sea posible; sin embargo, hallazgos recientes han permitido bosquejar un posible mecanismo de replicación para los priones. Resulta que en un prión, que es una proteína producida por células nerviosas normales, por razones que aún no se comprenden bien, algunas copias de esta molécula proteínica normal se pliegan de una forma errónea transformándose en priones infecciosos. Una vez presentes, los priones aparentemente pueden inducir a otras copias normales de la molécula proteínica para que se conviertan en priones. Con el tiempo, la concentración de priones en el tejido nervioso podría ser lo suficientemente grande para provocar daño y degeneración celulares. ¿Por qué una leve alteración de una proteína normalmente benigna tiene el potencial de convertirla en una peligrosa asesina de células? Nadie lo sabe.

Otra peculiaridad de las enfermedades causadas por priones es que pueden ser hereditarias así como transmitirse por infección. Investigaciones recientes han demostrado que ciertas mutaciones leves del gen que codifica la proteína priónica "normal" aumentan la probabilidad de que la proteína se pliegue en su forma anormal. Si una de estas mutaciones se transmite genéticamente a los descendientes, también se puede heredar la tendencia a contraer una enfermedad priónica.

Nadie sabe con certeza cómo se originaron estas partículas infecciosas

El origen de los virus, viroides y priones es incierto. Algunos científicos consideran que la enorme variedad de mecanismos de autorreplicación que se da entre estas partículas refleja su condición de vestigios evolutivos de las etapas más antiguas de la historia de la vida, antes que la evolución se estableciera a partir de las moléculas más grandes y de doble hebra de ADN tal y como la conocemos hoy. Otra posibilidad es que virus, viroides y priones sean los descendientes degenerados de células parasitarias. El éxito que estos antiguos parásitos pudieron lograr en la explotación de sus huéspedes debió ser tan grande que con el tiempo perdieron la capacidad de sintetizar todas las moléculas necesarias para sobrevivir y terminaron dependiendo de la maquinaria bioquímica del huésped. Cualquiera que haya sido el origen de estas partículas infecciosas, su éxito plantea un desafío permanente a los seres vivos.

Estudio de caso otro vistazo

Agentes de muerte

Aunque se piensa que el ántrax es el arma biológica perfecta, existen muchos otros agentes infecciosos que también tienen el potencial de convertirse en armas. Éstos incluyen los virus que causan la viruela y la fiebre hemorrágica del Ébola, así como las bacterias que causan la peste. También existe evidencia de que algunos países intentan utilizar la ingeniería genética para "mejorar" los microorganismos patógenos; por ejemplo, al agregar genes de resistencia a los antibióticos a las bacterias responsables de la peste para que sea más difícil tratar a las víctimas de un ataque, quienes tendrán mayores probabilidades de morir.

Antes de 2001, la humanidad dependía de la política, la diplomacia y de la repulsión generalizada hacia el concepto de guerra biológica para protegerse de su terrible potencial destructivo. Sin embargo, en la actualidad es lamentable que existan personas que quieren dar rienda suelta a las armas biológicas. Por desgracia, se requiere poca experiencia para cultivar bacterias o virus patógenos, y el material y equipo necesarios para ello se adquieren fácilmente. Dada la dificultad para evitar que las armas biológicas caigan en las manos equivocadas, muchas investigaciones actuales se enfocan en desarrollar herramientas para detectar ataques y volverlos inofensivos.

No es fácil detectar un ataque biológico, puesto que los patógenos son invisibles y los síntomas podrían tardar horas o días en aparecer. No obstante, la detección oportuna es crucial si se quiere dar una respuesta eficaz, y en la actualidad se desarrollan rápidamente varias nuevas tecnologías de detección. Los detectores deben permitir distinguir los patógenos liberados entre la multitud de microbios inocuos que por lo regular viven en aire, agua y suelo. Un enfoque prometedor depende de sensores que incorporan células vivas humanas inmunes modificadas genéticamente para brillar cuando las moléculas receptoras en sus membranas celulares se unan con un patógeno particular.

Una vez detectado un ataque, la tarea fundamental consiste en brindar atención a quienes quedaron expuestos. Por consiguiente, desarrollar tratamientos de acción rápida y fácil distribución es una prioridad para los investigadores. Por ejemplo, los biólogos han investigado profundamente el mecanismo por el cual las toxinas que liberan las bacterias del ántrax atacan y dañan las células. Un mejor entendimiento de este proceso ha mejorado la capacidad de los investigadores para bloquearlo y ha generado varias ideas prometedoras para desarrollar antídotos que podrían utilizarse junto con antibióticos como tratamiento para la exposición al ántrax.

Considera esto

La amenaza de un ataque biológico desató un debate: ¿debería inmunizarse a grandes poblaciones de individuos contra los agentes potenciales de ataque para los cuales existen vacunas? La vacunación masiva es costosa e inevitablemente provocaría algunas muertes a causa de reacciones adversas ocasionales. La mayor protección y la tranquilidad que vendrían junto con la vacunación masiva, ¿valdrían ese precio?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

19.1 ¿Cuáles organismos son miembros de los dominios Archaea y Bacteria?

Los miembros de los dominios Archaea y Bacteria, las arqueas y bacterias, son unicelulares y procariontes. Aunque bacterias y arqueas son morfológicamente similares, no son parientes cercanos y difieren en varios aspectos fundamentales, como la composición de la pared celular, la secuencia del ARN ribosómico y la estructura lipídica de la membrana. Una pared celular determina las formas características de los procariontes: esférica o cocos, de bacilo o bastón y espiral.

19.2 ¿Cómo sobreviven y se reproducen los procariontes?

Ciertos tipos de bacterias se mueven utilizando flagelos; otros forman esporas que se esparcen profusamente y resisten condiciones ambientales desfavorables. Las bacterias y arqueas han colonizado casi todos los hábitats de la Tierra, incluidos ambientes calientes, ácidos, muy salados y anaerobios.

Los procariontes obtienen energía de diversas formas. Algunos, incluidas las cianobacterias, dependen de la fotosíntesis. Otros descomponen moléculas inorgánicas u orgánicas para obtener energía. Muchos son anaerobios y son capaces de obtener energía a partir de la fermentación cuando no hay oxígeno disponible. Los procariontes se reproducen de forma asexual mediante fisión binaria y pueden intercambiar material genético por conjugación.

19.3 ¿Cómo afectan los procariontes a seres humanos y a otras especies?

Algunas bacterias son patógenas y provocan trastornos como neumonía, tétanos, botulismo y enfermedades de transmisión sexual como gonorrea y sífilis. Sin embargo, la mayoría de los procariontes son inofensivos para los seres humanos y desempeñan papeles importantes en los ecosistemas naturales. Algunas viven en el aparato digestivo de los rumiantes, donde los procariontes descomponen la celulosa. Las bacterias que fijan el nitrógeno enriquecen el suelo y ayudan al crecimiento de las plantas. Muchas

otras viven de los cadáveres y desperdicios de otros organismos, liberando nutrimentos susceptibles de reutilizarse.

19.4 ¿Qué son los virus, los viroides y los priones?

Los virus son parásitos compuestos de un recubrimiento proteínico que envuelve material genético. No poseen células y son incapaces de moverse, crecer o reproducirse fuera de una célula viva. Los virus invaden células de un huésped específico y utilizan la energía, las enzimas y los ribosomas de la célula huésped para producir más partículas virales, que son liberadas cuando la célula se rompe. Muchos virus son patógenos para los seres humanos, entre ellos los causantes del resfriado y la influenza, el herpes, el sida y ciertas formas de cáncer.

Los viroides son hebras cortas de ARN que invaden el núcleo de una célula huésped y dirigen la síntesis de nuevos viroides. Hasta la fecha, se sabe que los viroides sólo causan ciertas enfermedades de las plantas.

Los priones se han relacionado con enfermedades del sistema nervioso, como el kuru, la enfermedad de Creutzfeld-Jakob y la scrapie. Los priones tienen la singular característica de carecer de material genético: se componen exclusivamente de proteína priónica mutante, que actúa como una enzima que cataliza la formación de más priones a partir de proteína priónica normal.

Términos clave

anaerobio *359*
Archaea *356*
Bacteria *356*
bacteriófago *365*
fisión binaria *360*
biopelícula *358*
biorremediación *362*
conjugación *360*
endospora *358*
flagelo *357*
huésped *365*
bacteria fijadora de nitrógeno *361*
patógenas *362*
plásmido *360*
prión *367*
viroide *367*
virus *363*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. _____ tiene peptidoglicano en su _____, pero no _____.
2. El tamaño de las células procariontes es _____ que el tamaño de las células eucariontes. Las formas más comunes de procariontes son _____, _____ y _____.
3. Muchos procariontes usan _____ para moverse. Algunos procariontes segregan una sustancia viscosa que los protege cuando se reúnen en comunidades llamadas _____. Otros procariontes pueden sobrevivir largos periodos y condiciones extremas al producir estructuras protectoras llamadas _____.
4. Las bacterias _____ habitan en ambientes que carecen de oxígeno. Las bacterias _____ captan energía de la luz solar.
5. Los procariontes se reproducen mediante _____, y en ocasiones pueden intercambiar material genético a través del proceso de _____.
6. El nutrimento vegetal amoniaco se produce por bacterias _____ en el suelo. Los procariontes que viven en los aparatos digestivos de vacas y conejos descomponen _____ en las hojas que ingieren dichos mamíferos.
7. Las enfermedades causadas por bacterias patógenas incluyen _____, _____ y _____. Cepas dañinas de *E. coli* pueden transmitirse a los seres humanos al consumir _____ o _____.
8. Un virus consiste de una molécula de _____ o _____ rodeada por un recubrimiento _____. Un virus no puede reproducirse a menos que entre en una célula _____. Un virus que infecta una bacteria se conoce como _____.

Preguntas de repaso

1. Describe algunas de las formas en que los procariontes obtienen energía y nutrimentos.
2. ¿Qué son las bacterias fijadoras de nitrógeno y qué papel desempeñan en los ecosistemas?
3. ¿Qué es una endospora? ¿Cuál es su función?
4. ¿Qué es la conjugación? ¿Qué papel desempeñan los plásmidos en la conjugación?
5. ¿Por qué los procariontes son especialmente útiles en la biorremediación?
6. Describe la estructura de un virus típico. ¿Cómo se replican los virus?
7. Describe algunos ejemplos de cómo los procariontes ayudan a los seres humanos y algunos ejemplos de cómo son dañinos para ellos.
8. ¿Cómo difieren arqueas y bacterias? ¿Cómo difieren procariontes y virus?

Aplicación de conceptos

1. En algunos países en desarrollo es posible adquirir antibióticos sin receta médica. ¿Por qué crees que se hace esto? ¿Qué consecuencias biológicas podría acarrear esta práctica?
2. Antes del descubrimiento de los priones, muchos biólogos (si no es que todos) habrían estado de acuerdo con esta afirmación: "Es un hecho que ningún organismo ni partícula infecciosa puede existir sin ácido nucleico (como ADN o ARN)." ¿Qué lecciones enseñan los priones acerca de la naturaleza, la ciencia y la investigación científica? Tal vez quieras repasar el capítulo 1 para responder esta pregunta.
3. Plantea argumentos a favor y en contra de la afirmación "los virus están vivos".

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

La diversidad de los protistas

Capítulo 20

▲ El protista fotosintético *Caulerpa taxifolia* es un invasor indeseable en los mares de aguas templadas.

Estudio de caso

El monstruo verde

EN CALIFORNIA, ES UN DELITO poseer, transportar o vender *Caulerpa*. ¿Se trata de alguna droga ilegal o de un tipo de arma? No, simplemente es una pequeña alga marina. Entonces, ¿por qué los legisladores decidieron prohibirla en su estado?

La historia de *Caulerpa* como enemigo público número uno surge a inicios de la década de 1980 en el zoológico Wilhelmina en Stuttgart, Alemania. En esa ciudad, los cuidadores de un acuario de agua salada encontraron que el alga tropical *Caulerpa taxifolia* era atractiva, por lo que serviría como adorno de fondo para los peces tropicales del acuario del zoológico. Después de años de cruzamientos en ese zoológico se produjo una cepa de algas marinas bien adaptadas a la vida en un acuario. La nueva cepa era muy resistente y podía sobrevivir en aguas mucho más frías que las aguas tropicales donde la *Caulerpa* habita originalmente. La cepa que vivía en el acuario no sólo era resistente, sino también atractiva, y los administradores del acuario amablemente enviaban ejemplares a otras instituciones que los solicitaban para exhibirlos en sus propios acuarios.

Una institución que recibió algunos ejemplares fue el Museo Oceanográfico de Mónaco, el cual ocupa un edificio estatal que se encuentra casi a orillas del mar Mediterráneo. En 1984, un biólogo marino que visitaba el museo descubrió una pequeña mancha de *Caulerpa* que crecía en las aguas situadas precisamente debajo del museo. Es probable que alguien que limpió el acuario arrojase el agua al mar e inadvertidamente introdujese la *Caulerpa* en el Mediterráneo.

Para 1989, la mancha de *Caulerpa* había crecido tanto que cubría varias hectáreas. Creció hasta formar una alfombra continua que parecía excluir a todos los demás organismos que habitaban normalmente en el fondo del mar Mediterráneo. Los herbívoros locales, como el erizo de mar y los peces, no se alimentan de *Caulerpa*.

Pronto se hizo evidente que esta alga se expandía rápidamente, no era controlada por la depredación y desplazaba especies nativas. Para mediados de la década de 1990 cundió la alarma entre los biólogos cuando encontraron *Caulerpa* en toda la costa mediterránea, desde España hasta Italia. En la actualidad crece lechos extensos por todo el Mediterráneo y cubre vastas áreas del fondo marino.

A pesar de esta amenaza para los ecosistemas, la *Caulerpa* es una criatura fascinante. Volverás a leer acerca de esta alga y su biología después de estudiar a los protistas, un grupo que incluye a las algas verdes marinas como la *Caulerpa*, junto con un gran número de organismos.

De un vistazo

Estudio de caso El monstruo verde

20.1 ¿Qué son los protistas?

La mayoría de los protistas son unicelulares
Los protistas se nutren de diversas formas
Los protistas emplean diversas formas de reproducción
Los protistas afectan a los seres humanos y a otros organismos

20.2 ¿Cuáles son los principales grupos de protistas?

Los excavata carecen de mitocondrias
Los euglenozoa o euglenozoos tienen mitocondrias características
Los stramenopila incluyen organismos fotosintéticos y no fotosintéticos
Los alveolados incluyen parásitos, depredadores y fitoplancton

Estudio de caso continuación El monstruo verde

Los rhizaria tienen seudópodos delgados
Los amoebozoa o amebozoos habitan en ambientes acuáticos y terrestres
Las algas rojas habitan principalmente en los océanos tropicales de aguas transparentes
Las algas verdes habitan principalmente en estanques y lagos

Estudio de caso otro vistazo El monstruo verde

20.1 ¿QUÉ SON LOS PROTISTAS?

Dos de los dominios de los seres vivos, Bacteria y Archaea, contienen solamente procariontes. El tercer dominio, Eukarya, incluye a todos los organismos eucariontes. Los miembros más sobresalientes de Eukarya son plantas, hongos y animales, que se estudiarán en los capítulos del 21 al 24. Los eucariontes restantes integran una colección diversa de organismos conocidos en conjunto como **protistas** (Tabla 20-1). Los protistas no constituyen un clado (grupo que incluye todos los descendientes de un ancestro común), de modo que los sistemáticos no usan el término "protista" como nombre formal de un grupo. En vez de ello, protista es un término acomodaticio que se refiere a cualquier eucarionte que no es planta, animal u hongo.

La mayoría de los protistas son unicelulares

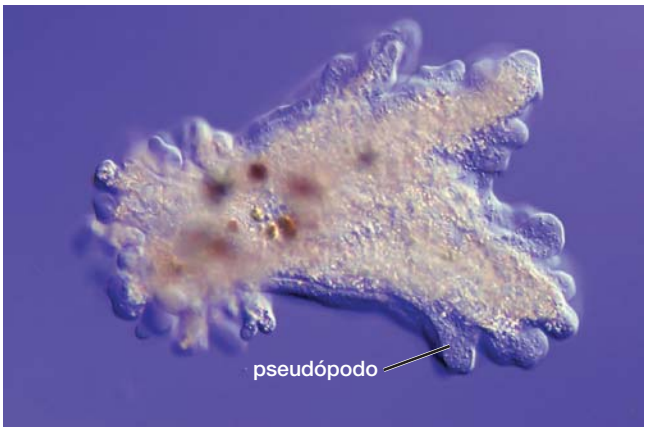
La mayoría de los protistas son unicelulares e invisibles a la vista en la vida cotidiana. Si de alguna manera pudieras volverte diminuto hasta alcanzar su escala microscópica, quedarías impresionado por sus hermosas y espectaculares formas, sus diversos estilos de vida, los asombrosos medios en que se reproducen y las innovaciones estructurales y fisiológicas que son posibles dentro de los límites de una sola célula. Sin embargo, en la realidad, el tamaño diminuto de los protistas los convierte en un reto al tratar de observarlos. Para apreciar la majestuosidad de los protistas se necesita un microscopio y una buena dosis de paciencia.

Aunque la mayoría de los protistas son unicelulares, algunos se pueden observar a simple vista y pocos son verdaderamente grandes. Algunos protistas grandes forman colonias de individuos unicelulares; otros son organismos multicelulares.

Los protistas se nutren de diversas formas

En los protistas se presentan tres formas principales de nutrición. Algunos ingieren su alimento, otros absorben nutrimentos del entorno, y otros más captan la energía solar directamente para realizar la fotosíntesis.

Los protistas que ingieren su alimento, generalmente son depredadores. Los protistas unicelulares depredadores tienen membranas celulares flexibles que pueden cambiar de forma para rodear y fagocitar alimentos, como las bacterias. Los protistas que se alimentan de esa manera, comúnmente utilizan prolongaciones en forma de dedos llamados **pseudópodos** para atrapar a su presa (FIGURA 20-1). Otros protistas depredadores generan pequeñas



▲ **FIGURA 20-1 Pseudópodos** Algunos protistas unicelulares, como estas amebas, pueden extender protuberancias que usan o para fagocitar alimento o para desplazarse.

corrientes que dirigen las partículas de alimento hacia las aberturas en forma de boca que poseen. Cualquiera que sea el medio que utilicen para alimentarse, una vez que el alimento está en el interior de la célula del protista, comúnmente se almacena en una *vacuola alimentaria* rodeada por una membrana, para digerirlo después.

Los protistas que pueden vivir en libertad o dentro del cuerpo de otros organismos absorben los nutrimentos directamente del ambiente. Los que viven libremente absorben los nutrimentos del suelo o de otros ambientes que contengan materia orgánica muerta, donde actúan como saprófagos (degradadores). Sin embargo, muchos de los protistas que se alimentan por absorción viven dentro de otros organismos. En la mayoría de los casos, estos protistas son parásitos cuya actividad para alimentarse causa daños a las especies huéspedes.

Los protistas fotosintéticos abundan en los océanos, lagos y estanques. La mayor parte de ellos flotan libres en el agua, pero algunos viven en estrecha asociación con otros organismos, como corales o almejas. Al parecer estas asociaciones son beneficiosas para ambos: el organismo huésped utiliza parte de la energía solar captada por los protistas fotosintéticos, al tiempo que les brinda refugio y protección.

La fotosíntesis de los protistas tiene lugar en los cloroplastos. Como se describió en el capítulo 17, los cloroplastos son los descendientes de las bacterias fotosintéticas primitivas que se establecieron dentro de una célula más grande en un proceso cono-

Tabla 20-1 Los principales grupos de protistas

Grupo	Subgrupo	Locomoción	Nutrición	Características representativas	Género representativo
Excavata o Excavados	Diplomonados	Nadan con flagelos	Heterótrofa	Carecen de mitocondrias; habitan en el suelo o en el agua o pueden ser parásitos	*Giardia* (parásito intestinal de mamíferos)
	Parabasálidos	Nadan con flagelos	Heterótrofa	Carecen de mitocondrias; parásito o comensal simbionte	*Tricomonas* (causan una infección de transmisión sexual, llamada tricomoniasis)
Euglenozoa o Euglenozoos	Euglénidos	Nadan con un flagelo	Autótrofa; fotosintética	Tienen mancha ocular; viven en agua dulce	*Euglena* (habita comúnmente en estanques)
	Kinetoplástidos	Nadan con flagelos	Heterótrofa	Habitan en el suelo o el agua o pueden ser parásitos	*Trypanosoma* (causa la enfermedad africana del mal del sueño)
Stramenopila (Chromistas)	Mohos acuáticos	Nadan con flagelos (gametos)	Heterótrofa	Filamentosos	*Plasmopara* (causa mildiú velloso)
	Diatomeas	Se deslizan sobre superficies	Autótrofa; fotosintética	Poseen una concha de sílicio; la mayoría son marinas	*Navicula* (se desliza hacia la luz)
	Algas pardas	Sin movilidad	Autótrofa; fotosintética	Algas marinas de océanos templados	*Macrocystis* (forma bosques de algas marinas)
Alveolata o Alveolados	Dinoflagelados	Nadan con dos flagelos	Autótrofa; fotosintética	Muchos son bioluminiscentes; a menudo tienen celulosa	*Gonyaulax* (causa la marea roja)
	Apicomplexa	Sin movilidad	Heterótrofa	Todos son parásitos; forman esporas infecciosas	*Plasmodium* (causa el paludismo)
	Ciliados	Nadan con cilios	Heterótrofa	Incluyen los organismos unicelulares más complejos	*Paramecium* (habita en estanques; de movimiento rápido)
Rhizaria	Foraminíferos	Extienden pseudópodos delgados	Heterótrofa	Tienen concha de carbonato de calcio	*Globigerina*
	Radiolarios	Extienden pseudópodos delgados	Heterótrofa	Tienen conchas de sílicio	*Actinomma*
Amoebozoa o Amebozoos	Amebas lobosas	Extienden pseudópodos gruesos	Heterótrofa	Sin concha	*Amoeba* (habita comúnmente en los estanques)
	Mohos deslizantes acelulares	Una masa parecida a una babosa se extiende sobre las superficies	Heterótrofa	Forman un plasmodio multinucleado	*Physarum* (forma una gran masa de color naranja brillante)
	Mohos deslizantes celulares	Las células ameboideas extienden pseudópodos; una masa parecida a una babosa se arrastra sobre las superficies	Heterótrofa	Forman un pseudoplasmodio con células ameboideas individuales	*Dictyostelium* (a menudo se emplea en estudios de laboratorio)
Algas rojas		Sin movilidad	Autótrofa; fotosintética	Algunas depositan carbonato de calcio; marinas en su mayoría	*Porphyra* (se usa para elaborar envoltorios de sushi)
Algas verdes		Nadan con flagelos (algunas especies)	Autótrofa; fotosintética	Parientes más cercanos de las plantas terrestres	*Ulva* (lechuga de mar)

cido como *endosimbiosis*. Además del caso original de endosimbiosis, que dio por resultado el primer cloroplasto protista, hubo diferentes acontecimientos posteriores de *endosimbiosis secundaria* en las cuales un protista no fotosintético fagocitaba un protista fotosintético que contenía un cloroplasto. Finalmente, desapareció la mayor parte de los componentes de las especies fagocitadas, dejando sólo un cloroplasto rodeado por cuatro membranas. Dos de dichas membranas eran del cloroplasto derivado de la bacteria original, una del protista fagocitado y otra de su vacuola alimentaria. Múltiples acontecimientos de endosimbiosis secundaria son responsables de la presencia de especies fotosintéticas en diversos grupos de protistas no emparentados.

Anteriormente las clasificaciones de protistas agrupaban a las especies de acuerdo con su modo de nutrición, pero ahora que se comprende mejor la historia evolutiva de los protistas se reconoce que las antiguas categorías no reflejaban con exactitud la filogenia. No obstante, los biólogos todavía emplean la terminología que se refiere a los grupos de protistas que comparten características particulares, pero que no necesariamente están emparentados. Por ejemplo, los protistas fotosintéticos se conocen colectivamente como **algas**, y los protistas unicelulares no fotosintéticos se conocen colectivamente como **protozoarios**.

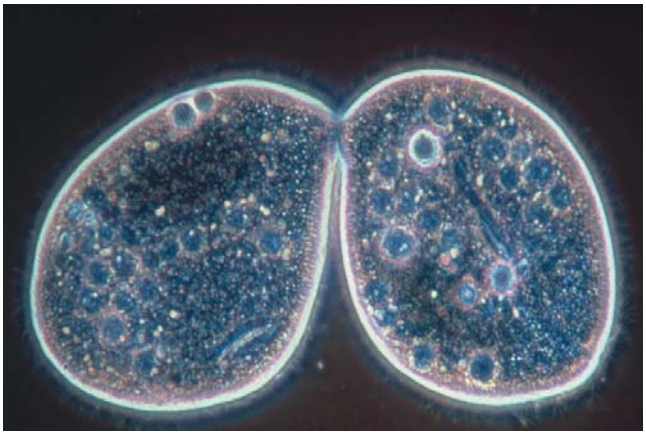
Los protistas emplean diversas formas de reproducción

La reproducción de la mayoría de los protistas es asexual; un individuo se divide mediante división celular mitótica para producir dos individuos que son genéticamente idénticos a la célula progenitora (**FIGURA 20-2a**). Sin embargo, muchos protistas también son capaces de reproducción sexual, en la que dos individuos aportan material genético a una descendencia que es genéticamente diferente de cualquiera de los progenitores. Entre los protistas también son comunes procesos no reproductivos que combinan material genético de diferentes organismos (**FIGURA 20-2b**).

Pese a que muchas especies de protistas son capaces de reproducirse sexualmente, la mayor parte de la reproducción es asexual. La reproducción sexual tiene lugar sólo rara vez, en un momento particular del año o bajo ciertas circunstancias, como en un ambiente abarrotado o cuando el alimento escasea. Los detalles de la reproducción sexual y los ciclos de vida resultantes varían considerablemente entre los diferentes tipos de protistas; pero es importante enfatizar que la reproducción de los protistas nunca incluye la formación y el desarrollo de un embrión, como sucede durante la reproducción de plantas y animales.

Los protistas afectan a los seres humanos y a otros organismos

Los protistas tienen importantes efectos sobre las vidas de los seres humanos, tanto positivos como negativos. (Algunos de estos protistas especiales se describen más adelante en este capítulo.) El papel ecológico de los protistas marinos fotosintéticos es el principal efecto positivo de estos seres ya que beneficia a todos los organismos vivientes. Al igual que las plantas terrestres, los protistas fotosintéticos que viven en los océanos captan la energía solar y la ponen a disposición de otros organismos del ecosistema. Por ende, los ecosistemas marinos de los que dependen los seres humanos para su alimentación, a su vez dependen de los protistas. Asimismo, en el proceso de utilizar la fotosíntesis para captar energía, los protistas liberan gas oxígeno que ayuda a reabastecer la atmósfera.



(a) Reproducción mediante división celular

(b) Intercambio de material genético

▲ FIGURA 20-2 Reproducción de protistas e intercambio de material genético **(a)** El ciliado *Paramecium* se reproduce asexualmente por división celular. **(b)** El ciliado *Euplotes* intercambia material genético a través de un puente citoplasmático.

PREGUNTA ¿Qué quieren decir los biólogos cuando mencionan que el sexo y la reproducción no van juntos en la mayoría de los protistas?

En el lado negativo, muchos protistas parásitos son los responsables de enfermedades humanas. Las enfermedades ocasionadas por los protistas incluyen algunos de los padecimientos más frecuentes en la humanidad y algunas de sus enfermedades más mortales. Los protistas también causan enfermedades en las plantas, algunas de las cuales atacan a los sembradíos que son importantes para los seres humanos. Además de provocar enfermedades, algunos protistas marinos liberan toxinas que pueden acumularse hasta alcanzar niveles dañinos en las regiones costeras.

20.2 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES GRUPOS DE PROTISTAS?

Las comparaciones genéticas ayudan a los sistemáticos a comprender mejor la historia evolutiva de los grupos de protistas. Puesto que los sistemáticos se esfuerzan por desarrollar sistemas de clasificación que reflejen la historia evolutiva, la nueva información impulsa la revisión de la clasificación de los protistas. Algunas es-

pecies de protistas que anteriormente se agrupaban con base en el parecido físico, realmente pertenecen a linajes evolutivos independientes que divergieron muy temprano en la historia de los eucariontes. De manera inversa, se vio que algunos grupos de protistas con poco parecido físico entre ellos en realidad comparten un ancestro común y, por consiguiente, se clasificaron juntos en los nuevos reinos. Sin embargo, el proceso de conformar la clasificación de los protistas dista mucho de estar completo. Así, la comprensión del árbol familiar eucarionte todavía se encuentra "en construcción"; muchas de las ramas están en su sitio, pero otras esperan nueva información que permita a los sistemáticos colocarlas junto con sus parientes evolutivos más cercanos.

En los siguientes apartados estudiarás algunos ejemplos de la gran diversidad de los protistas.

Los excavata carecen de mitocondrias

Los **excavata** (también conocidos como excavados) recibieron ese nombre porque tienen una ranura de alimentación que les da una apariencia de haber sido "excavados" de la superficie celular. Estos organismos carecen de mitocondrias. Es probable que sus ancestros sí hayan tenido mitocondrias, pero tal vez perdieron tales organelos en forma temprana en la historia evolutiva del grupo. Los dos grupos más grandes de excavados son los diplomonados y los parabasálidos.

Los diplomonados poseen dos núcleos

Las células individuales de los **diplomonados** tienen dos núcleos y se desplazan por medio de múltiples flagelos. Un parásito diplomonado, la *Giardia*, se ha convertido en un verdadero problema en Estados Unidos, en particular para los excursionistas que beben el agua de las montañas que aparentemente no se encuentra contaminada. Los *quistes* (estructuras resistentes que encierran al organismo durante una fase de su ciclo de vida) de estos parásitos se liberan en las heces de los seres humanos, perros u otros animales infectados; un solo gramo de heces puede llegar a tener 300 millones de quistes. Una vez que salen del cuerpo del animal, los quistes entran a las corrientes de agua dulce y a los depósitos de agua comunitarios. Si un mamífero bebe agua contaminada, en su intestino delgado se desarrollan los quistes hasta llegar a su forma adulta (**FIGURA 20-3**). En los seres humanos, las infecciones provocan diarrea severa, deshidratación, náusea, vómito y dolores punzantes. Por fortuna, estas infecciones se curan con fármacos, y las defunciones causadas por *Giardia* no son comunes.

Los parabasálidos incluyen mutualistas y parásitos

Los **parabasálidos** son protistas flagelados anaerobios llamados así por la presencia en sus células de una estructura característica llamada cuerpo parabasal. Todos los parabasálidos conocidos viven en el interior de los animales. Por ejemplo, dentro de este grupo encontramos varias especies que habitan en el aparato digestivo de algunas termitas que se alimentan de madera. Las termitas son incapaces de digerir la madera, pero los parabasálidos sí pueden. En consecuencia, los insectos y los protistas están en una relación mutuamente benéfica. Las termitas proveen alimento a los parabasálidos en sus intestinos y a medida que los parabasálidos digieren el alimento, parte de la energía y los nutrimentos liberados quedan disponibles para las termitas.

En otros casos, el animal huésped no obtiene beneficio con la presencia de los parabasálidos, sino que resulta dañado. Por ejemplo, en los seres humanos el parabasálido *Trychomona vaginalis* causa

▲ **FIGURA 20-3** ***La Giardia*: un peligro para los excursionistas** Un diplomonado (género *Giardia*) capaz de infectar el agua potable y de provocar con ello trastornos gastrointestinales se muestra aquí en el intestino delgado de un ser humano.

la infección de transmisión sexual llamada tricomoniasis (**FIGURA 20-4**). Las *tricomonas* habitan en las capas mucosas de los aparatos urinario y reproductor, y emplean sus flagelos para desplazarse por ellos. Cuando las condiciones son favorables, la población de *tricomonas* se reproduce rápidamente. Las mujeres infectadas experimentan síntomas desagradables, como flujo y comezón vaginal. Los hombres infectados, por lo general, no presentan síntomas, pero pueden transmitir la infección a su pareja sexual.

Los euglenozoa o euglenozoos tienen mitocondrias características

En la mayor parte de los **euglenozoos**, los dobleces de la membrana interior de las mitocondrias celulares tienen una forma característica que a través del microscopio se asemeja a una pila de discos. Dos grupos principales de euglenozoa son los euglénidos y los kinetoplástidos.

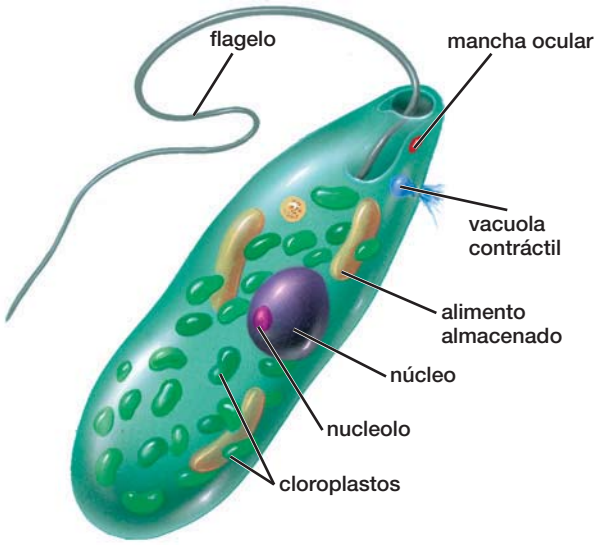
▲ **FIGURA 20-4 Las tricomonas causan una infección de transmisión sexual** El parabasálido *Trichomona vaginalis* infecta los sistemas urinario y reproductor del hombre y de la mujer. Sin embargo, la mujer es más propensa a experimentar síntomas desagradables.

Los euglénidos carecen de una cubierta rígida y nadan por medio de flagelos

Los **euglénidos** son protistas unicelulares que viven principalmente en agua dulce y su nombre se debe al ejemplar más representativo del grupo, la *Euglena*, un organismo unicelular complejo que se desplaza por el agua moviendo sus flagelos (**FIGURA 20-5**). Muchos euglénidos son fotosintéticos, pero otras especies absorben o fagocitan el alimento. Los euglénidos carecen de una cubierta exterior rígida, así que algunos se desplazan retorciéndose y batiendo sus flagelos. Algunos también poseen organelos sensibles a la luz que consisten en un fotorreceptor, llamado *mancha ocular*, y una mancha adyacente de pigmento. Éste brinda sombra al fotorreceptor sólo cuando la luz incide en ciertas direcciones, lo que permite al organismo distinguir la dirección de la fuente lumínica. Al usar esta información del fotorreceptor, el flagelo impulsa al protista hacia las áreas con la cantidad adecuada de luz para llevar a cabo la fotosíntesis.

Algunos kinetoplástidos causan enfermedades en los seres humanos

El ADN de las mitocondrias de los **kinetoplástidos** se encuentra en estructuras características llamadas kinetoplastos. La mayoría de los kinetoplástidos poseen, al menos, un flagelo que sirve para impulsar al organismo, detectar el ambiente o atrapar el alimento. Algunos viven en libertad y pueden encontrarse en el suelo o en el agua; otros viven dentro de otros organismos estableciendo una relación parasitaria, o bien, mutuamente beneficiosa. Un kinetoplástido parásito peligroso es del género *Trypanosoma* que causa la enfermedad africana del sueño, una enfermedad potencialmente mortal (**FIGURA 20-6**). Al igual que muchos parásitos, este organismo tiene un ciclo de vida complejo, parte del cual transcurre dentro de la mosca tsétsé. Al alimentarse con la sangre de un mamífero, la mosca infectada transmite al mamífero saliva con el tripanosoma. Entonces, el parásito, al entrar en el torrente sanguíneo, se desarrolla en el interior del nuevo huésped (el cual puede ser una persona). Después, si otra mosca tsétsé pica al huésped antes descrito, ingerirá al parásito y así se inicia un nuevo ciclo de infección.



▲ **FIGURA 20-5** ***Euglena*, un euglénido representativo** La única célula de la *Euglena* es compleja, se encuentra repleta de cloroplastos verdes, los cuales desaparecen si se mantiene al protista en la oscuridad.

▲ **FIGURA 20-6 Un kinetoplástido patógeno** Esta micrografía muestra sangre humana infestada en alto grado con el kinetoplástido parásito con forma de sacacorchos, el *Trypanosoma*, el cual causa la enfermedad africana del sueño. Observa que el *Trypanosoma* es más grande que los glóbulos rojos (eritrocitos).

Los stramenopila incluyen organismos fotosintéticos y no fotosintéticos

Los **stramenopila** (conocidos también como *cromistas*) forman un clado cuya ascendencia compartida se descubrió por medio de comparación genética. Todos los miembros de este grupo tienen en sus flagelos proyecciones finas, semejantes a cabellos (aunque en muchos stramenopila los flagelos se presentan sólo en ciertas etapas del ciclo de vida). Sin embargo, a pesar de su historia evolutiva compartida, los stramenopila muestran una amplia variedad de formas. Algunos son fotosintéticos y otros no; la mayoría son unicelulares, pero algunos son multicelulares. Los tres grupos principales de estos organismos son los mohos acuáticos, las diatomeas y las algas pardas.

Los mohos acuáticos han tenido una influencia importante en los seres humanos

Los **mohos acuáticos** (de la clase *Oomycetes*) forman un pequeño grupo de protistas, muchos de los cuales tienen la forma de filamentos largos que, en conjunto, parecen mechones de algodón. La superficie de estos mechones es parecida a las estructuras producidas por algunos hongos, pero este parecido se debe a la evolución convergente (*véanse* las páginas 276-277) y no a una ascendencia compartida. Muchos mohos acuáticos son saprófagos que viven en el agua y en los suelos húmedos. Algunas especies tienen un profundo impacto económico en los seres humanos. Por ejemplo, un moho acuático causa una enfermedad de las uvas conocida como *mildiú velloso* (**FIGURA 20-7**). Su introducción involuntaria en Francia desde Estados Unidos, a finales de la década de 1870, casi extinguió la industria vinícola francesa. Otro oomiceto, es culpable de destruir millones de árboles de aguacate en California; otro más es el causante del *tizón tardío*, una enfermedad devastadora de la papa. Cuando esta protista se introdujo fortuita en Irlanda alrededor de 1845, destruyó casi la totalidad de las cosechas de papa, y provocó una devastadora hambruna durante la cual un millón de irlandeses murieron de hambre y muchos más emigraron a Estados Unidos.

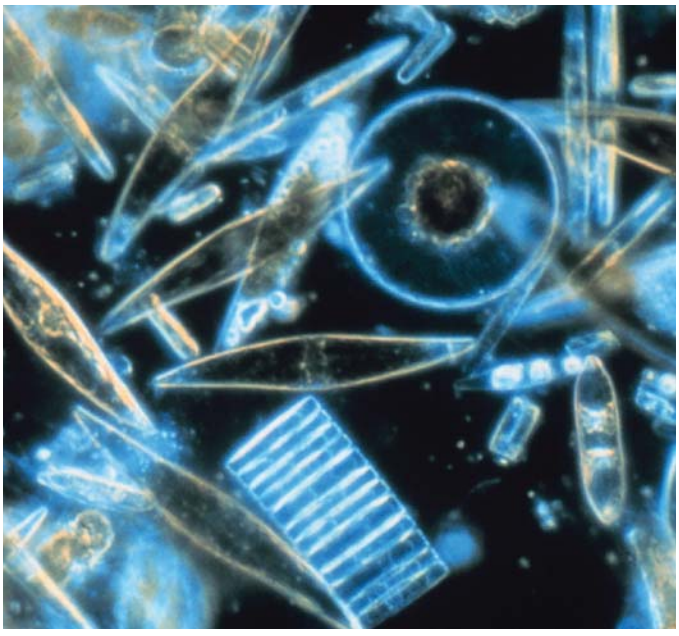
▲ **FIGURA 20-7 Un moho acuático parásito** El mildiú velloso, una enfermedad de las plantas causada por el moho acuático *Plasmopara*, casi extinguió la industria vinícola de Francia en la década de 1870.

PREGUNTA Aunque los mohos acuáticos son stramenopila, se parecen a los hongos y funcionan de forma muy parecida a éstos. ¿A qué se debe esta semejanza?

Las diatomeas se encierran dentro de paredes vítreas

Las **diatomeas** son un grupo de algas que se clasifican en el reino Stramenopila son fotosintéticos que se encuentran tanto en aguas dulces como saladas, elaboran sus conchas protectoras a base de *sílice* (vidrio), algunas de extraordinaria belleza (**FIGURA 20-8**). Estas conchas constan de dos mitades, una superior y otra inferior, que se acoplan como una caja de pastillas o una caja de Petri. La acumulación de paredes vítreas de las diatomeas durante millones de años ha producido depósitos fósiles de "tierra de diatomeas", que llegan a tener cientos de metros de espesor. Esta sustancia ligeramente abrasiva se utiliza de manera extensa en la elaboración de diversos productos, como dentífricos y pulidores de metales.

Las diatomeas forman parte del **fitoplancton**, los organismos fotosintéticos unicelulares que flotan impasibles en las capas superiores de los lagos y océanos de la Tierra. El fitoplancton desempeña un papel ecológico sumamente importante. El fitoplancton marino representa casi 70% de toda la actividad fotosintética sobre la Tierra, absorbe dióxido de carbono, recarga la atmósfera con oxígeno y sostiene la compleja red de vida acuática.



▲ **FIGURA 20-8 Algunas diatomeas representativas** Esta micrografía muestra el intrincado encanto microscópico y la diversidad de las paredes vítreas de las diatomeas.

Las algas pardas predominan en las aguas costeras ligeramente frías a templadas

Como sabemos, la mayor parte de los protistas fotosintéticos, como las diatomeas, son unicelulares. Sin embargo, algunos forman conglomerados multicelulares conocidos comúnmente como algas marinas. A pesar de que algunas algas marinas se parecen a las plantas, carecen de muchas de las características distintivas del reino vegetal. Por ejemplo, ninguna de las algas marinas presenta raíces o retoños, y ninguna produce embriones durante la reproducción.

Los stramenopila incluyen un grupo de algas marinas: las algas pardas o feofitas, que recibieron ese nombre por sus pigmentos de color amarillo-pardusco (en combinación con la clorofila verde). Este color le permite aumentar su capacidad para captar la luz solar. Casi todas las algas pardas son marinas. El grupo incluye las especies dominantes de algas marinas que habitan a lo largo de las costas rocosas de los océanos de agua ligeramente fría a templada del mundo, incluidas las costas orientales y occidentales de Estados Unidos. Las algas pardas viven en hábitats que van de las regiones cercanas a las costas, donde se afianzan a las rocas que quedan expuestas cuando baja la marea, a regiones mar adentro. Varias especies usan vejigas llenas de gas para sostener su cuerpo (**FIGURA 20-9a**). Algunos de los bosques de algas ("kelp") gigantes que se encuentran a lo largo del litoral del Pacífico alcanzan alturas hasta de 100 metros, y pueden crecer más de 15 centímetros en un solo día. Con su denso crecimiento y gran altura, estas algas forman bosques submarinos que brindan alimento, refugio y zonas de apareamiento para los animales marinos (**FIGURA 20-9b**).

Los alveolados incluyen parásitos, depredadores y fitoplancton

Los **alveolados** son organismos unicelulares que poseen pequeñas cavidades características debajo de la superficie de sus células. Al igual que los stramenopila, el linaje evolutivo entre los alveolados estuvo opacado mucho tiempo por la diversidad de estructuras y modos de vida de los miembros del grupo, pero salió a la luz por medio de comparaciones moleculares. Algunos alveolados son fotosintéticos, otros son parásitos y algunos más son depredadores. Los principales grupos de alveolados son los dinoflagelados, los aplicomplexa y los ciliados.

Los dinoflagelados nadan por medio de dos flagelos semejantes a látigos

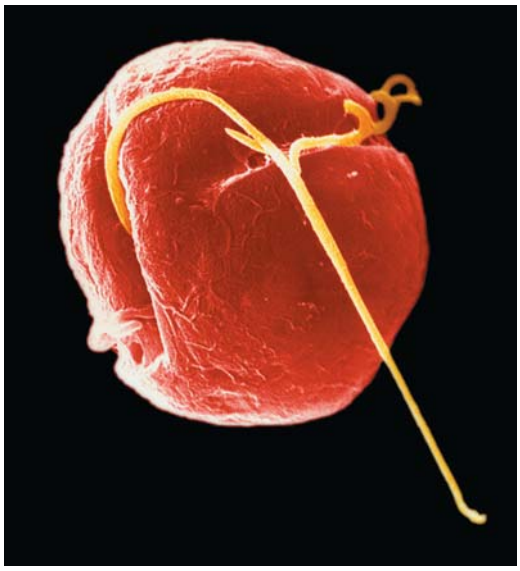
Si bien la mayoría de los **dinoflagelados** son fotosintéticos, hay algunas especies que no lo son. Los dinoflagelados se mueven con ayuda de sus dos flagelos semejantes a látigos a los cuales deben su nombre (**FIGURA 20-10**). Un flagelo circunda a la célula y el otro se proyecta detrás de ella. Algunos dinoflagelados están cubiertos sólo por una membrana celular; otros tienen paredes de celulosa que recuerdan una armadura. Aunque algunas especies habitan en agua dulce, los dinoflagelados abundan principalmente en el océano, donde son un constituyente valioso del fitoplancton y una fuente de alimento para organismos más grandes. Muchos dinoflagelados son bioluminiscentes, es decir, producen una brillante luz verde-azulada cuando se les molesta.

(a) Alga parda del género *Fucus*

(b) Bosque de algas marinas ("kelp")

▲ **FIGURA 20-9 Las algas pardas o feofitas son protistas multicelulares** **(a)** El género *Fucus*, que habita cerca de las costas, puede observarse en momentos de marea baja. Presta atención a las vejigas llenas de gas que les permiten flotar en el agua. **(b)** El *Macrocystis* forma bosques gigantes submarinos cerca de la costa sur de California.

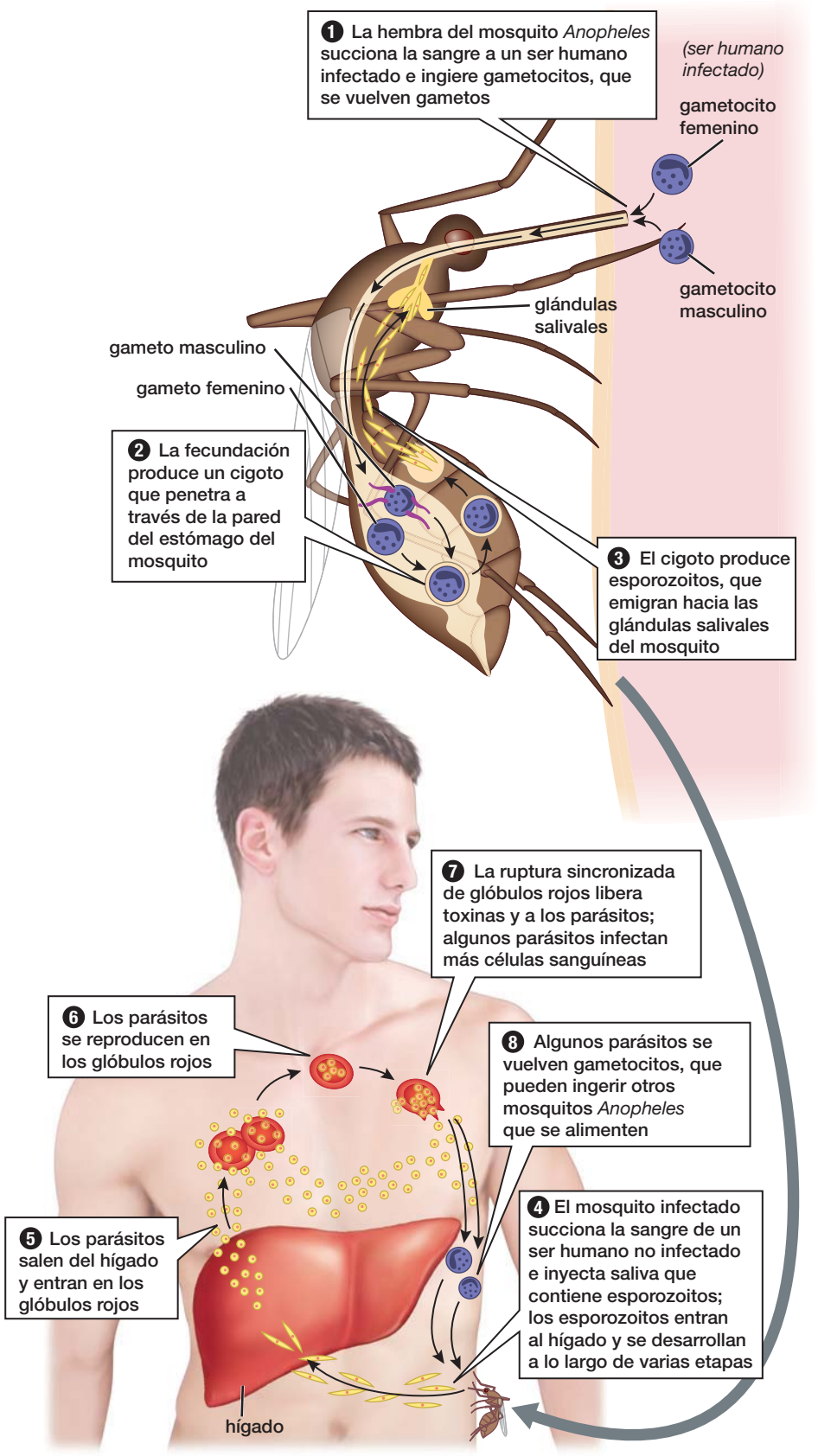
Cuando el agua es tibia y rica en nutrimentos se genera un crecimiento vertiginoso de las poblaciones de dinoflagelados, los cuales llegan a ser tan numerosos que el agua se tiñe de rojo a causa del color de sus cuerpos, causando la llamada "marea roja" (FIGURA 20-11). Durante la marea roja, los peces mueren por miles, asfixiados por la obstrucción de sus branquias o por el agotamiento del oxígeno que resulta de la descomposición de miles de millones de dinoflagelados. Un tipo de dinoflagelado, el *Pfisteria*,



▲ **FIGURA 20-10 Dinoflagelado** Este dinoflagelado tiene dos flagelos: uno más grande que sobresale desde una abertura, y uno más corto dentro de un surco que circunda a la célula.

incluso come peces directamente, al segregar sustancias químicas que deshacen la carne de los peces. Pero el crecimiento de las poblaciones de dinoflagelados beneficia a otros organismos como: ostras, mejillones y almejas, que se dan un verdadero banquete al filtrar millones de protistas del agua y fagocitarlos. Sin embargo, durante esta fase sus cuerpos almacenan concentraciones de una toxina nerviosa producida por los dinoflagelados. Los delfines, focas, nutrias marinas y seres humanos que se alimentan con estos moluscos afectados pueden sufrir una intoxicación por envenenamiento, que resulta paralizante y letal.

▲ **FIGURA 20-11 La marea roja** La elevada tasa de reproducción de ciertos dinoflagelados bajo condiciones ambientales idóneas, genera concentraciones tan altas que sus cuerpos microscópicos tiñen de rojo o pardo el agua del mar.


1 La hembra del mosquito Anopheles succiona la sangre a un ser humano infectado e ingiere gametocitos, que se vuelven gametos
(ser humano infectado)
gametocito femenino
gametocito masculino
glándulas salivales
gameto masculino
gameto femenino
2 La fecundación produce un cigoto que penetra a través de la pared del estómago del mosquito
3 El cigoto produce esporozoitos, que emigran hacia las glándulas salivales del mosquito
7 La ruptura sincronizada de glóbulos rojos libera toxinas y a los parásitos; algunos parásitos infectan más células sanguíneas
6 Los parásitos se reproducen en los glóbulos rojos
8 Algunos parásitos se vuelven gametocitos, que pueden ingerir otros mosquitos Anopheles que se alimenten
5 Los parásitos salen del hígado y entran en los glóbulos rojos
4 El mosquito infectado succiona la sangre de un ser humano no infectado e inyecta saliva que contiene esporozoitos; los esporozoitos entran al hígado y se desarrollan a lo largo de varias etapas
hígado

▲ **FIGURA 20-12** **El ciclo de vida del parásito del paludismo**

Estudio de caso continuación

El monstruo verde

Las mareas rojas se han vuelto cada vez más comunes en años recientes. Una razón para el aumento en esta incidencia se debe a que los seres humanos de manera inadvertida han dispersado alrededor del mundo especies de dinoflagelados que pueden causar mareas rojas. Los dinoflagelados viajan principalmente en agua salada que es bombeada hacia los tanques de lastre de los buques de carga y luego se descarga en puertos distantes. Cuando se liberan en aguas nuevas, las poblaciones de dinoflagelados que producen toxinas pueden crecer de manera explosiva, tal como el alga *Caulerpa* se difunde sin control cuando se introduce en ambientes libres de sus depredadores y parásitos comunes.

Los apicomplexa son parásitos y carecen de medios de locomoción

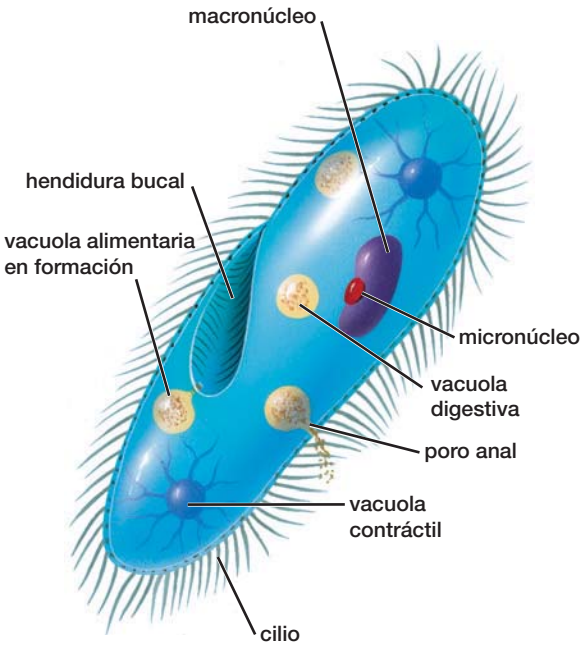
Todos los **apicomplexa** (algunas veces conocidos como *esporozoarios*) son parásitos que habitan dentro de los cuerpos de sus huéspedes y algunas veces en el interior de las células de éstos. Forman esporas infecciosas, las cuales son estructuras resistentes transmitidas de un huésped a otro a través del alimento, del agua o por el ataque de un insecto infectado. Al llegar a la madurez, los apicomplexa carecen de medios de locomoción. Muchos tienen ciclos de vida complejos, una característica común de los parásitos. Un ejemplo muy conocido es el parásito *Plasmodium*, que transmite el paludismo (FIGURA 20-12). Parte de su ciclo de vida se desarrolla en el cuerpo de la hembra del mosquito *Anopheles*. El mosquito no es dañado por la presencia del *Plasmodium*, y eventualmente éste puede succionar la sangre a un ser humano y transmitir el protista a la infortunada víctima. El protista se desarrolla en el hígado del huésped y luego pasa a la sangre, donde se reproduce rápidamente en los glóbulos rojos. La liberación de grandes cantidades de esporas, al romperse los glóbulos rojos, causa la fiebre recurrente del paludismo. Los mosquitos no infectados pueden adquirir el parásito al alimentarse con la sangre de quien padece el paludismo, y diseminarlo cuando succionan sangre a otras personas.

Los ciliados son los alveolados más complejos

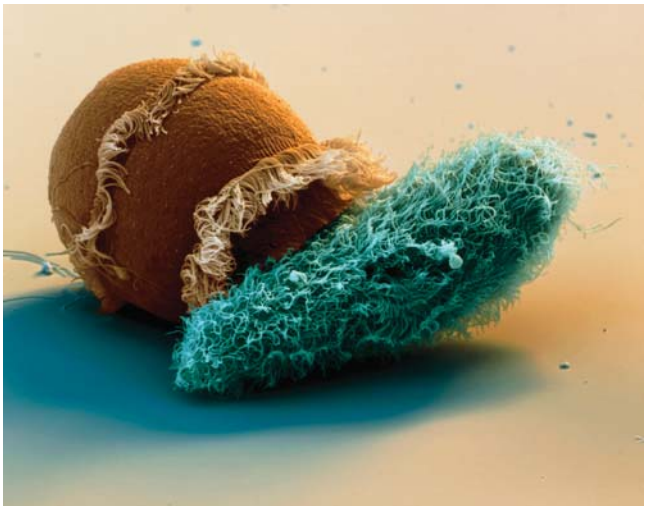
Los **ciliados**, que habitan en aguas dulces y saladas, representan el punto culminante de la complejidad de los organismos unicelulares. Poseen muchos organelos especializados, entre ellos, los **cilios,** que son extensiones cortas parecidas al cabello. Los cilios pueden cubrir la célula o estar en un sitio determinado. En el *Paramecium*, el género más conocido que vive en agua dulce, hileras de cilios cubren toda la superficie corporal del organismo (FIGURA 20-13). El movimiento coordinado de los cilios impulsa a la célula a través del agua con una rapidez de un milímetro por segundo, todo un récord para un protista. Aunque sólo tiene una célula, el *Paramecium* responde a su ambiente como si tuviera un sistema nervioso muy desarrollado. Cuando se topa con un químico nocivo o una barrera física, la célula instantáneamente se desplaza en reversa moviendo con ímpetu sus cilios y luego toma una nueva dirección. Algunos ciliados, como el *Didinium*, son verdaderos depredadores (FIGURA 20-14).

Los rhizaria tienen seudópodos delgados

Existen protistas de diversos grupos que cuentan con membranas plasmáticas flexibles, las cuales pueden extenderse en cualquier dirección para formar proyecciones parecidas a dedos llamadas pseudópodos, que usan para locomoción y para fagocitar alimento. Los pseudópodos de los **rhizaria** son delgados y semejan hilos. En muchas especies de este grupo, los pseudópodos se prolongan a través de conchas duras. Los rhizaria incluyen a los foraminíferos y a los radiolarios.

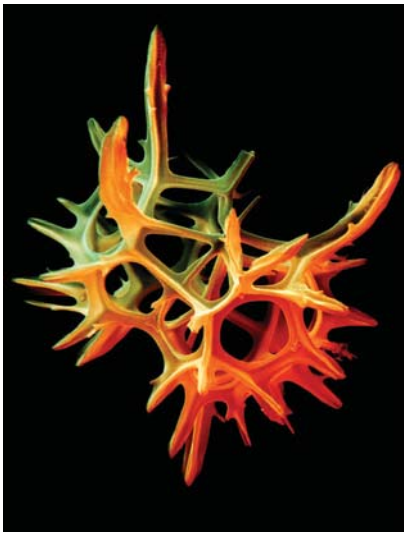


▲ **FIGURA 20-13 La complejidad de los ciliados** El ciliado *Paramecium* ilustra algunos organelos importantes de los ciliados. La hendidura bucal hace las veces de boca, las vacuolas alimentarias (aparatos digestivos en miniatura) se forman en uno de sus extremos, y los desperdicios se expelen por exocitosis a través del poro anal. Las vacuolas contráctiles regulan el equilibrio del agua.



▲ **FIGURA 20-14 Un depredador microscópico** En esta micrografía electrónica de barrido, el ciliado depredador *Didinium* ataca a un *Paramecium*. Observa que los cilios del *Didinium* están recluidos en dos bandas, mientras que el *Paramecium* tiene cilios en todo su cuerpo. Finalmente, el depredador fagocitará y absorberá a su presa. Este drama microscópico bien se podría representar en la punta de un alfiler y todavía sobraría espacio.

(a) Foraminífero



(b) Radiolario

▶ **FIGURA 20-15 Foraminíferos y radiolarios** **(a)** Las conchas calcáreas de los foraminíferos. **(b)** La delicada concha vítrea de un radiolario. En vida sus pseudópodos delgados, que permiten detectar el ambiente y atrapar el alimento, se extienden a través de las aberturas de la concha.

Las conchas fósiles de los foraminíferos forman tiza

Los **foraminíferos** son principalmente protistas marinos que forman hermosas conchas. Sus conchas se construyen básicamente con carbonato de calcio (tiza; **FIGURA 20-15a**). Estas elaboradas conchas están perforadas por miles de orificios diminutos a través de los cuales se extienden los pseudópodos. Las conchas calcáreas de los foraminíferos muertos, que se hundieron en los océanos y se acumularon durante millones de años en el fondo, formaron inmensos depósitos de caliza, como los famosos acantilados blancos de Dover, en Inglaterra.

Los radiolarios tienen conchas vítreas

Como los foraminíferos, los **radiolarios** tienen pseudópodos delgados que se prolongan a través de conchas duras. Sin embargo, las conchas de los radiolarios están formadas de sílice vítreo (**FIGURA 20-15b**). En algunas zonas del océano, las conchas de los radiolarios se han acumulado a lo largo del tiempo hasta formar gruesas capas de "cieno de radiolarios".

Los amebozoa o amebozoos habitan en ambientes acuáticos y terrestres

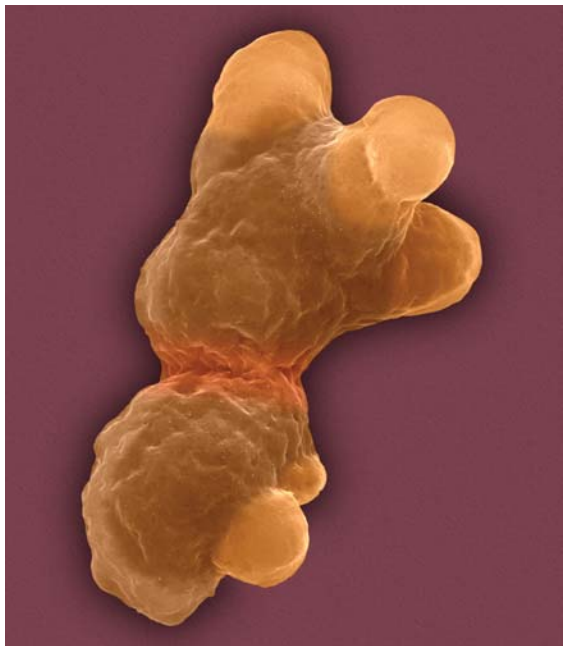
Los **amebozoos** se desplazan extendiendo sus pseudópodos en forma de dedos, los cuales también les sirven para alimentarse. Por lo general carecen de conchas. Los grupos principales de los amoebozoas son las amebas y los mohos deslizantes.

Las amebas tienen pseudópodos gruesos y carecen de concha

Las **amebas**, algunas veces son identificadas como *amebas lobosas* para diferenciarlas de otros protistas que tienen pseudópodos, habitan comúnmente en los lagos y estanques de agua dulce (**FIGURA 20-16**). Muchas amebas son depredadoras que acechan a sus presas y las fagocitan, pero algunas otras son parásitas. Una ameba parásita causa la disentería, una enfermedad endémica de los climas cálidos. La ameba que causa este padecimiento se multiplica en la pared intestinal, por lo que ocasiona una diarrea severa.

Los mohos deslizantes son degradadores que habitan en el suelo de los bosques

La forma física de los *mohos deslizantes* parece difuminar la frontera entre una colonia de diferentes individuos y un solo individuo multicelular. El ciclo de vida de este moho deslizante consta de dos fases: una etapa móvil de alimentación y una etapa reproductiva estacionaria conocida como *cuerpo fructífero* o *sorocarpo*. Hay dos tipos principales de mohos deslizantes: acelulares y celulares.



▲ **FIGURA 20-16 Una ameba** Las *amebas lobosas* son depredadores activos que se desplazan por el agua para fagocitar alimento por medio de pseudópodos gruesos y romos.

Los mohos deslizantes acelulares forman una masa multinucleada de citoplasma llamada plasmodio Los **mohos deslizantes acelulares**, conocidos también como mohos deslizantes *plasmodiales*, consisten en una masa de citoplasma que puede extenderse de forma muy delgada sobre un área de varios metros cuadrados. Aunque la masa posee miles de núcleos diploides, los núcleos no están limitados dentro de células separadas rodeadas por membranas plasmáticas, como en la mayoría de los organismos multicelulares. Esta estructura, llamada **plasmodio**, explica por qué tales protistas se llaman "acelulares" (sin células). El plasmodio se desliza a través de hojas y

(a) Plasmodio

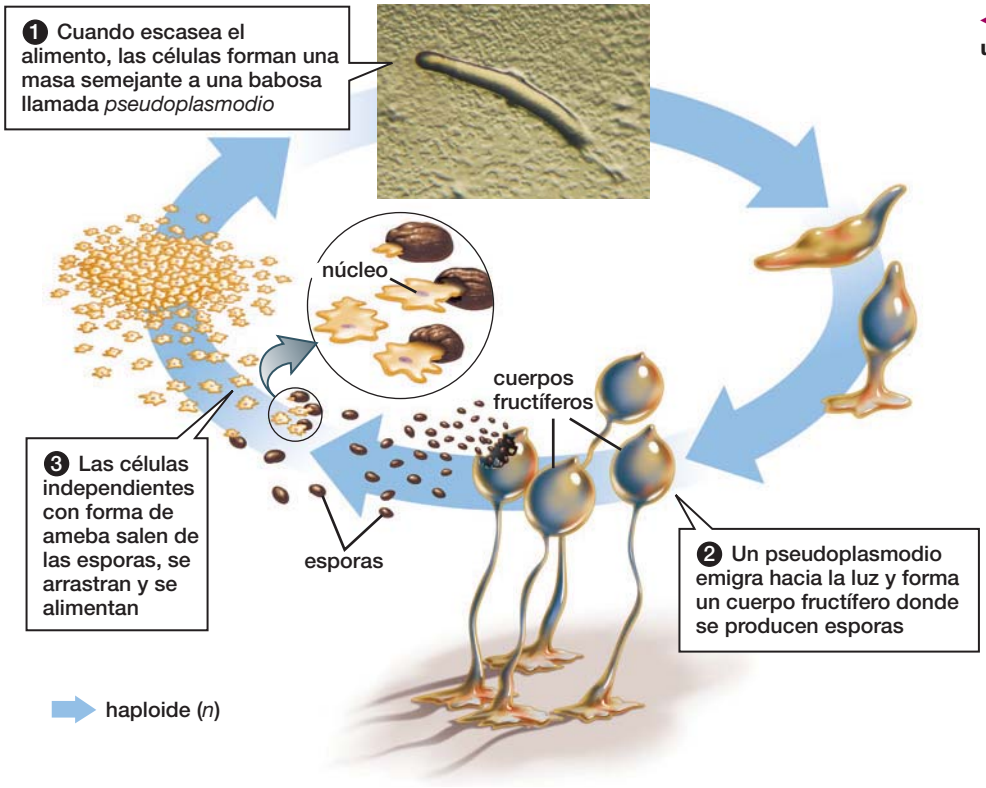
(b) Cuerpos fructíferos

▲ **FIGURA 20-17 Un hongo deslizante acelular** **(a)** Un plasmodio se desarrolla sobre una piedra en el suelo de un bosque húmedo. **(b)** Cuando el alimento escasea, la masa se diferencia en cuerpos fructíferos (esporocarpos) en los que se forman esporas.

troncos en descomposición envolviendo alimento, como bacterias y partículas de materia orgánica. La masa puede tener un color amarillo o anaranjado brillante; un plasmodio de gran tamaño resulta bastante asombroso (FIGURA 20-17a). Las condiciones de sequía o inanición estimulan al plasmodio para que forme un cuerpo fructífero dentro del cual se producen esporas haploides (FIGURA 20-17b). Las esporas se diseminan y germinan en condiciones favorables para dar origen a un nuevo plasmodio.

Los mohos deslizantes celulares viven como células independientes, pero se agrupan en un pseudoplasmodio cuando escasea el alimento Los **mohos deslizantes celulares** viven en el suelo como células haploides independientes trasladándose y alimentándose mediante la producción de pseudópodos. En el género que mejor se ha estudiado, el *Dictyostelium*, células individuales liberan una señal química cuando disminuye el alimento. Esta señal provoca que las células cercanas se aproximen para formar un conglomerado denso, una masa semejante a una babosa, llamado **pseudoplasmodio** ("plasmodio falso") porque, a diferencia de un plasmodio verdadero, consta en realidad de células individuales (FIGURA 20-18). Un pseudoplasmodio puede considerarse como una colonia de individuos, porque las células que lo conforman no poseen genes idénticos. Sin embargo, en cierta forma, un pseudoplasmodio es más parecido a un organismo multicelular, porque sus células se diferencian de tal modo que llegan a realizar distintos tipos de funciones. Un pseudoplasmodio se mueve en forma de babosa y migra

◀ **FIGURA 20-18 El ciclo de vida de un moho deslizante celular**


1 Cuando escasea el alimento, las células forman una masa semejante a una babosa llamada pseudoplasmodio
núcleo
cuerpos fructíferos
3 Las células independientes con forma de ameba salen de las esporas, se arrastran y se alimentan
esporas
2 Un pseudoplasmodio emigra hacia la luz y forma un cuerpo fructífero donde se producen esporas
haploide (n)

▲ **FIGURA 20-19 Algas rojas** Algas coralinas rojas del mar Mediterráneo. Las algas coralinas, al depositar carbonato de calcio en el interior de su cuerpo, contribuyen a la formación de arrecifes de coral en las aguas tropicales.

hacia la luz solar, donde sus células se diferencian para convertir la estructura en un cuerpo fructífero. Las esporas haploides que se forman dentro del sorocarpo se dispersan gracias al viento y germinan resultando en nuevos individuos unicelulares.

Las algas rojas habitan principalmente en los océanos tropicales de aguas transparentes

Las algas rojas o rodófitas son multicelulares y fotosintéticas (**FIGURA 20-19**). El color de estos protistas va del rojo brillante hasta un tono casi negro, y deben su color a los pigmentos rojos que enmascaran su clorofila verde. Las algas rojas se localizan casi exclusivamente en ambientes marinos. Predominan en las aguas tropicales profundas y transparentes, donde sus pigmentos rojos absorben la penetrante luz verde-azulada y transfieren esta energía lumínica a la clorofila, donde se emplea para llevar a cabo la fotosíntesis.

Algunas especies de algas rojas depositan en sus tejidos carbonato de calcio (el cual forma la caliza), favoreciendo así la formación de arrecifes. Es interesante mencionar que las algas rojas poseen ciertas sustancias gelatinosas de uso comercial, como la carragenina (empleada como agente espesante de productos como pinturas, cosméticos y helados) y el agar (un sustrato para cultivar colonias de bacterias en el laboratorio). Pero la importancia primordial de éstas y otras algas reside en su capacidad fotosintética; la energía que captan contribuye a la supervivencia de los organismos que no realizan fotosíntesis en los ecosistemas marinos.

¿Te has preguntado...

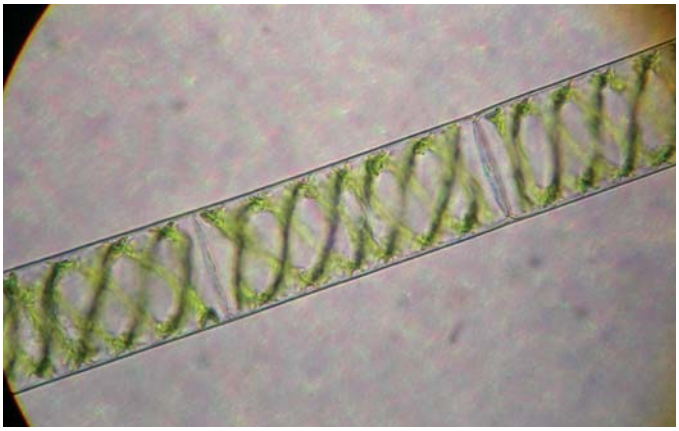
de qué están hechas las envolturas de sushi?

Si te gusta el sushi, probablemente has comido rollos de sushi en los que el arroz y los otros ingredientes están rodeados por una deliciosa envoltura verde oscura. La envoltura está hecha de los cuerpos deshidratados de un protista multicelular, el alga roja *Porphyra*. La *Porphyra* se cultiva de manera comercial, con frecuencia en grandes "granjas" costeras donde las algas crecen unidas a grandes redes suspendidas de la superficie del océano. Después de cosecharlas, las algas se cortan en tiras, despulpan y convierten en hojas secas en un proceso muy similar a la fabricación de papel.

Las algas verdes habitan principalmente en estanques y lagos

Las algas verdes, un grupo grande y variado de protistas fotosintéticos, incluyen tanto especies multicelulares como unicelulares. La mayoría de las especies habitan en los estanques y lagos de agua dulce, pero algunas viven en los mares. Algunas algas verdes, como la *Spirogyra*, forman filamentos delgados a partir de largas cadenas de células (**FIGURA 20-20a**). Otras especies de algas verdes forman colonias que contienen agrupaciones de células que son un tanto interdependientes y que constituyen una estructura intermedia entre las formas unicelulares y las multicelulares. Estas colonias varían de unas cuantas células a varios miles de ellas, como en la especie *Volvox*. Casi todas las algas verdes son pequeñas, pero algunas especies marinas son de mayor tamaño. Por ejemplo, el alga verde *Ulva*, o lechuga de mar, tiene un tamaño similar al de las hojas de lechuga de tierra (**FIGURA 20-20b**).

Las algas verdes son de especial interés porque, a diferencia de otros grupos que contienen protistas fotosintéticos multicelulares, están estrechamente emparentadas con las plantas. De hecho, las plantas comparten un ancestro común con algunos tipos de algas, y muchos investigadores creen que las plantas más primitivas eran parecidas a las algas verdes multicelulares de la actualidad.



(a) ***Spirogyra***

(b) ***Ulva***

▲ **FIGURA 20-20 Algas verdes** **(a)** La *Spirogyra* es un alga verde filamentosa compuesta por hebras que tienen el espesor de una sola célula. **(b)** *Ulva* es un alga verde multicelular que tiene la forma de una hoja.

Estudio de caso otro vistazo

El monstruo verde

Caulerpa taxifolia, el alga marina que amenaza con invadir el Mediterráneo, es un alga verde. Esta especie y otros miembros del mismo género tienen cuerpos muy inusuales. Exteriormente parecen plantas con estructuras con forma de raíces que se adhieren al suelo marino, y con otras estructuras parecidas a tallos y hojas que crecen hasta varios centímetros de alto. Sin embargo, a pesar de su gran parecido con las plantas, el cuerpo de la *Caulerpa* consiste en una sola célula extremadamente grande. Todo el cuerpo está rodeado por una sola membrana celular continua. Su interior consta de citoplasma que posee numerosos núcleos celulares, pero no está subdividido. Es un hecho asombroso el que una sola célula tome una forma tan compleja.

Un problema potencial con la organización unicelular de la *Caulerpa* surge cuando se daña su cuerpo, posiblemente por la acción de las olas o cuando un depredador la muerde. Cuando la membrana celular se rompe, no hay nada que evite que todo el citoplasma se derrame, un suceso que resulta mortal. Pero la *Caulerpa* desarrolló una defensa contra este desastre latente. Casi inmediatamente después de que se rompe la membrana celular, se llena de inmediato con un "tapón" que cierra la herida. Una vez que el tapón queda en el sitio correspondiente, la célula comienza a crecer y a reparar cualquier fragmento perdido del cuerpo.

Esta capacidad para regenerarse es un componente clave de la habilidad de las cepas de acuario de la *Caulerpa taxifolia* para dispersarse velozmente en nuevos ambientes. Si parte del cuerpo de una *Caulerpa* se rompe y se traslada hacia una nueva ubicación, puede regenerarse en un cuerpo completamente nuevo. El individuo regenerado se convierte en el fundador de una nueva colonia de rápido crecimiento... y este tipo de colonias pueden aparecer en cualquier parte del mundo. Las autoridades de muchos países se muestran preocupadas porque las cepas de acuario de *Caulerpa* puedan introducirse en sus aguas costeras, transportadas inadvertidamente por los barcos que navegan por el Mediterráneo o liberadas en un descuido por los encargados de los acuarios. De hecho, la *Caulerpa* invasora ya no está confinada solamente al Mediterráneo, porque se ha encontrado en dos sitios costeros de California y cuando menos en ocho cuerpos de agua de Australia. Las autoridades locales de ambos países se han esforzado por controlar esta alga invasora, pero es imposible predecir si sus esfuerzos tendrán éxito. La *Caulerpa taxifolia* es un adversario con muchos recursos.

Considera esto

¿Por qué es transcendental detener la dispersión de la *Caulerpa*? Los gobiernos invierten cuantiosos recursos en combatir las especies introducidas y evitar que sus poblaciones aumenten y se extiendan. ¿Por qué éste sería un uso inteligente de esos fondos? ¿Puedes pensar en algunos argumentos en contra de invertir el tiempo y el dinero empleados en este proyecto?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

20.1 ¿Qué son los protistas?

"Protista" es un término acomodaticio que se refiere a cualquier eucarionte que no es planta, animal u hongo. La mayoría de los protistas son células únicas eucariontes enormemente complejas, pero algunas forman colonias y otras, como las algas marinas, son multicelulares. Los protistas muestran diferentes modos de nutrición, reproducción y locomoción. Los protistas fotosintéticos forman gran parte del fitoplancton, el cual desempeña un papel ecológico esencial. Algunos protistas causan enfermedades en el hombre, y otros son parásitos de los cultivos.

20.2 ¿Cuáles son los principales grupos de protistas?

Los grupos de protistas incluyen los excavata (diplomonados y parabasálidos), euglenozoa o euglenozoos (eugénidos y kinetoplástidos), stramenopila (mohos acuáticos, diatomeas y algas pardas), alveolata o alveolados (dinoflagelados, aplicomplexa y ciliados), rhizaria (foraminíferos y radiolarios), amebozoa o amebozoos (amebas y mohos deslizantes), algas rojas y algas verdes (los parientes más cercanos de las plantas).

Términos clave

algas *373*
alveolados *376*
ameba *380*
amebozoos *380*
apicomplexa *379*
ciliados *379*
cilios *379*
diatomeas *376*
dinoflagelados *376*
diplomonados *374*
euglénidos *375*
euglenozoo *374*
excavata *374*
fitoplancton *376*
foraminíferos *380*
kinetoplástidos *375*
moho acuático *375*
moho deslizante acelular *380*
moho deslizante celular *381*
parabasálidos *374*
plasmodio *380*
protistas *371*
protozoarios *373*
pseudoplasmodio *381*
pseudópodo *371*
radiolarios *380*
rhizaria *379*
stramenopila *375*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Muchos protistas depredadores fagocitan las presas con extensiones con forma de dedo llamadas _____. Los protistas que absorben nutrimentos de sus alrededores pueden actuar como _____ de materia orgánica muerta, o como _____ dañinos de organismos vivientes más grandes.
2. Los protistas fotosintéticos se conocen de manera colectiva como _____; los protistas unicelulares no fotosintéticos se llaman de manera colectiva como _____.
3. Los cloroplastos de protistas rodeados por membranas de cuatro capas surgen evolutivamente a través de _____, en la que un protista no fotosintético ancestral fagocitó mas no digirió un _____.
4. El parásito *Giardia* causante de infecciones graves es miembro del grupo _____; el protista que causa el paludismo es miembro del grupo _____, y el protista que causa mal del sueño es miembro del grupo _____.

5. Las enfermedades vegetales mildiú velloso y tizón tardío son causados por protistas del grupo _____. Los mohos deslizantes son miembros del grupo _____.
6. Los protistas que constituyen una gran porción del fitoplancton de la Tierra incluyen _____ y _____. El grupo protista más estrechamente emparentado con las plantas terrestres son _____.

Preguntas de repaso

1. Enlista las principales diferencias entre procariontes y protistas.
2. ¿Qué es la endosimbiosis secundaria?
3. ¿Cuál es la importancia de los dinoflagelados en los ecosistemas marinos? ¿Qué puede suceder cuando se reproducen rápidamente?
4. ¿Cuál es el principal papel ecológico que desempeñan las algas unicelulares?
5. ¿Cuál grupo de protistas consta en su totalidad de organismos parásitos?
6. ¿Cuáles grupos de protistas incluyen a las algas marinas?
7. ¿Cuáles grupos de protistas incluyen especies que emplean pseudópodos?

Aplicación de conceptos

1. Las investigaciones recientes han demostrado que, durante las últimas cuatro décadas, las aguas oceánicas alejadas de las costas del sur de California se han calentado de 1 a 1.5 °C, posiblemente como resultado del efecto invernadero. Este calentamiento ha ocasionado de forma indirecta una escasez de nutrimentos en el agua y, por consiguiente, un declive en los protistas fotosintéticos como las diatomeas. ¿Qué efectos tendrá ese calentamiento sobre la vida en los océanos?
2. La estructura interna de muchos protistas es bastante más compleja que la de las células de los organismos multicelulares. ¿Esto significa que los protistas realizan actividades más complejas que los organismos multicelulares? Si no es así, ¿por qué las células de los protistas son más complejas?
3. ¿Por qué la vida de los animales multicelulares sería imposible si no existieran los organismos procariontes y protistas?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

La diversidad de las plantas

Capítulo 21

▲ La enorme y apestosa flor de la *Rafflesia arnoldii* es una atracción para quienes visitan los bosques húmedos asiáticos.

Estudio de caso

La reina de los parásitos

LA FLOR DE LA APESTOSA *Rafflesia arnoldii* provoca una fuerte impresión por una razón: es enorme. Una sola flor puede llegar a medir un metro de diámetro. Además, tiene una apariencia extraña, pues consiste en lóbulos carnosos parecidos a los hongos. Pero lo que hace a la flor *Rafflesia arnoldii* imposible de ignorar es su aroma, que se ha descrito como "un olor penetrante, más repulsivo que un cadáver de búfalo en avanzado estado de descomposición".

Un examen más detallado de la flor *Rafflesia arnoldii* revela que carece de hojas, raíces y tallos visibles. De hecho, es un parásito y su cuerpo se incrusta completamente en los tejidos de su huésped, una planta del género *Tetrastigma*. Sin hojas, la flor *Rafflesia arnoldii* es incapaz de producir alimento, por lo que extrae todos los nutrimentos que necesita de su huésped. El parásito se vuelve visible fuera del cuerpo del huésped sólo cuando alguno de sus capullos en forma de col empuja a través de la superficie del tallo del huésped, y su gigantesca flor apestosa se abre más o menos durante una semana para luego marchitarse y desprenderse. Si una flor masculina y una femenina se abren y se cierran simultáneamente, la flor femenina puede ser fecundada y producir semillas. Si una semilla que se dispersa en el excremento de un animal que la ingiere, tiene la suerte de caer en el tallo de una *Tetrastigma*, germinará y entrará en un nuevo huésped.

Cuando se habla de plantas, a menudo se piensa en su característica más obvia: hojas verdes que captan energía solar mediante fotosíntesis. Por eso parecerá extraño que este capítulo acerca de las plantas comience con la descripción de una planta tan peculiar que no realiza fotosíntesis. Sin embargo, rarezas como la flor *Rafflesia arnoldii* sirven para recordar que la evolución no siempre sigue una trayectoria predecible y que incluso una adaptación tan valiosa como la capacidad de vivir a partir de la luz solar puede descartarse.

De un vistazo

Estudio de caso La reina de los parásitos

21.1 ¿Cuáles son las principales características de las plantas?

Las plantas tienen embriones multicelulares dependientes

En las plantas se alternan las generaciones multicelulares haploides y diploides

21.2 ¿Cómo afectan las plantas a otros organismos?

Las plantas desempeñan una función ecológica fundamental

Las plantas satisfacen las necesidades de los seres humanos y deleitan sus sentidos

21.3 ¿Cuál es el origen evolutivo de las plantas?

Los ancestros de las plantas eran acuáticos

Estudio de caso continuación La reina de los parásitos

21.4 ¿Cómo se adaptaron las plantas a la vida en tierra firme?

El cuerpo de las plantas resiste la gravedad y la sequía

Los embriones de las plantas están protegidos, y algunas de ellas tienen células sexuales que se dispersan en ausencia de agua

21.5 ¿Cuáles son los principales grupos de plantas?

Las plantas no vasculares carecen de estructuras de conducción

Las plantas vasculares tienen células conductoras que también brindan sostén

Las plantas vasculares sin semilla incluyen los licopodios, las colas de caballo y los helechos

Las plantas con semilla reciben ayuda de dos adaptaciones importantes: el polen y las semillas

Las gimnospermas son plantas con semilla que carecen de flores

Las angiospermas son plantas con semilla y flores

Estudio de caso continuación La reina de los parásitos

Las plantas que evolucionaron más recientemente tienen gametofitos más pequeños

Estudio de caso otro vistazo La reina de los parásitos

21.1 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LAS PLANTAS?

Las plantas son los seres vivos más notorios en casi cualquier paisaje terrestre. A menos que te encuentres en una región polar, un desolado desierto o una zona urbana densamente poblada, vives rodeado de plantas. Las plantas que dominan los bosques, las sabanas, los parques, las praderas, los huertos y las granjas de la Tierra, son elementos tan familiares del telón de fondo de la vida cotidiana que tendemos a ignorarlas. Pero si dedicas un poco de tiempo a observar más de cerca a esas verdes compañeras, seguramente apreciarás más las adaptaciones responsables de su éxito y las propiedades que las hacen esenciales para la supervivencia de la humanidad.

¿Qué distingue a los miembros del reino vegetal de otros organismos? Quizá la característica más notable de las plantas es su color verde. El color proviene de la presencia del pigmento de la clorofila en muchos tejidos vegetales. La clorofila desempeña un papel crucial en la fotosíntesis, el proceso por el que las plantas aprovechan la energía de la luz solar para convertir el agua y el dióxido de carbono en azúcares. Sin embargo, la clorofila y la fotosíntesis no son exclusivas de las plantas, porque también se presentan en muchos tipos de protistas y procariontes. Más bien, la característica que distingue a las plantas de otros organismos fotosintéticos son sus embriones multicelulares.

Las plantas tienen embriones multicelulares dependientes

El embrión multicelular de una planta se conserva en el interior y recibe nutrimentos de los tejidos de la planta progenitora. Esto es: el embrión permanece adherido a la planta progenitora y depende de ella a medida que crece y se desarrolla. Tales embriones multicelulares dependientes no se encuentran entre los protistas fotosintéticos; esto distingue a las plantas de las algas.

En las plantas se alternan las generaciones multicelulares haploides y diploides

La reproducción vegetal se caracteriza por un tipo de ciclo de vida llamado **alternancia de generaciones** (FIGURA 21-1). En los organismos con alternancia de generaciones, las generaciones diploides y haploides individuales se alternan mutuamente. (Recuerda que un organismo diploide tiene dos juegos de cromosomas; un organismo haploide, un juego). En la generación diploide, el cuerpo de la planta consta de células diploides y se conoce como **esporofito**. (En las plantas, los embriones multicelulares descritos anteriormente son parte de la generación esperofito diploide.) Ciertas células de los esporofitos experimentan meiosis para producir células reproductivas haploides llamadas *esporas*. Estas esporas haploides se desarrollan hasta convertirse en cuerpos haploides multicelulares llamadas **gametofitos**.

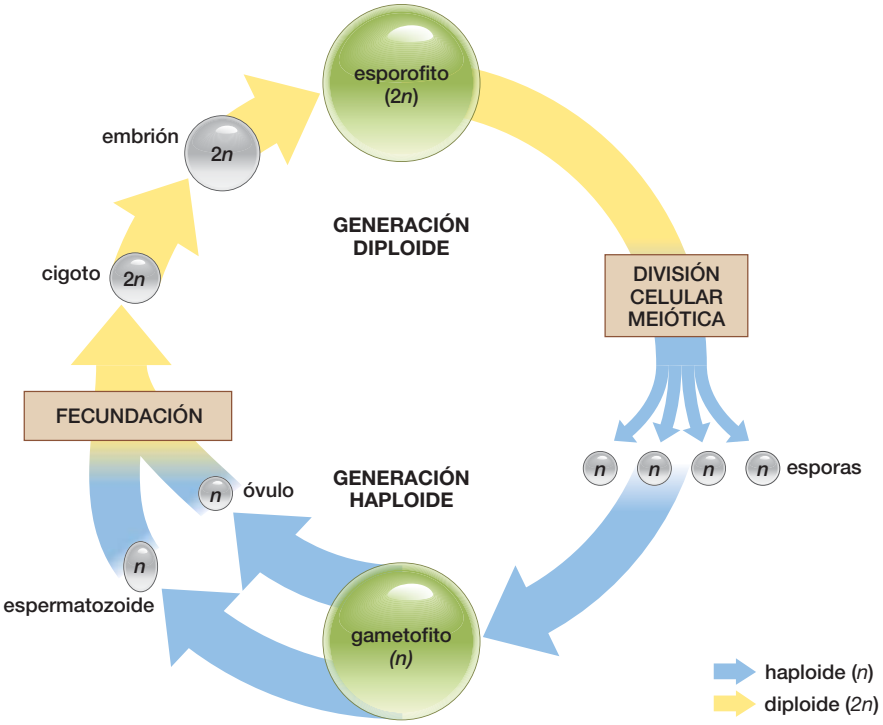
Finalmente, los gametofitos producen *gametos* (espermatozoides y óvulos) haploides masculinos y femeninos por mitosis. Los gametos, como las esporas, son células reproductivas, pero, a diferencia de las esporas, un gameto individual por sí solo no puede desarrollarse para convertirse en un nuevo individuo. En vez de ello, dos gametos de sexo opuesto deben encontrarse y fusionarse para formar un nuevo individuo. En las plantas, los gametos producidos por gametofitos se fusionan para formar un *cigoto* (óvulo fecundado) diploide, que se desarrolla hasta constituir un embrión diploide. El embrión se desarrolla hasta convertirse en un esporofito maduro, y el ciclo se inicia de nuevo.

21.2 ¿CÓMO AFECTAN LAS PLANTAS A OTROS ORGANISMOS?

A medida que las plantas sobreviven, crecen y se reproducen, alteran e influyen el paisaje y la atmósfera de la Tierra en formas que son enormemente beneficiosas para el resto de los habitantes del planeta, incluidos los seres humanos. Éstos también obtienen beneficios adicionales al explotar de manera activa las plantas.

Las plantas desempeñan una función ecológica fundamental

Los complejos ecosistemas que albergan la vida terrestre no podrían mantenerse sin la ayuda de las plantas, ya que éstas realizan aportaciones vitales al alimento, aire, suelo y agua que sostienen la vida en tierra firme.



◀ **FIGURA 21-1 Alternancia de generaciones en las plantas** Como se muestra en esta representación generalizada del ciclo de vida de una planta, la generación esporofito diploide produce esporas haploides por meiosis. Las esporas se desarrollan hasta dar origen a la generación gametofito haploide que produce gametos haploides por división celular mitótica. El resultado de la fusión de estos gametos es un cigoto diploide que se transforma en la planta esporofito.

Las plantas captan energía que usan otros organismos

Las plantas proveen alimento, ya sea de forma directa o indirecta, a todos los animales, hongos y microorganismos no fotosintéticos terrestres. Las plantas utilizan la fotosíntesis para captar la energía solar y convierten parte de esa energía en hojas, retoños, semillas y frutos que sirven de alimento a otros organismos. Muchos de estos consumidores de tejidos vegetales, a la vez, sirven de alimento a otros organismos. Las plantas son los principales proveedores de energía y nutrimentos a los ecosistemas terrestres, y toda la vida terrestre depende de la capacidad de las plantas para fabricar alimentos a partir de la luz solar.

Las plantas ayudan a mantener la atmósfera

Además de su papel como proveedores de alimento, las plantas hacen otras contribuciones esenciales a la atmósfera. Por ejemplo, las plantas generan oxígeno como un subproducto de la fotosíntesis y, al hacerlo, reponen continuamente el oxígeno de la atmósfera. Sin la contribución de las plantas, el oxígeno atmosférico se agotaría rápidamente como resultado de la respiración que consume oxígeno por parte de una multitud de organismos sobre la Tierra.

Las plantas construyen suelo

Las plantas también ayudan a crear y mantener el suelo. Cuando una planta muere, sus tallos, hojas y raíces se convierten en alimento para hongos, procariontes y otros desintegradores. Gracias al proceso de degradación y/o desintegración, los tejidos de las plantas se degradan en diminutas partículas de materia orgánica que constituyen parte del suelo. La materia orgánica mejora la capacidad del suelo para retener agua y nutrimentos, haciéndolo más fértil y más capaz de contribuir al crecimiento de las plantas vivas. Las raíces de las plantas vivas ayudan a mantener la consistencia de la tierra y a conservarla en su lugar. Los suelos de los cuales se ha eliminado la vegetación son susceptibles a la erosión del viento y el agua (**FIGURA 21-2**).

▲ **FIGURA 21-2 Las plantas protegen el suelo** El daño a la vegetación natural, como la deforestación de esta colina, dejan el suelo subyacente vulnerable a la erosión.

Las plantas ayudan a mantener húmedos los ecosistemas

Las plantas toman agua del suelo, y retienen mucha de ella en sus tejidos. Al hacerlo, las plantas reducen la tasa a la que el agua escapa de los ecosistemas terrestres, y aumenta la cantidad de agua disponible para satisfacer las necesidades de los habitantes de los ecosistemas. Al reducir la cantidad de agua que se escurre, las plantas también reducen las posibilidades de inundaciones destructivas. Por ende, las inundaciones pueden ser más frecuentes en áreas donde los bosques, praderas o humedales fueron destruidos por actividades de los seres humanos.

Las plantas satisfacen las necesidades de los seres humanos y deleitan sus sentidos

Todos los habitantes de los ecosistemas terrestres dependen de las contribuciones de las plantas a dichos ecosistemas, pero la dependencia de los seres humanos en relación con las plantas es especialmente notoria. Sería difícil exagerar el grado en que las poblaciones humanas dependen de las plantas. Ni la explosión demográfica ni el rápido avance tecnológico serían posibles sin las plantas.

Las plantas proveen refugio, combustible y medicinas

Las plantas son la fuente de la madera que se utiliza para construir casas para una gran parte de la población humana. Durante buena parte de la historia de la humanidad, la madera fue también el principal combustible para calentar los hogares y para cocinar. La madera sigue siendo el combustible más importante en muchos lugares del mundo. El carbón, otro combustible importante, se compone de los restos de plantas antiguas que se transformaron como resultado de procesos geológicos.

Las plantas también suministran muchos medicamentos de los que depende el cuidado de la salud en la actualidad. Medicamentos importantes que originalmente se encontraron y extrajeron de las plantas incluyen la aspirina; el medicamento para el corazón llamado digoxina; el Taxol® y la vinblastina que se utilizan en el tratamiento contra el cáncer; la quinina que combate el paludismo, así como los analgésicos codeína y morfina, entre muchos otros medicamentos.

Además de extraer sustancias útiles de las plantas silvestres, los seres humanos han domesticado una multitud de especies vegetales útiles. A través de generaciones de cruza selectiva, los seres humanos han modificado las semillas, los tallos, las raíces, las flores y los frutos de especies seleccionadas para obtener alimento y fibra. Es difícil imaginar la vida sin maíz, arroz, papas, manzanas, tomates, aceite para cocinar, algodón y la infinidad de alimentos básicos que las plantas domésticas suministran.

Las plantas brindan placer

A pesar de las contribuciones obvias de las plantas al bienestar de los seres humanos, la relación con ellas parece estar basada en algo más profundo que su capacidad para ayudar a satisfacer las necesidades materiales. Aunque se aprecia el valor práctico del trigo y la madera, las conexiones emocionales más poderosas con las plantas son puramente sensuales. Muchos de los placeres de la vida llegan a los seres humanos por cortesía de nuestras compañeras vegetales. Las personas se deleitan con la belleza y la fragancia de las flores, y las presentan a otros como símbolo de sus más sublimes e inefables emociones. Numerosas personas dedican horas enteras de su tiempo de ocio a cuidar de los jardines y céspedes, sin otra recompensa que el placer y la satisfacción que obtienen al observar los frutos de su trabajo. En las casas se reservan espacios no sólo para los miembros de la familia, sino también para las plantas. Los seres humanos se sienten impulsados a alinear las calles con árboles y buscan refugio del estrés de la vida cotidiana en parques con abundante vegetación. Las mañanas se enriquecen con el aroma del café o el té, y las noches con un buen vaso de vino. Es evidente que las plantas ayudan a satisfacer los deseos, tanto como las necesidades.

¿Te has preguntado... por qué el mundo es tan verde?

La mayoría de las personas dan por sentada la enorme abundancia de plantas verdes que les rodean. Pero cuando piensas en ello, esta abundancia es un tanto enigmática. Muchos animales se alimentan de plantas, y con tantas hojas y retoños verdes en el ambiente es razonable pensar que las poblaciones de animales herbívoros deben volverse suficientemente grandes para comer el tejido vegetal tan rápidamente como las plantas lo producen. Pero esto no es lo que ocurre. En vez de ello, los bosques siguen llenos de hojas, los campos permanecen plenos de césped y la mayor parte del terreno sobre la Tierra sigue siendo verde a lo largo de la época de cosecha. ¿Por qué? Los ecologistas plantean la hipótesis de que el mundo es verde porque los depredadores mantienen bajo control a las poblaciones de animales herbívoros. De no ser por el control poblacional que ofrecen los depredadores, los herbívoros se volverían tan abundantes que comerían una porción mucho mayor de las plantas de la Tierra, y el mundo ya no sería tan verde.

21.3 ¿CUÁL ES EL ORIGEN EVOLUTIVO DE LAS PLANTAS?

Los ancestros de las plantas fueron protistas fotosintéticos, probablemente similares a las algas verdes modernas conocidas como carofíceas (**FIGURA 21-3**). Las carofíceas son los parientes vivos más cercanos de las plantas. La relación evolutiva entre plantas y carofíceas se reveló mediante comparaciones de ADN, y se refleja en otras semejanzas entre plantas y algas verdes. Por ejemplo, algas verdes y plantas usan el mismo tipo de clorofila y pigmentos accesorios en la fotosíntesis. Además, tanto plantas como algas verdes almacenan alimento en forma de almidón y tienen paredes celulares hechas de celulosa. En contraste, otros protistas fotosintéticos (como las algas rojas y las pardas) difieren de las plantas en sus pigmentos fotosintéticos, sus moléculas de almacenamiento de alimentos y sus paredes celulares.

▲ **FIGURA 21-3 *Chara*, una carofícea** Las algas verdes conocidas como carofíceas son los parientes vivientes más cercanos de las plantas.

Los ancestros de las plantas eran acuáticos

Como las carofíceas modernas, los protistas que dieron origen a las plantas probablemente carecían de verdaderas raíces, tallos, hojas y estructuras reproductoras complejas, como flores o conos, características que aparecieron sólo más tarde en la historia evolutiva de las plantas. Además, los ancestros de las plantas estuvieron confinados a hábitats acuáticos.

Para los ancestros de las plantas, la vida en el agua tenía muchas ventajas. Por ejemplo, en el agua, un cuerpo está sumergido en una solución rica en nutrimentos, está sostenido por una fuerza de flotación y no es probable que se seque. Además, la vida en el agua facilita la reproducción, porque los gametos (células sexuales) y cigotos (células sexuales fecundadas) pueden transportarse mediante corrientes acuáticas o impulsarse mediante flagelos.

Estudio de caso continuación

La reina de los parásitos

La flor *Rafflesia arnoldii*, con sus enormes flores de un metro de ancho, aparentemente evolucionó a partir de un ancestro con flores pequeñas. Un reciente análisis de secuencias de ADN reveló que el grupo de plantas más estrechamente emparentado con las rafflesiaceas (la familia que incluye la flor *Rafflesia arnoldii*) es el de las euforbias, una familia de plantas que en su mayoría tienen flores pequeñas. El análisis también demostró que el ancestro común de las euforbias y la flor *Rafflesia arnoldii* probablemente tenía flores que medían aproximadamente 1/80 el tamaño de las flores de la moderna flor *Rafflesia arnoldii*. Por ende, para las escalas de tiempo evolutivo comunes, la flor de *Rafflesia arnoldii* evolucionó su tamaño masivo muy rápidamente.

21.4 ¿CÓMO SE ADAPTARON LAS PLANTAS A LA VIDA EN TIERRA FIRME?

A pesar de los beneficios de los ambientes acuáticos, las primeras plantas invadieron hábitats terrestres. En la actualidad, la mayoría de las plantas viven en el medio terrestre. La mudanza a tierra trajo muchas ventajas para ellas, incluido el acceso a la luz solar sin impedimento del agua que puede bloquear sus rayos, y el acceso a nutrimentos contenidos en las rocas superficiales. Sin embargo, el moverse a tierra firme también impuso algunos retos; las plantas ya no podían depender de los ambientes acuosos para brindar sostén, humedad, acceso a nutrimentos y transporte para los gametos y cigotos. Como resultado, la vida en el medio terrestre ha favorecido en las plantas la evolución de rasgos que ayudan a superar estos desafíos ambientales: estructuras que dan sostén al cuerpo y permiten conservar el agua, células conductoras que transportan el agua y los nutrimentos a toda la planta, y procesos que dispersan los gametos y cigotos por métodos que son independientes del agua.

El cuerpo de las plantas resiste la gravedad y la sequía

Algunas de las principales adaptaciones a la vida en el medio terrestre surgieron en una etapa temprana de la evolución de las plantas; en la actualidad son comunes a prácticamente todas las plantas terrestres. Entre estas adaptaciones podemos mencionar las siguientes:

- Raíces o estructuras semejantes a raíces, que anclan la planta y/o absorben agua y nutrimentos del suelo.
- Una **cutícula** cérea que recubre la superficie de hojas y tallos y limita la evaporación de agua (*véase* la figura 7-1).
- Poros llamados **estomas** en las hojas y los tallos, que se abren para permitir el intercambio de gases y se cierran cuando el agua escasea, con el fin de reducir la pérdida de agua por evaporación (*véase* la figura 7-2).

Otras adaptaciones fundamentales tuvieron lugar en etapas más tardías de la transición a la vida terrestre y ahora están muy extendidas, aunque no se presentan en todas las plantas (la mayoría de las plantas no vasculares, un grupo que se describirá más adelante, carecen de ellas):

- Células conductoras que transportan agua y sales minerales hacia arriba desde las raíces y que llevan los productos de la fotosíntesis desde las hojas al resto de la planta.
- La sustancia endurecedora llamada **lignina**, un polímero rígido que impregna las células conductoras y sostiene el cuerpo de la planta, lo que le permite exponer una máxima área superficial a la luz solar.

Los embriones de las plantas están protegidos, y algunas de ellas tienen células sexuales que se dispersan en ausencia de agua

Los grupos de plantas más difundidos son los conocidos colectivamente como plantas con semillas. Se caracterizan por tener embriones especialmente bien protegidos (con suficiente cantidad de provisiones), y por dispersar sus células sexuales sin la ayuda del agua. Las adaptaciones fundamentales de estos grupos de plantas son las semillas, el polen y, en las plantas que florecen, las flores y los frutos.

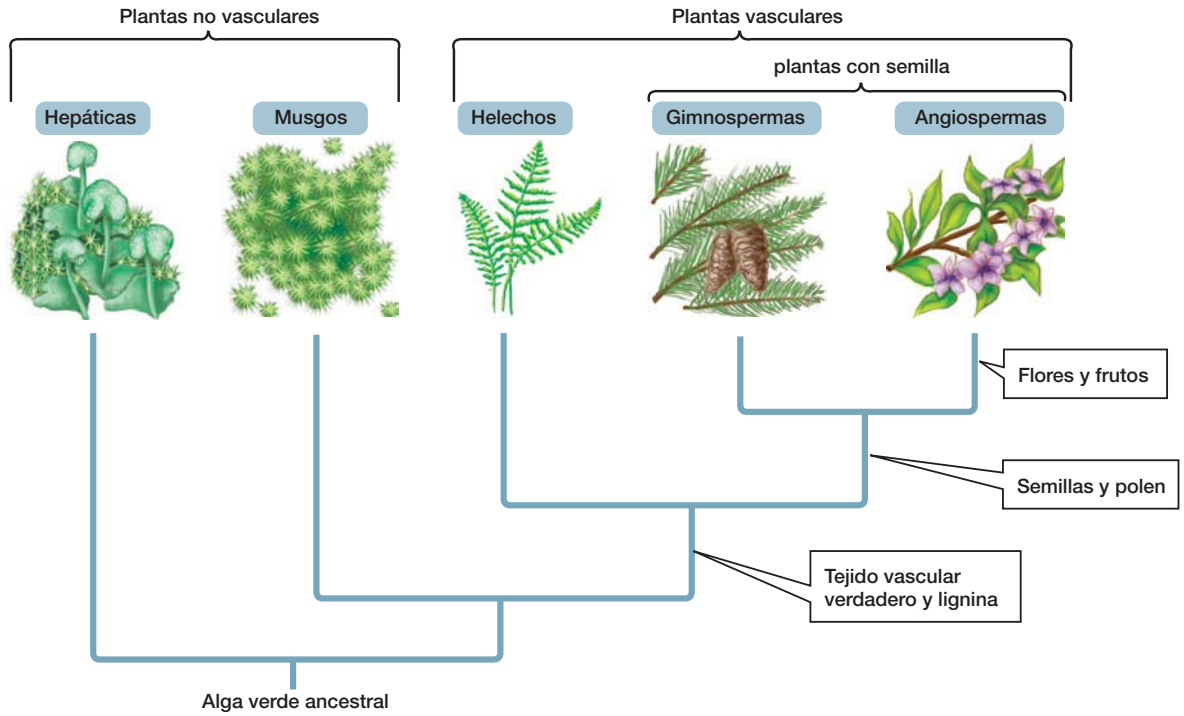
Las primeras plantas con semilla sacaron ventaja sobre sus competidores al producir semillas, que brindaban protección y alimento a los embriones en desarrollo, así como la posibilidad de una dispersión más eficaz. Las primeras plantas con semillas también produjeron microscópicos granos de polen seco que permitía que el viento, en vez del agua, transportara los gametos masculinos. Más adelante tuvo lugar la evolución de las flores, que atraían a animales polinizadores, capaces de dispersar el polen con más precisión que el viento. Los frutos también atrajeron animales forrajeros, que se alimentaban de ellos y dispersaban en sus heces las semillas que no podían digerir.

21.5 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES GRUPOS DE PLANTAS?

Dos grupos principales de plantas terrestres surgieron a partir de las antiguas algas (**FIGURA 21-4** y **Tabla 21-1**). Los miembros de un grupo, las **plantas no vasculares** (también llamadas *briofitas*), necesitan un medio húmedo para reproducirse, por lo que constituye un puente entre la vida acuática y la terrestre, de manera análoga a los anfibios en el reino animal. El otro grupo, el de las **plantas vasculares** (también llamadas *traqueofitas*), ha conseguido colonizar ambientes más secos.

Las plantas no vasculares carecen de estructuras de conducción

Las plantas no vasculares conservan algunas características de las algas que les dieron origen. Carecen de raíces, hojas y tallos verdaderos. Poseen estructuras de anclaje semejantes a raíces, llamadas *ri-*



▲ **FIGURA 21-4 Árbol evolutivo de algunos de los principales grupos de plantas**

zoides, que introducen agua y nutrimentos en el cuerpo de la planta, pero las plantas no vasculares carecen de estructuras bien desarrolladas para conducir agua y nutrimentos. Por esa razón, dependen de una difusión lenta o de tejidos conductores poco desarrollados para distribuir agua y otros nutrimentos. En consecuencia, el tamaño de su cuerpo es limitado. El tamaño también está limitado por la ausencia de algún agente endurecedor. Sin este material, no pueden crecer mucho hacia arriba. La mayoría de las plantas no vasculares no alcanzan más de 2.5 centímetros de altura.

Las plantas no vasculares incluyen antoceras, hepáticas y musgos

Las plantas no vasculares incluyen tres grupos: antoceras, hepáticas y musgos. Los antoceras y las hepáticas se llaman así por sus formas. Los dos primeros reciben su nombre por la forma de espiga que en general tienen los esporofitos, que para algunos observadores simula ser un cuerno (**FIGURA 21-5a**). Los gametofitos de ciertas especies de hepáticas tienen una forma lobulada que recuerda a la forma de un hígado (**FIGURA 21-5b**). Los antoceras

Tabla 21.1 Características de los principales grupos de plantas

Grupo	Subgrupo	Relación entre el esporofito y el gametofito	Transferencia de células reproductoras	Desarrollo embrionario inicial	Dispersión	Estructuras de transporte de agua y nutrientes
Plantas no vasculares		Gametofito dominante: el esporofito se desarrolla a partir de un cigoto retenido en un gametofito	El espermatozoide móvil nada hacia un óvulo inmóvil retenido en un gametofito	Se lleva a cabo dentro del arquegonio del gametofito	Esporas haploides arrastradas por el viento	Ausentes
Plantas vasculares	Helechos	Esporofito dominante: se desarrolla a partir de un cigoto retenido en un gametofito	El espermatozoide móvil nada hacia un óvulo inmóvil retenido en un gametofito	Se lleva a cabo dentro del arquegonio del gametofito	Esporas haploides arrastradas por el viento	Presentes
	Coníferas	Esporofito dominante: el gametofito microscópico se desarrolla dentro de un esporofito	El polen, dispersado por el viento, transporta los espermatozoides hasta un óvulo inmóvil en un cono	Se lleva a cabo dentro de una semilla protectora que contiene una provisión de alimento	Semillas que contienen el embrión esporofito diploide son dispersadas por el viento o animales	Presentes
	Plantas con flor	Esporofito dominante: el gametofito microscópico se desarrolla dentro de un esporofito	El polen, dispersado por el viento o los animales, lleva espermatozoides hacia un óvulo inmóvil dentro de una flor	Se lleva a cabo dentro de una semilla protectora que contiene una provisión de alimento; la semilla está encerrada en el fruto	Fruto, con semillas, dispersado por animales, el viento o el agua	Presentes

(a) Antocera

(b) Hepática

(c) Musgo

(d) Estero de *Sphagnum*

y las hepáticas abundan en regiones de gran humedad, como los bosques húmedos y cerca de las riberas de arroyos y estanques.

Los musgos son los más diversos y abundantes de las plantas no vasculares (FIGURA 21-5c). Al igual que los antoceras y las hepáticas, los musgos se encuentran casi siempre en lugares húmedos. Sin embargo, algunos musgos tienen una cubierta impermeable que retiene la humedad, evitando la pérdida de agua. Muchos de estos musgos también son capaces de sobrevivir a la pérdida de buena parte del agua en sus cuerpos; se deshidratan y permanecen en estado latente durante periodos de sequía, pero absorben agua y reanudan su crecimiento cuando se restablecen las condiciones de humedad. Tales musgos logran sobrevivir en desiertos, sobre rocas desnudas y en latitudes meridionales donde hay muy poca humedad y el agua líquida escasea durante gran parte del año.

Los musgos del género *Sphagnum* están ampliamente distribuidos, y viven en lugares húmedos de las regiones septentrionales alrededor del mundo. En muchos de estos hábitats, el *Sphagnum* es la planta más abundante y forma esteras de gran extensión (FIGURA 21-5d). Puesto que la degradación es lenta en los climas fríos y dado que estos musgos contienen compuestos que inhiben la proliferación de bacterias, el *Sphagnum* muerto se degrada muy lentamente. Como resultado, los tejidos de musgos parcialmente degradados se acumulan en depósitos que, al cabo de miles de años, llegan a medir varios metros de grosor. Estos depósitos se conocen como turba. Desde hace mucho tiempo, la turba se recolecta para utilizarse como combustible, una práctica que continúa hasta la actualidad en algunas regiones del hemisferio norte. Sin embargo, ahora la turba se recolecta con mayor frecuencia para utilizarse en horticultura. La turba seca puede absorber muchas veces su propio peso en agua, lo que la hace muy útil como acondicionador del suelo y como material de empaque para transportar plantas vivas.

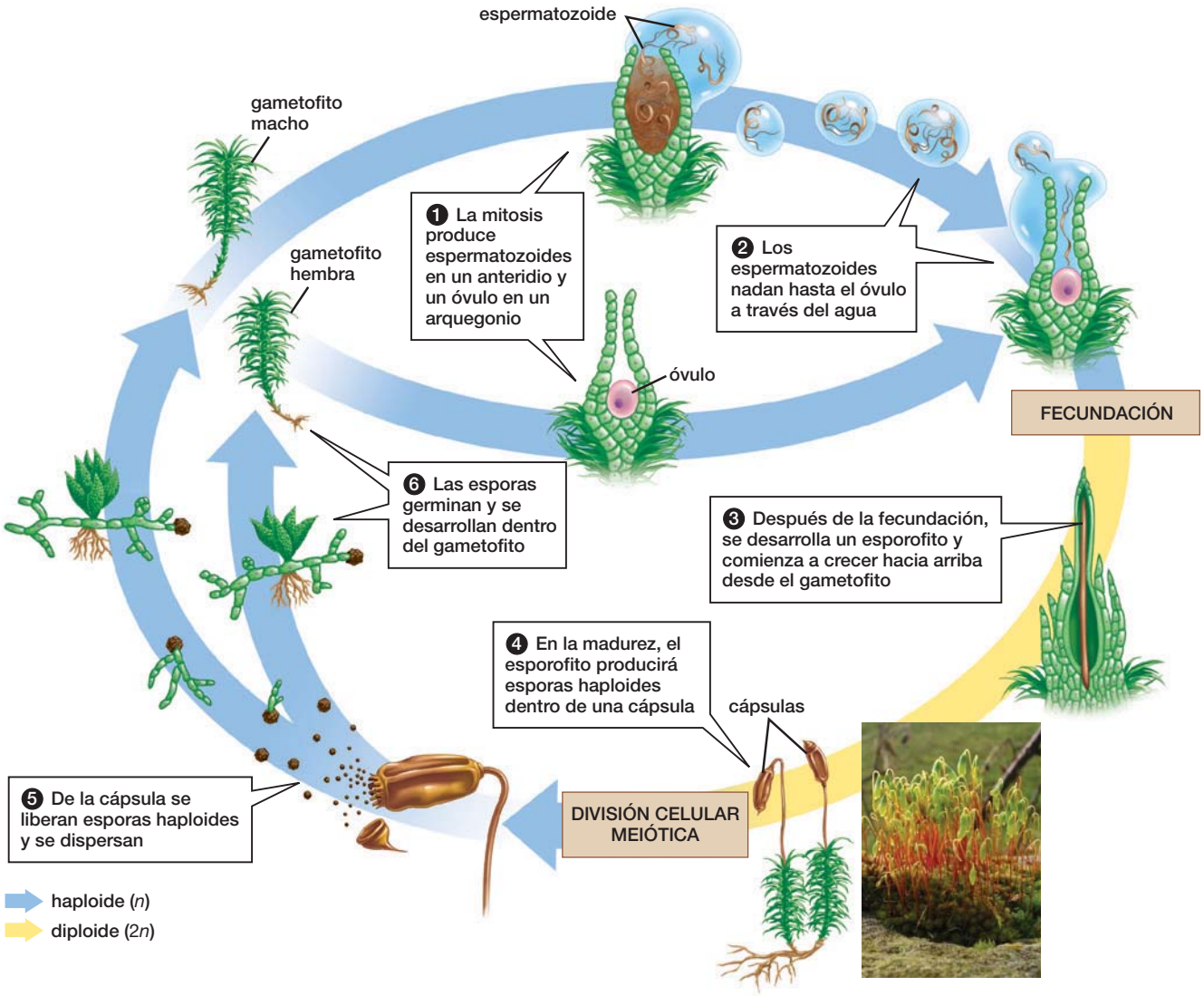
Las estructuras reproductoras de las plantas no vasculares están protegidas

Las plantas no vasculares requieren humedad para reproducirse, pero evolucionaron algunas características que facilitan la reproducción en ambientes terrestres (FIGURA 21-6). Por ejemplo, las estructuras reproductoras de las plantas no vasculares están encerradas, lo que evita que los gametos se sequen. Existen dos tipos de estructuras reproductoras: los **arquegonios**, donde se desarrollan los óvulos, y los **anteridios**, donde se forman los espermatozoides (FIGURA 21-6 ❶). En algunas especies de plantas no vasculares, tanto arquegonios como anteridios se ubican en la misma planta; en otras especies, cada planta individual es masculina o femenina.

En todas las plantas no vasculares, el espermatozoide debe nadar hacia el óvulo, que emite una sustancia química atrayente, a través de una película de agua (FIGURA 21-6 ❷). Es por ello

◀ **FIGURA 21-5 Plantas no vasculares** Las plantas que se observan aquí miden menos de un centímetro de altura. **(a)** Los esporofitos en forma de cuerno de las antoceras crecen hacia arriba a partir del cuerpo del gametofito. **(b)** Las hepáticas crecen en zonas sombreadas y húmedas. Las estructuras con forma de palmera en las plantas hembras que aquí se muestran contienen óvulos. Las plantas macho producen espermatozoides que deben nadar a través de una película de agua para fecundar los óvulos. **(c)** Plantas de musgo que muestran estructuras parecidas a "tallos" con las cápsulas que contienen esporas. **(d)** Esteras del musgo *Sphagnum* cubren las ciénagas en regiones septentrionales.

PREGUNTA ¿Por qué todas las plantas no vasculares son pequeñas?


espermatozoide
gametofito macho
gametofito hembra
1 La mitosis produce espermatozoides en un anteridio y un óvulo en un arquegonio
2 Los espermatozoides nadan hasta el óvulo a través del agua
óvulo
FECUNDACIÓN
6 Las esporas germinan y se desarrollan dentro del gametofito
3 Después de la fecundación, se desarrolla un esporofito y comienza a crecer hacia arriba desde el gametofito
4 En la madurez, el esporofito producirá esporas haploides dentro de una cápsula
cápsulas
5 De la cápsula se liberan esporas haploides y se dispersan
DIVISIÓN CELULAR MEIÓTICA
haploide (n)
diploide (2n)

▲ **FIGURA 21-6 Ciclo de vida de un musgo** La fotografía muestra plantas de musgo; las pequeñas plantas verdes frondosas son gametofitos haploides; los tallos de color marrón rojizo son esporofitos diploides.

que las plantas no vasculares que habitan en zonas más secas, su reproducción debe coincidir con la temporada de lluvias. El óvulo fecundado (cigoto) permanece en el arquegonio, donde el embrión crece y madura para convertirse en un pequeño esporofito diploide, que se queda adherido a la planta gametofito progenitora (FIGURA 21-6 ❸). En la madurez, el esporofito produce esporas haploides por meiosis dentro de una cápsula (FIGURA 21-6 ❹). Cuando la cápsula se abre, las esporas son liberadas y dispersadas por el viento (FIGURA 21-6 ❺). Si una espora cae en un ambiente adecuado, se desarrollará hasta formar otra planta gametofito haploide (FIGURA 21-6 ❻).

Las plantas vasculares tienen células conductoras que también brindan sostén

Las plantas vasculares se distinguen por poseer grupos especializados de células conductoras con forma de tubo. Dichas células están impregnadas con la sustancia endurecedora llamada lignina y desempeñan funciones tanto de sostén como de conducción. Los vasos permiten que las plantas vasculares alcancen mayor altura que las no vasculares, no sólo porque la lignina brinda sostén adicional, sino también porque las células conductoras transportan el agua y los nutrimentos absorbidos por las raíces hacia la parte superior de la planta. Otra diferencia entre las plantas vasculares y las no vasculares es que, en las primeras, el esporofito diploide es la estructura más grande y notoria; en las plantas no vasculares, el gametofito haploide es más evidente.

Las plantas vasculares se clasifican en dos grupos: las que tienen semillas y las que carecen de ellas.

Las plantas vasculares sin semilla incluyen los licopodios, las colas de caballo y los helechos

Al igual que las plantas no vasculares, las plantas vasculares sin semilla tienen espermatozoides que nadan y requieren de un medio acuático para reproducirse. Como indica su nombre, no producen semillas, pues se reproducen mediante esporas. Las plantas vasculares sin semilla de hoy (licopodios, colas de caballo y helechos) son mucho más pequeñas que sus ancestros, que dominaron el paisaje del planeta en el periodo carbonífero (hace 350 a 290 millones de años; *véase* la figura 17-8). Las plantas vasculares sin semilla dominaron alguna vez el paisaje, pero actualmente las plantas con semilla, más versátiles, son las que ocupan el papel predominante.

Los licopodios y las colas de caballo son pequeños y poco notorios

Los representantes modernos de los licopodios apenas alcanzan unos cuantos centímetros de altura (**FIGURA 21-7a**). Sus hojas son pequeñas y con apariencia de escamas, semejantes a las estructuras con forma de hojas de los musgos. Los licopodios del género *Lycopodium*, comúnmente conocidos como pinillos, forman una hermosa cubierta del suelo en algunos bosques templados de coníferas y plantas caducifolias.

Las colas de caballo modernas pertenecen a un solo género, *Equisetum*, que comprende solamente 15 especies, en su mayoría de menos de un metro de altura (**FIGURA 21-7b**). El nombre común de cola de caballo se debe a las frondosas ramas de ciertas especies; las hojas se reducen a pequeñísimas escamas sobre las ramas. También se les conoce como "juncos para restregar", porque todas las especies de *Equisetum* depositan grandes cantidades de sílicio (vidrio) en su capa celular externa, lo que les confiere una textura abrasiva. Los primeros colonizadores europeos de América del Norte las usaban para lavar cazuelas y pisos.

Los helechos tienen hojas anchas y son más diversos

Los helechos, con 12,000 especies, son las plantas vasculares sin semilla más diversas (**FIGURA 21-7c**). En los trópicos, los helechos arborescentes todavía alcanzan alturas que recuerdan las de sus antepasados del periodo carbonífero (**FIGURA 21-7d**). Los helechos son las únicas plantas vasculares sin semilla con hojas anchas.

En los helechos, como en las plantas no vasculares, la reproducción requiere humedad (**FIGURA 21-8**). Los gametos se producen en arquegonios y anteridios dentro del minúsculo gametofito del helecho (**FIGURA 21-8** ❶). Los espermatozoides se liberan en

(a) Licopodio

(c) Helecho

(b) Cola de caballo

(d) Árbol de helecho

▲ **FIGURA 21-7 Algunas plantas vasculares sin semilla** Las plantas vasculares sin semilla se encuentran en hábitats boscosos húmedos. **(a)** Los licopodios (también conocidos como pinillos) crecen en los bosques templados. Este espécimen está liberando esporas. **(b)** La cola de caballo gigante extiende ramas largas y angostas en una serie de rosetones a intervalos regulares a lo largo del tallo. Sus hojas se han reducido a escamas insignificantes. A la derecha se observa una estructura cónica formadora de esporas. **(c)** Las hojas de este helecho del monte brotan de hojas inmaduras enrolladas, que reciben el nombre de cabeza de violín. **(d)** Aunque la mayoría de las especies de helechos son pequeñas, algunas, como este árbol de helecho, conservan las enormes dimensiones que eran comunes entre los helechos del periodo carbonífero.

PREGUNTA En cada una de estas fotografías, la estructura que se observa ¿es un esporofito o un gametofito?

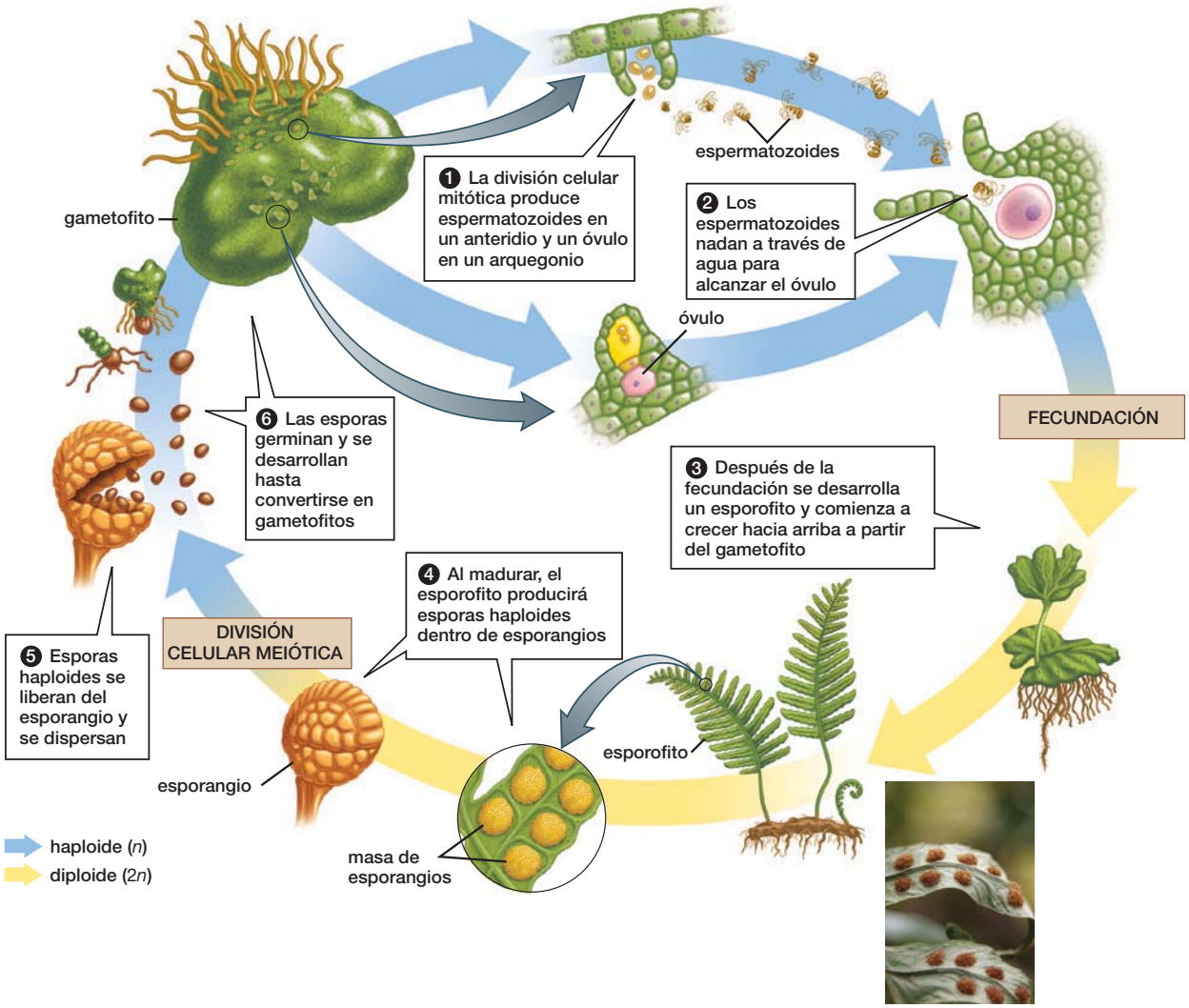
el agua y nadan hasta alcanzar un óvulo en un arquegonio (FIGURA 21-8 ❷). Si la fecundación ocurre, el cigoto resultante se desarrolla en una planta, el esporofito, que crece a partir de su progenitor, el gametofito (FIGURA 21-8 ❸). En una planta de helecho esporofito maduro, que es mucho más grande que el gametofito, las esporas haploides se producen en estructuras llamadas *esporangios*, que se forman sobre hojas especiales del esporofito (FIGURA 21-8 ❹). Las esporas se dispersan con el viento (FIGURA 21-8 ❺); si una espora aterriza en un lugar con condiciones adecuadas, germina y se desarrolla hasta convertirse en un gametofito (FIGURA 21-8 ❻).

Las esporas de helecho transportadas por el viento las hacen especialmente efectivas para colonizar lugares que carecen de vida vegetal abundante. Por ejemplo, después de la gran erupción volcánica que destruyó la mayor parte de la vida en la isla de Krakatoa en 1883, los helechos pronto tapizaron el paisaje anteriormente desolado. De igual modo, la abundancia de helechos aumentó de manera notable después del catastrófico impacto del asteroide que causó la extinción de los dinosaurios y muchas otras especies hace aproximadamente 65 millones de años. Los paleontólogos han descubierto que la abundancia de esporas fósiles de helechos es considerablemente elevada en rocas con una antigüedad de 65 millones de años, en muchas ubicaciones alrededor del mundo; estas "espigas de esporas" se interpretan como evidencia de que incendios masivos siguieron al impacto del asteroide, arrasando con la mayoría de la vegetación y crearon espacio para la gran colonización de los helechos.

Aunque ninguna especie de helecho se cultiva extensamente como alimento, algunos helechos son comestibles. Son en especial de un sabor agradable las altamente ensortijadas "cabezas de violín" de algunas especies, éstas se forman cuando el esporofito en desarrollo recién sale a la superficie del suelo (*véase* la figura 21-7c). Hervidas o salteadas, las cabeza de violín comestibles constituyen un platillo delicioso. En épocas anteriores a la llegada de la transportación refrigerada, que hizo que los vegetales frescos estuvieran disponibles durante todo el año, las cabezas de violín con frecuencia eran los primeros vegetales de la primavera disponibles cada año para los residentes de las regiones templadas.

Las plantas con semilla reciben ayuda de dos adaptaciones importantes: el polen y las semillas

Las plantas con semilla se distinguen de las plantas no vasculares y de las plantas vasculares sin semilla porque producen polen y semillas. Los granos de **polen** son diminutos gametofitos masculinos que portan células productoras de espermatozoides. Los granos de polen se dispersan por el viento o por animales polinizado-


gametofito
❶ La división celular mitótica produce espermatozoides en un anteridio y un óvulo en un arquegonio
espermatozoides
❷ Los espermatozoides nadan a través de agua para alcanzar el óvulo
óvulo
FECUNDACIÓN
❸ Después de la fecundación se desarrolla un esporofito y comienza a crecer hacia arriba a partir del gametofito
❹ Al madurar, el esporofito producirá esporas haploides dentro de esporangios
DIVISIÓN CELULAR MEIÓTICA
❺ Esporas haploides se liberan del esporangio y se dispersan
❻ Las esporas germinan y se desarrollan hasta convertirse en gametofitos
esporofito
esporangio
masa de esporangios
haploide (n)
diploide (2n)

▲ **FIGURA 21-8 Ciclo de vida de un helecho** La fotografía muestra grupos de esporangios en el envés de una hoja de helecho.

res, como las abejas. De esta forma, los espermatozoides viajan a través del aire para fecundar óvulos. Este transporte aéreo significa que la distribución de las plantas con semilla no está limitada por la necesidad de agua como medio para que los espermatozoides naden hasta el óvulo.

De forma análoga a lo que sucede en los huevos de aves y reptiles, las **semillas** constan de un esporofito embrionario, una provisión de alimento para el embrión y una cubierta protectora exterior (FIGURA 21-9). La *cubierta de la semilla* mantiene al embrión en un estado de animación suspendida o latencia, hasta que las condiciones sean apropiadas para su desarrollo. El alimento almacenado sustenta a la planta recién nacida hasta que sus raíces y hojas se desarrollan y es capaz de elaborar su propio alimento mediante fotosíntesis. Algunas semillas poseen adaptaciones complejas que hacen posible su dispersión por medio del viento, el agua y los animales.

En plantas con semillas, los gametofitos (que producen las células sexuales) son de tamaño diminuto. El gametofito femenino es un pequeño grupo de células haploides que da origen al óvulo. El gametofito masculino es el grano de polen.

Las plantas con semillas se agrupan en dos tipos generales: gimnospermas, que carecen de flores, y angiospermas, las plantas que producen flores.

Las gimnospermas son plantas con semilla que carecen de flores

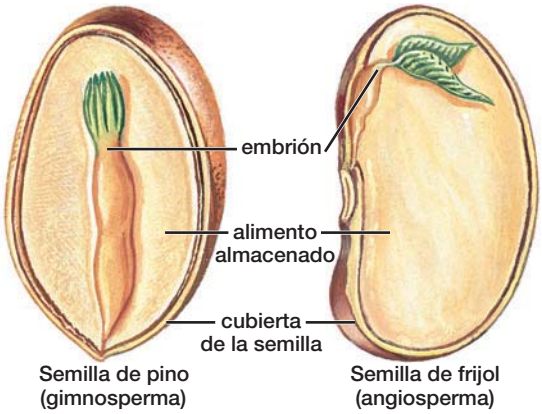
Las **gimnospermas** aparecieron antes que las plantas con flor. Las primeras gimnospermas coexistieron con los bosques de plantas vasculares sin semilla que dominaron en el periodo carbonífero. Sin embargo, durante el periodo pérmico que siguió (hace 290 a 248 millones de años), las gimnospermas se convirtieron en el grupo predominante de plantas hasta que surgieron las plantas con flores más de 100 millones de años después. A pesar de su éxito, la mayoría de aquellas primeras gimnospermas ahora están extintas. En la actualidad sobreviven cuatro grupos de gimnospermas: ginkgos, cicadáceas, gnetofitas y coníferas.

Sólo sobrevive una especie de ginkgo

Los ginkgos tienen una larga historia evolutiva. Se diseminaron durante el periodo jurásico, que comenzó hace 208 millones de años. Sin embargo, en la actualidad están representados por la especie única *Ginkgo biloba*, también conocido como árbol del cabello de Venus o árbol cabellera de doncella. Los árboles de ginkgo son masculinos o femeninos; los árboles femeninos producen semillas carnosas, del tamaño de una cereza y de olor fétido (FIGURA 21-10a). Los ginkgos se han conservado por cultivo, especialmente en Asia; de no ser por este cultivo, quizá ya se habrían extinguido. Puesto que son más resistentes a la contaminación que casi todos los demás árboles, se han plantado ginkgos (por lo general árboles masculinos) en muchas ciudades estadounidenses. En fechas recientes las hojas del ginkgo han llamado la atención como complemento de fitoterapia para mejorar la memoria.

Las cicadáceas se restringen a los climas cálidos

Al igual que los ginkgos, las cicadáceas fueron diversas y abundantes durante el periodo jurásico, pero desde entonces sus poblaciones han disminuido. En la actualidad existen aproximadamente 160 especies, cuya mayoría habita en climas tropicales o subtropicales. Las cicadáceas tienen hojas grandes finamente divididas, y se pa-



(a) Semillas

(b) Diente de león

(c) Coco

▲ **FIGURA 21-9 Semillas** **(a)** Semillas de una gimnosperma (izquierda) y una angiosperma (derecha). Ambas se componen de una planta embrionaria y alimento almacenado encerrado en la cubierta de la semilla. Las semillas presentan diversas adaptaciones con el fin de dispersarse, incluidas **(b)** las pequeñísimas semillas copetudas del diente de león, que flotan en el aire, y **(c)** las enormes semillas acorazadas (protegidas dentro del fruto) de la palma de coco, que sobreviven a la inmersión prolongada en agua de mar durante sus travesías por el océano.

PREGUNTA ¿Podrías pensar en algunas adaptaciones que ayudan a proteger las semillas de la destrucción cuando las consumen los animales?

(a) Ginkgo

(b) Cicadácea

(c) Gnetofita

(d) Conífera

▲ **FIGURA 21-10 Gimnospermas** **(a)** Este ginkgo, o árbol del cabello de Venus, es femenino y tiene semillas carnosas del tamaño de cerezas grandes. **(b)** Una cicadácea. Estas plantas fueron comunes en la era de los dinosaurios, pero en la actualidad sólo existen alrededor de 160 especies. Al igual que los ginkgos, las cicadáceas tienen diferentes sexos. **(c)** Las hojas de la gnetofita *Welwitschia* pueden tener cientos de años de antigüedad. **(d)** Las hojas en forma de aguja de las coníferas están protegidas por una capa superficial de cera.

recen superficialmente a las palmeras o grandes helechos (**FIGURA 21-10b**). En su mayoría, las cicadáceas alcanzan aproximadamente un metro de altura, pero algunas especies pueden llegar a medir 20 metros. Las cicadáceas crecen con lentitud y viven mucho tiempo; un espécimen australiano tiene una edad estimada de cinco mil años.

Los tejidos de las cicadáceas contienen potentes toxinas. A pesar de ello, la gente en algunas partes del mundo utiliza las semillas, tallos y raíces como alimento. La preparación y procesamiento adecuados permiten eliminar las toxinas antes de que las plantas se consuman. No obstante, se piensa que las toxinas de las cicadáceas son la causa de los problemas neurológicos que se presentan con cierta frecuencia en las poblaciones que consumen estas plantas. Las toxinas de las cicadáceas también pueden dañar al ganado que pasta.

Casi la mitad de todas las especies de cicadáceas se clasifican o como especie amenazada o como especie en peligro de extinción. Las principales amenazas para estas plantas son la destrucción del hábitat, la competencia de especies introducidas y la recolección de los cultivos con fines comerciales. Un espécimen de gran tamaño de una cicadácea poco común llega a venderse en miles de dólares. Como las cicadáceas crecen muy lentamente, la recuperación de las poblaciones en peligro de extinción es incierta.

Las gnetofitas incluyen a la extraña Welwitschia

Las gnetofitas incluyen casi 70 especies de arbustos, parras y pequeños árboles. Las hojas de las especies de gnetofitas del género *Ephedra* contienen compuestos alcaloides que actúan en los seres humanos como estimulantes y supresores del apetito. Por esta razón, la *Ephedra* se utiliza ampliamente para aumentar la energía y como un agente para perder peso. Sin embargo, luego de reportes de muerte súbita entre los consumidores de *Ephedra* y de la publicación de varios estudios que vinculan su consumo con el aumento del riesgo de sufrir problemas cardiacos, la Food and Drug Administration, FDA (Administración de Alimentos y Medicamentos) de Estados Unidos prohibió la venta de productos que contienen *Ephedra*.

La gnetofita *Welwitschia mirabilis* está entre las plantas más distintivas (**FIGURA 21-10c**). La *Welwitschia*, que se encuentra sólo en los desiertos extremadamente secos del suroeste de África, tiene una raíz primaria que se extiende hasta 30 metros por debajo del nivel del suelo. Sobre la superficie, la planta tiene un tallo fibroso. Dos (y sólo dos) hojas crecen del tallo y jamás son sustituidas por otras, sino que permanecen en la planta durante toda la vida de ésta, que puede ser muy larga. La *Welwitschia* más antigua tiene más de 2,000 años, y el ciclo vital típico es de

aproximadamente 1,000 años. Las hojas en forma de tira continúan creciendo durante todo ese tiempo, por lo que se extienden profusamente sobre el suelo. Las porciones más antiguas de las hojas, azotadas por el viento durante siglos, a menudo se rompen, lo que confiere a la planta su característica apariencia retorcida y raída.

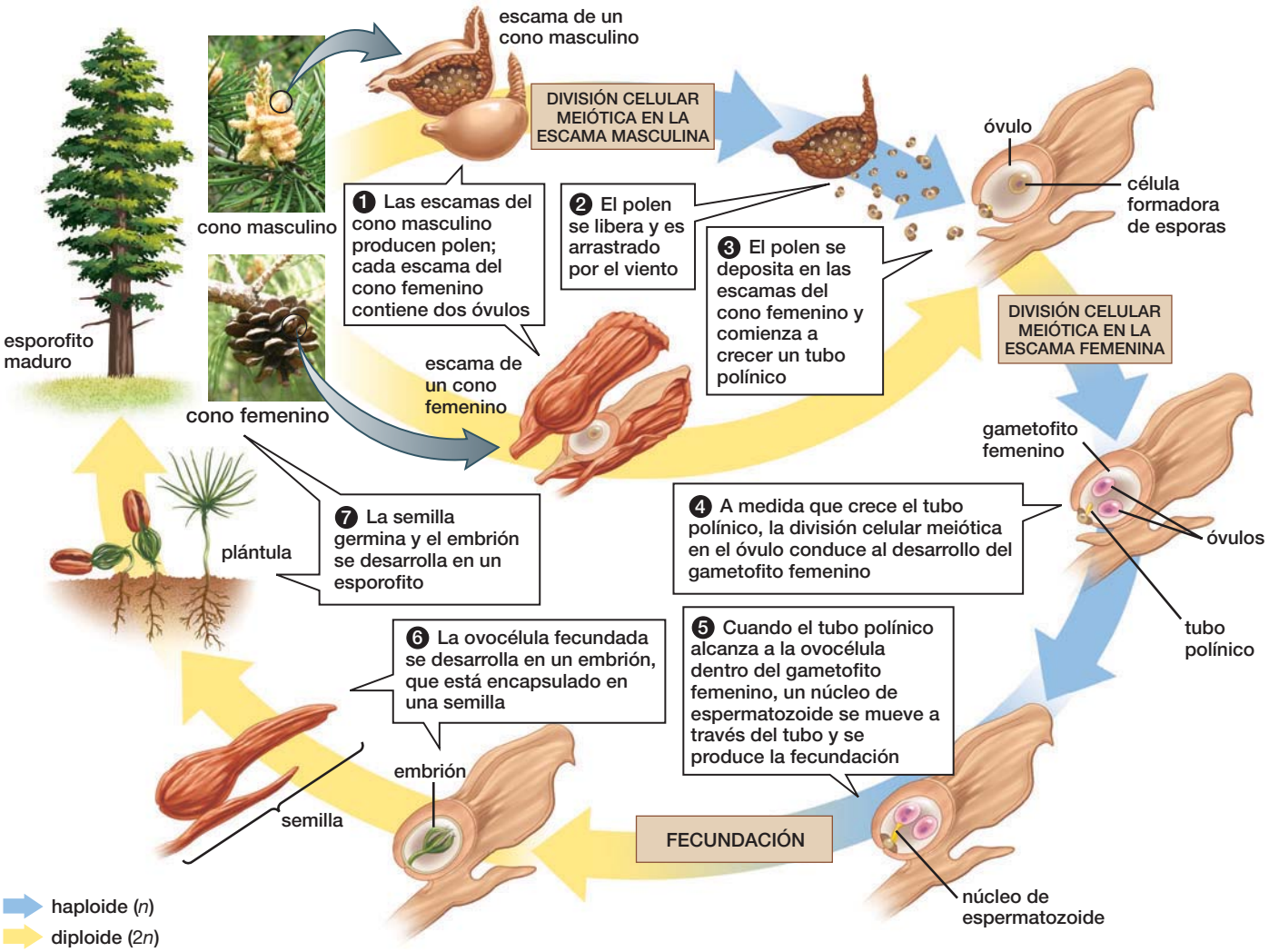
Las coníferas están adaptadas a climas fríos

Aunque los otros grupos de gimnospermas han reducido drásticamente su predominio de otros tiempos, las **coníferas** aún dominan vastas zonas del planeta. Las coníferas, cuyas 500 especies incluyen pinos, abetos, píceas, cicutas y cipreses, son más abundantes en las frías latitudes septentrionales y a grandes alturas, donde las condiciones son secas. En estas regiones no sólo la lluvia es escasa, además el agua del suelo permanece congelada y no está disponible durante los prolongados inviernos.

Las coníferas se adaptaron a estas condiciones de frío y sequedad en tres formas. En primer lugar, las coníferas conservan sus hojas verdes durante todo el año, lo que les permite continuar fotosintetizando y creciendo lentamente en épocas cuando la mayoría de las demás plantas se aletargan. Por esta razón, suele describirse a las coníferas como plantas perennifolias. En segundo lugar, las hojas de las coníferas son en realidad agujas delgadas cubiertas con una gruesa superficie impermeable que reduce al mínimo la evaporación (FIGURA 21-10d). Por último, las coníferas producen un "anticongelante" en su savia que les permite continuar transportando nutrimentos a temperaturas por debajo del punto de congelación. Esta sustancia les confiere su fragante aroma "a pino".

Las semillas de las coníferas se desarrollan en conos

La reproducción es similar en todas las coníferas, así que revisaremos el ciclo reproductivo del pino (FIGURA 21-11). El árbol mismo en sí es un esporofito diploide, en el que se desarrollan conos tanto masculinos como femeninos (FIGURA 21-11 ❶). Los conos masculinos son estructuras delicadas relativamente pequeños (por lo general de unos dos centímetros o menos), reconstituidas por escamas en las que se desarrolla el polen (gametofito masculino). Cada cono femenino consiste de una serie de escamas leñosas ordenadas en espiral alrededor de un eje central. En la base de cada escama hay dos **óvulos** (semillas no fecundadas), en cuyo interior se forman células esporíferas diploides.

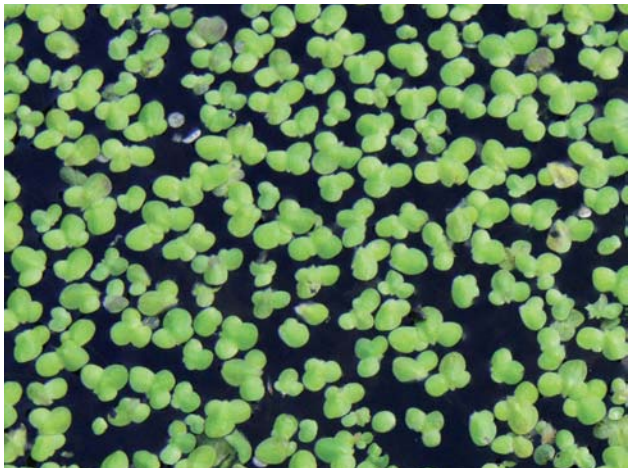

esporofito maduro
cono masculino
cono femenino
escama de un cono masculino
DIVISIÓN CELULAR MEIÓTICA EN LA ESCAMA MASCULINA
❶ Las escamas del cono masculino producen polen; cada escama del cono femenino contiene dos óvulos
❷ El polen se libera y es arrastrado por el viento
❸ El polen se deposita en las escamas del cono femenino y comienza a crecer un tubo polínico
óvulo
célula formadora de esporas
DIVISIÓN CELULAR MEIÓTICA EN LA ESCAMA FEMENINA
escama de un cono femenino
gametofito femenino
óvulos
tubo polínico
❹ A medida que crece el tubo polínico, la división celular meiótica en el óvulo conduce al desarrollo del gametofito femenino
❺ Cuando el tubo polínico alcanza a la ovocélula dentro del gametofito femenino, un núcleo de espermatozoide se mueve a través del tubo y se produce la fecundación
FECUNDACIÓN
núcleo de espermatozoide
❻ La ovocélula fecundada se desarrolla en un embrión, que está encapsulado en una semilla
embrión
semilla
❼ La semilla germina y el embrión se desarrolla en un esporofito
plántula
haploide (n)
diploide (2n)

▲ FIGURA 21-11 **Ciclo de vida del pino**

Los conos masculinos liberan polen durante la temporada reproductiva y luego se desintegran (FIGURA 21-11 ❷). La cantidad de polen liberado es enorme; inevitablemente, algunos granos de polen se depositan por casualidad en escamas de cono femenino (FIGURA 21-11 ❸). En las secuelas de tal evento de polinización, un grano de polen envía un tubo polínico que lentamente entra en un óvulo. A medida que crece el tubo polínico, la célula esporífera diploide en el óvulo experimenta meiosis para producir esporas haploides, una de las cuales da origen a un gametofito femenino haploide, dentro del cual se desarrollan las ovocélulas (FIGURA 21-11 ❹). Al cabo de casi 14 meses, el tubo finalmente alcanza la ovocélula y libera al espermatozoide que la fecunda (FIGURA 21-11 ❺). El cigoto resultante queda encerrado en una semilla conforme se desarrolla hasta convertirse en embrión: una pequeña planta esporofito embrionaria (FIGURA 21-11 ❻). La semilla se libera cuando el cono madura y sus escamas se separan. Si cae en un segmento adecuado de suelo, puede germinar y crecer hasta llegar a ser un árbol esporofito (FIGURA 21-11 ❼).

Las angiospermas son plantas con semillas y flores

Las plantas con flor, o **angiospermas**, han dominado la Tierra durante más de 100 millones de años. Este grupo es increíble-



(a) Lenteja de agua

(c) Césped

(b) Eucalipto

(d) Hierba de mariposa (*Asclepsias tuberosa*)

▲ **FIGURA 21-12 Angiospermas** **(a)** La angiosperma más pequeña es la lenteja de agua que flota en los estanques. Estos especímenes miden alrededor de tres milímetros de diámetro. **(b)** Las angiospermas más grandes son los árboles de eucalipto, que pueden alcanzar 100 metros de altura. **(c)** Los céspedes (y muchos árboles) tienen flores que pasan desapercibidas y dependen del viento para la polinización. Las flores más visibles, como las de esta **(d)** hierba de mariposa (*Asclepsias tuberosa*) y del árbol de eucalipto (**b**, detalle), atraen insectos y otros animales que transportan polen entre las plantas individuales.

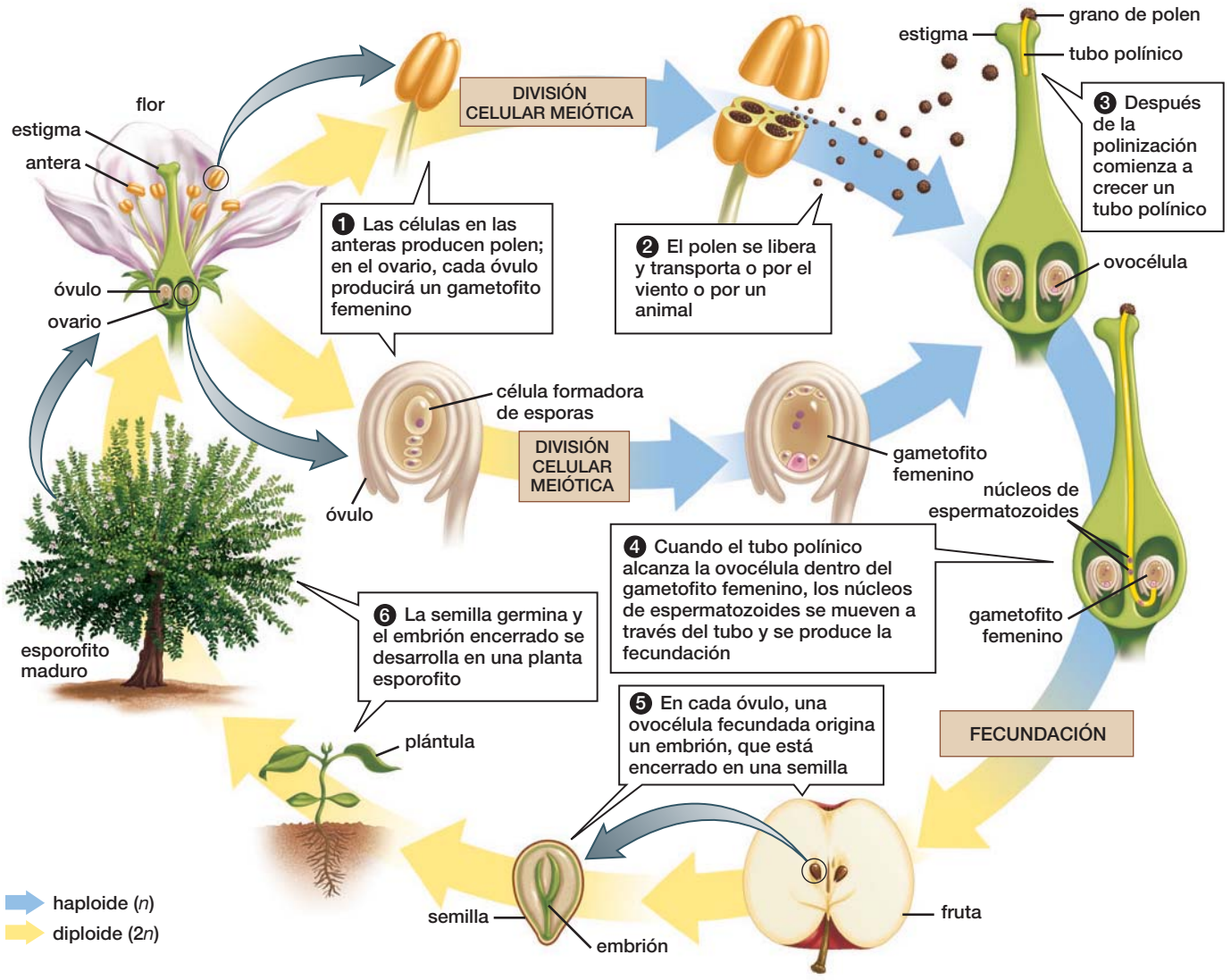
EJERCICIO Elabora una lista de las ventajas y desventajas de la polinización a través del viento. Haz lo mismo para la polinización por medio de animales. ¿Por qué ambos tipos de polinización persisten entre las angiospermas?

mente variado, con más de 230 mil especies. El tamaño de las angiospermas fluctúa desde la diminuta lenteja de agua (FIGURA 21-12a) hasta el imponente árbol de eucalipto (FIGURA 21-12b). Desde el cactus del desierto hasta las orquídeas tropicales, de los céspedes a la *Rafflesia arnoldii* parásita, las angiospermas dominan el reino vegetal. Su enorme éxito se debe en parte a tres importantes adaptaciones: flores, frutos y hojas anchas.

Las flores atraen a los polinizadores

Las **flores**, que son las estructuras donde se forman los gametos masculino y femenino, tal vez evolucionaron cuando una gimnosperma ancestral formó una asociación con animales (probablemente insectos) que transportaban su polen de una planta a otra. Según esta hipótesis, la relación entre estas antiguas gimnospermas y sus polinizadores animales fue tan provechosa, que la selección natural favoreció la evolución de flores vistosas que anunciaban la presencia de polen a los insectos y otros animales (FIGURA 21-12b, d). Los animales se beneficiaban al comer parte del polen, rico en proteína, a su vez las plantas se beneficiaban del transporte involuntario de polen de una a otra por parte de los animales. Con esta ayuda, muchas plantas con flor ya no necesitaban producir cantidades enormes de polen y depender de los vientos para asegurar la fecundación. Sin embargo, también existen muchas angiospermas que se polinizan por la acción del viento (FIGURA 21-12c).

En el ciclo de vida de las angiospermas (FIGURA 21-13), las flores se desarrollan en la planta esporofito dominante. En la flor, los gametofitos femeninos se desarrollan a partir de óvulos dentro de una estructura llamada *ovario*; los gametofitos masculinos (polen) se forman dentro de una estructura llamada *antera* (FIGURA 21-13 ❶). Durante la temporada de reproducción, el polen se libera de las anteras y se transporta con el viento o por medio de animales polinizadores (FIGURA 21-13 ❷). Si un grano de polen se deposita en un *estigma*, una estructura pegajosa de la flor que atrapa el polen, comienza a crecer un tubo polínico a partir del grano de polen (FIGURA 21-13 ❸). El tubo perfora a través del estigma y se extiende hacia el gametofito femenino, dentro del cual se desarrollaron ovocélulas. La fecundación ocurre cuando el tubo polínico alcanza la ovocélula (FIGURA 21-13 ❹). El cigoto resultante se desarrolla hasta convertirse en un embrión encerrado en el interior de la semilla que se forma a partir del óvulo (FIGURA 21-13 ❺). Después de que se disper-


flor
estigma
antera
óvulo
ovario
DIVISIÓN CELULAR MEIÓTICA
❶ Las células en las anteras producen polen; en el ovario, cada óvulo producirá un gametofito femenino
❷ El polen se libera y transporta o por el viento o por un animal
estigma
grano de polen
tubo polínico
❸ Después de la polinización comienza a crecer un tubo polínico
ovocélula
célula formadora de esporas
DIVISIÓN CELULAR MEIÓTICA
óvulo
gametofito femenino
núcleos de espermatozoides
❹ Cuando el tubo polínico alcanza la ovocélula dentro del gametofito femenino, los núcleos de espermatozoides se mueven a través del tubo y se produce la fecundación
gametofito femenino
esporofito maduro
❻ La semilla germina y el embrión encerrado se desarrolla en una planta esporofito
❺ En cada óvulo, una ovocélula fecundada origina un embrión, que está encerrado en una semilla
FECUNDACIÓN
plántula
semilla
embrión
fruta
haploide (n)
diploide (2n)

▲ FIGURA 21-13 **Ciclo de vida de una planta con flor**

Estudio de caso continuación

La reina de los parásitos

¿Por qué la flor de *Rafflesia arnoldii* huele como carne en descomposición? Aunque el olor es absolutamente nauseabundo para los seres humanos, es atractivo para los moscardones y otros insectos que usualmente se alimentan de ella y depositan sus huevos sobre la carne en descomposición. Cuando dichos insectos visitan a una flor de *Rafflesia arnoldii* masculina, pueden transportar polen que puede fecundar una flor femenina cercana.

En muchas especies de angiospermas, las flores contienen néctar que proporciona alimento a los animales polinizadores. Pero una mosca que entra a la flor de *Rafflesia arnoldii* no le espera tal recompensa de néctar. En vez de ello, la mosca atraída por el hedor de la flor busca en la vaina carne en putrefacción, y su movimiento es guiado, mediante surcos y pelos dentro de la flor, hacia la reserva de polen pegajoso de la flor. Eventualmente, la mosca se aleja, recubierta de polen. En esencia, la mosca fue engañada por la planta al brindarle un servicio sin recompensa. Por ende, la flor *Rafflesia arnoldii* es un parásito doble: explota tanto a la *Tetrastigma* que le proporciona alimento, como a las moscas que facilitan su reproducción.

sa, la semilla puede germinar y producir una planta esporofito (FIGURA 21-13 ❻).

Los frutos propician la dispersión de las semillas

El ovario, que envuelve las semillas de una angiosperma, madura hasta transformarse en un **fruto**, ésta es la segunda adaptación que contribuyó al éxito de estas plantas. Así como las flores atraen a los animales para que transporten polen, también muchos frutos los seducen para que dispersen las semillas. Si un animal come un fruto, muchas de las semillas que éste contiene recorren el sistema digestivo del animal sin sufrir daño, para después caer, con suerte, en un lugar idóneo para su germinación. Sin embargo, no todos los frutos dependen de su carácter comestible para dispersarse. Como bien lo saben los propietarios de perros, por ejemplo, algunos frutos, llamados abrojos (cinoglosa), se dispersan al colgarse de la piel peluda del animal. Otros frutos, como los de los arces, desarrollan alas que transportan la semilla por el aire. La variedad de mecanismos de dispersión que desarrollaron los diversos frutos ayuda a las angiospermas a invadir prácticamente todos los hábitats terrestres posibles.

Las hojas anchas captan más luz solar

Una tercera característica que confiere a las angiospermas una ventaja adaptativa en climas más cálidos y húmedos la constituyen las hojas anchas. Cuando hay agua en abundancia, como ocurre durante la temporada calurosa de crecimiento en los climas templados y tropicales, las hojas anchas representan una ventaja porque captan más luz solar para la fotosíntesis. En regiones donde las condiciones de crecimiento varían con las estaciones, muchos árboles y arbustos pierden sus hojas durante los periodos en los que el agua escasea, porque al no tener hojas reducen la pérdida de agua por evaporación. En los climas templados estos periodos se presentan en otoño e invierno, época en que prácticamente todos los árboles y arbustos angiospermos de estos climas pierden sus hojas. En las regiones tropicales y subtropicales la mayoría de las angiospermas son perennifolias, pero las especies que habitan en ciertos climas tropicales, donde es común que haya periodos de sequía, pueden perder sus hojas para conservar el agua durante la estación seca.

Las ventajas de las hojas anchas tienen ciertos costos evolutivos. En particular, las hojas tiernas y anchas son mucho más atractivas para los herbívoros que las agujas duras y céreas de las coníferas. Como resultado, las angiospermas desarrollaron diversas defensas contra los mamíferos e insectos herbívoros. Estas adaptaciones incluyen defensas físicas como púas, espinas y resinas que endurecen las hojas. Pero la lucha evolutiva por la supervivencia también ha dado origen a una multitud de defensas químicas, esto es, compuestos que hacen a la planta tóxica o desagradable para los depredadores potenciales. Muchos de los compuestos que constituyen la defensa química tienen propiedades que los seres humanos han explotado con fines medicinales y culinarios. Medicamentos como la aspirina y la codeína, estimulantes como la nicotina y la cafeína, y condimentos como la mostaza y la pimienta, provienen de plantas angiospermas.

Las plantas que evolucionaron más recientemente tienen gametofitos más pequeños

La historia evolutiva de las plantas ha estado marcada por la tendencia de que la generación de esporofito se vuelva cada vez más prominente, y que la longevidad y el tamaño de la generación del gametofito se reduzcan (*véase* la tabla 21-1). Por ende, se cree que las primeras plantas eran similares a las plantas no vasculares de la actualidad, las cuales tienen un esporofito más pequeño que el gametofito y que permanece unido a éste. En contraste, las plantas que se originaron tiempo después, como los helechos y otras plantas vasculares sin semilla, desarrollaron un ciclo de vida en el que el esporofito es dominante y el gametofito es una planta independiente y de menor tamaño. Por último, en el grupo de plantas de más reciente evolución: las plantas con semilla, los gametofitos son microscópicos y apenas reconocibles como una generación alterna. Sin embargo, estos diminutos gametofitos aún producen ovocélulas y espermatozoides que se unen para formar el cigoto que se desarrolla hasta formar un esporofito diploide.

Estudio de caso otro vistazo

La reina de los parásitos

Las aproximadamente 17 especies de plantas parásitas del género *Rafflesia*, que incluyen la *Rafflesia arnoldii*, habitan en los bosques húmedos del sureste asiático, un hábitat que está desapareciendo rápidamente a medida que se talan las selvas para ceder paso a la agricultura y el desarrollo económico. La zona geográfica donde crece la flor *Rafflesia arnoldii* está limitada a las reducidas selvas de la península de Malasia y las islas de Borneo y Sumatra, en Indonesia; la especie es escasa y está en peligro de extinción. El gobierno de Indonesia estableció algunos parques y reservas para proteger a la flor de *Rafflesia arnoldii*, pero, como es frecuente en los países en desarrollo, un bosque protegido en el papel todavía es vulnerable en la realidad.

Tal vez la mayor esperanza para la supervivencia de la más grande del género *Rafflesia* sea la creciente toma de conciencia por parte de los residentes rurales de Sumatra y Borneo de que las espectaculares flores de olor pútrido atrae a turistas interesados a sus países. En el marco de un innovador programa de conservación, que pretende aprovechar este potencial para el ecoturismo, los pobladores que viven cerca de las flores *Rafflesia arnoldii* se han convertido en cuidadores de las plantas. A cambio de cuidar estas plantas, pueden cobrar una módica tarifa a los curiosos visitantes. Los pobladores reciben un incentivo económico para proteger esta extraña planta parasitaria.

Considera esto

Un estilo de vida parasitario es inusual entre las plantas, pero no precisamente raro. Quince diferentes familias de plantas incluyen especies parasitarias, y los sistemáticos estiman que el parasitismo evolucionó por lo menos en nueve ocasiones a lo largo de la historia evolutiva de las plantas. Dados los beneficios obvios de la fotosíntesis, ¿por qué el parasitismo (que a menudo va acompañado de pérdida de la capacidad fotosintética) evolucionó repetidamente en las plantas que realizan fotosíntesis?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

21.1 ¿Cuáles son las principales características de las plantas?

Las plantas son organismos multicelulares fotosintéticos que presentan una alternancia de generaciones, en la que una generación de gametofito haploide se alterna con otra generación de esporofito diploide. A diferencia de sus parientes, las algas verdes, las plantas tienen embriones multicelulares dependientes.

21.2 ¿Cómo afectan las plantas a otros organismos?

Las plantas tienen un papel ecológico clave, pues captan energía para el uso de los habitantes de los ecosistemas terrestres, reabastecen el oxígeno atmosférico, crean y estabilizan suelos, y frenan la pérdida de agua de los ecosistemas. Los seres humanos también explotan las plantas para abastecerse de alimento, combustible, materiales de construcción, medicamentos y para brindarse placer estético.

21.3 ¿Cuál es el origen evolutivo de las plantas?

Los protistas fotosintéticos, probablemente algas verdes acuáticas, dieron origen a las primeras plantas, las cuales probablemente eran similares a las algas multicelulares modernas como las carofíceas, que son los parientes vivos más cercanos de las plantas.

21.4 ¿Cómo se adaptaron las plantas a la vida en tierra firme?

Las primeras plantas invadieron hábitats terrestres, y las plantas modernas muestran algunas de las adaptaciones clave para la vida terrestre: estructuras parecidas a raíces para anclarse a tierra y para la absorción de agua y nutrimentos; una cutícula cerosa para reducir la pérdida de agua a través de la evaporación; estomas que permiten el intercambio gaseoso cuando se abren y evitan la pérdida de agua al cerrarse; células conductoras para transportar agua y nutrimentos por toda la planta; y una sustancia endurecedora, llamada lignina, para impregnar las células conductoras y brindar soporte al cuerpo de la planta.

Las estructuras reproductoras de las plantas adecuadas para vivir en tierra firme incluyen: un gametofito masculino reducido (el polen), el cual permite que el viento tome el lugar del agua para transportar los espermatozoides hacia los óvulos; las semillas que nutren, protegen y ayudan a dispersar los embriones en desarrollo; las flores que atraen a los animales, los cuales transportan el polen de manera más precisa y eficiente que el viento, y los frutos, que tientan a los animales para dispersar las semillas.

21.5 ¿Cuáles son los principales grupos de plantas?

De las primitivas algas ancestrales surgieron dos grandes grupos de plantas: las plantas no vasculares y las plantas vasculares. Las plantas no vasculares, que incluyen antoceras, hepáticas y musgos, son plantas terrestres pequeñas y simples que carecen de células conductoras. Aunque algunas se adaptaron a regiones secas, la mayoría vive en ambientes húmedos. Para reproducirse, las plantas no vasculares necesitan agua donde puedan nadar los espermatozoides para alcanzar la ovocélula.

En las plantas vasculares, un sistema de células conductoras, endurecidas por la lignina, conduce el agua y los nutrimentos absorbidos por las raíces hasta las partes superiores de la planta, además de sostener su cuerpo. Gracias a este sistema de sostén, las plantas vasculares sin semilla, que comprenden los licopodios, las colas de caballo y los helechos, pueden crecer hasta alcanzar mayores dimensiones que las plantas no vasculares. Al igual que en las plantas no vasculares, los espermatozoides de las plantas vasculares sin semilla deben nadar hasta la ovocélula para llevar a cabo la reproducción sexual, y el gametofito carece de células conductoras.

Las plantas vasculares con semilla presentan otras dos características adaptativas importantes: el polen y las semillas. Las plantas con semilla se clasifican en dos categorías: gimnospermas y angiospermas. Las gimnospermas incluyen ginkgos, cicadáceas, gnetofitas y las enormemente exitosas coníferas. Todas ellas fueron las primeras plantas completamente terrestres producto de la evolución. Su éxito en tierra firme se debe en parte a la transformación evolutiva del gametofito masculino en el grano de polen. El polen protege y transporta el gameto masculino, lo que elimina la necesidad de que el espermatozoide nade hasta la ovocélula. La semilla, una estructura protectora latente que contiene un embrión y una provisión de alimento, es una segunda adaptación importante que contribuyó al éxito de las plantas con semilla.

Actualmente, las angiospermas, las plantas con flores, predominan en gran parte del medio terrestre. Además del polen y las semillas, las angiospermas también producen flores y frutos. La flor permite a las angiospermas valerse de los animales como polinizadores. En contraste con el viento, en ciertos casos los animales transportan el polen más lejos, con mayor precisión y menor desperdicio. Los frutos atraen a consumidores animales, que accidentalmente dispersan las semillas en sus heces.

Existe una tendencia evolutiva general hacia la reducción del gametofito haploide, que es dominante en las plantas no vasculares, pero microscópico en las plantas con semilla.

Términos clave

alternancia de generaciones *386*
angiosperma *398*
anteridio *391*
arquegonio *391*
conífera *397*
cutícula *389*
esporofito *386*
estoma *389*
flor *399*
fruto *400*
gametofito *386*
gimnosperma *395*
lignina *389*
óvulo *397*
planta no vascular *389*
planta vascular *389*
polen *394*
semilla *395*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Los científicos plantean la hipótesis de que los ancestros de las plantas fueron _____. Existen dos tipos principales de plantas: las que carecen de células conductoras llamadas _____ y las que tienen células conductoras llamadas _____. Todas las plantas producen _____ multicelulares y presentan un ciclo de vida complejo llamado _____.
2. Las adaptaciones de las plantas a la vida terrestre incluyen _____, que reduce la evaporación del agua, y _____, que se abren para permitir el intercambio gaseoso pero se cierran cuando _____ es escasa. Además, los cuerpos de las plantas vasculares obtienen mayor sostén a partir de _____ impregnada con el polímero _____; estas estructuras también ayudan a _____ y _____ para moverse dentro del cuerpo de la planta.
3. Las plantas vasculares sin semillas deben reproducirse cuando las condiciones son húmedas porque sus espermatozoides deben _____. Dos adaptaciones que permiten a las plantas con semillas reproducirse de manera más eficiente en tierra firme son _____ y _____. Las plantas con semillas caen en dos grandes categorías: las que carecen de flores _____ y las que tienen flores _____. La selección natural favoreció las flores porque _____. Los frutos fueron favorecidos por la selección natural porque _____.
4. Tres grupos de plantas no vasculares son _____, _____ y _____. Tres grupos de plantas vasculares sin semillas son _____, _____ y _____. En la actualidad, el grupo de plantas más diverso es el de _____.

Preguntas de repaso

1. ¿Qué se entiende por "alternancia de generaciones"? ¿Cuáles generaciones están involucradas? ¿Cómo se reproduce cada una de ellas?
2. Explica los cambios evolutivos en la reproducción de las plantas que les permitieron adaptarse a ambientes cada vez más secos.
3. Describe las tendencias evolutivas de los ciclos de vida de las plantas. Pon especial énfasis en los tamaños relativos del gametofito y el esporofito.
4. ¿De qué grupo de algas surgieron probablemente las plantas verdes? Explica las evidencias que respaldan esta hipótesis.
5. Menciona las adaptaciones estructurales que fueron necesarias para que las plantas invadieran la tierra firme. ¿Cuáles de estas adaptaciones poseen las plantas no vasculares? ¿Y los helechos? ¿Y las gimnospermas y angiospermas?
6. El número de especies de plantas con flor es mayor que el número de especies del resto del reino vegetal. ¿A qué características se debe el enorme éxito de las angiospermas? Explica por qué.
7. Menciona las adaptaciones de las gimnospermas que les ayudaron a convertirse en los árboles predominantes en los climas fríos y secos.
8. ¿Qué es un grano de polen? ¿Cómo ayudó a las plantas a colonizar la tierra firme?
9. La mayoría de las plantas tienen semillas. ¿Qué ventaja ofrece la semilla? ¿Cómo satisfacen las plantas sin semillas las necesidades que cubren las semillas?

Aplicación de conceptos

1. Supón que eres un genetista que trabaja para una empresa especializada en biotecnología vegetal. Describe qué partes específicas (frutos, semillas, tallos, raíces, etc.) de las siguientes plantas intentarías alterar mediante ingeniería genética, qué cambios tratarías de hacer y por qué: (a) maíz, (b) tomates, (c) trigo y (d) aguacates.
2. Antes de la creación de fármacos sintéticos, más del 80% de todos los medicamentos eran de origen vegetal. Aún en la actualidad, las tribus indígenas de las remotas selvas amazónicas son capaces de recomendar al menos un producto vegetal para tratar prácticamente cualquier padecimiento. También en China se practica extensamente y con gran éxito la medicina herbolaria. La mayoría de estos fármacos son desconocidos en el mundo occidental. Pero los bosques de los que se obtiene gran parte de este material vegetal están siendo talados para destinar las tierras a la agricultura. La humanidad está en peligro de perder muchos de estos posibles fármacos antes de descubrirlos siquiera. ¿Qué medidas sugerirías para conservar estos recursos naturales, sin impedir al mismo tiempo que los países dirijan su propio desarrollo económico?
3. Sólo algunos centenares de los cientos de miles de especies del reino vegetal se han domesticado para uso del ser humano. Un ejemplo es la almendra. La almendra doméstica es nutritiva e inocua; en cambio, su precursora silvestre produce envenenamiento por cianuro. El roble elabora semillas (bellotas) potencialmente nutritivas que contienen taninos de sabor muy amargo. Si pudieras eliminar por cultivo los taninos de las bellotas, podrían llegar a ser un manjar. ¿A qué crees que se deba el hecho de que no ha sido posible domesticar los robles?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

La diversidad de los hongos

Capítulo 22

▲ Estas "setas de miel" forman parte de la porción visible del organismo más grande del mundo.

Estudio de caso

Hongos descomunales

¿CUÁL ES EL ORGANISMO más grande sobre la Tierra? Una suposición razonable sería que se trata de la ballena azul, que llega a medir más de 30 metros de largo y a pesar 135 toneladas. Sin embargo, la ballena azul parecería pequeña comparada con el árbol General Sherman, un espécimen de secuoya gigante que mide 84 metros de altura y pesa aproximadamente 6,200 toneladas. Pero incluso esos dos gigantes se vuelven insignificantes junto al verdadero poseedor del récord: el hongo *Armillaria ostoyae*, también conocido como "seta de miel".

El *Armillaria* más grande conocido es un espécimen en Oregon que se extiende sobre una superficie de casi nueve kilómetros cuadrados y quizá pese incluso más que el árbol General Sherman.

A pesar de su enorme tamaño, en realidad nadie ha visto este descomunal hongo, porque la mayor parte de su cuerpo se encuentra bajo tierra. Sus partes visibles sobre la tierra son únicamente hongos amarillentos que brotan ocasionalmente a partir de su gigantesco cuerpo. No obstante, debajo de la superficie, el hongo se extiende a través del suelo mediante grandes estructuras filamentosas llamadas rizomorfos, los cuales se extienden hasta que encuentran las raíces del árbol sobre el cual subsiste el *Armillaria*.

¿Cómo pueden saber los investigadores que el hongo de Oregon es realmente un solo individuo y no muchos entrelazados? Las pruebas más sólidas son de índole genética. Los investigadores recopilaron muestras de tejido del *Armillaria* en toda el área donde se creía que habitaba un solo individuo y se comparó el ADN extraído de las muestras. Todas resultaron genéticamente idénticas, lo cual demostró que provenían del mismo individuo.

Quizá suene extraño que el organismo más grande del mundo pasara inadvertido hasta hace muy poco tiempo; sin embargo, por lo general, la vida de los hongos se desarrolla fuera de nuestro alcance visual. No obstante, los hongos juegan un papel fascinante en la existencia humana. Sigue leyendo para averiguar más acerca de los poco visibles pero a menudo influyentes miembros del reino Fungi.

De un vistazo

Estudio de caso Hongos descomunales

22.1 ¿Cuáles son las principales características de los hongos?

El cuerpo de los hongos se compone de filamentos
Los hongos obtienen sus nutrimentos de otros organismos
Los hongos se propagan a través de esporas
La mayoría de los hongos pueden reproducirse tanto sexual como asexualmente

22.2 ¿Cuáles son los principales grupos de hongos?

Los quitridiomicetos producen esporas natatorias
Los cigomicetos se reproducen formando esporas diploides
Los glomeromicetos se asocian con raíces de plantas
Los basidiomicetos producen estructuras reproductoras con forma de clava
Los ascomicetos forman esporas en una funda semejante a un saco

Estudio de caso continuación Hongos descomunales

22.3 ¿De qué manera interactúan los hongos con otras especies?

Los líquenes se componen de hongos que viven con algas o bacterias fotosintéticas
Las micorrizas son hongos asociados con las raíces de plantas
Los endófitos son hongos que viven dentro de los tallos y las hojas de las plantas
Algunos hongos son degradadores importantes

22.4 ¿Cómo afectan los hongos a los seres humanos?

Los hongos atacan plantas que son importantes para las personas

Estudio de caso continuación Hongos descomunales

Los hongos producen enfermedades humanas
Los hongos pueden producir toxinas
Muchos antibióticos se derivan de los hongos
Los hongos hacen importantes aportaciones a la gastronomía

Enlaces con la vida diaria Recolecta cuidadosamente

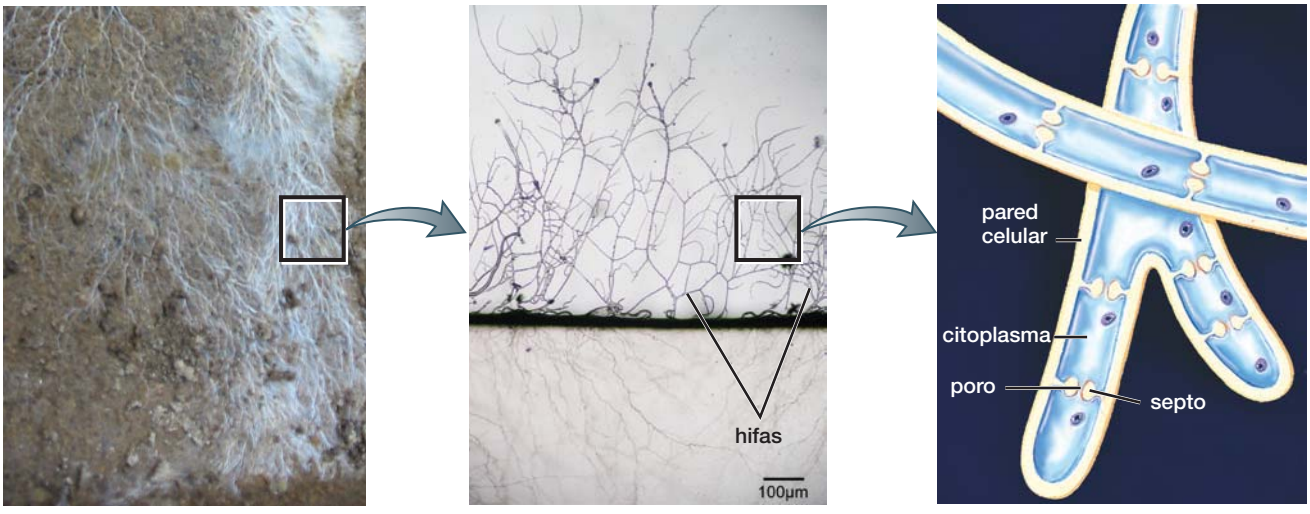
Estudio de caso otro vistazo Hongos descomunales

22.1 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LOS HONGOS?

Cuando se piensa en hongos, lo más probable es que lo primero que te venga a la mente sean las setas. Sin embargo, la mayoría de los hongos no producen setas. E incluso en las especies de hongos que sí producen setas, éstas son sólo estructuras reproductoras temporales que se extienden a partir del cuerpo principal que, por lo general, queda oculto debajo del suelo o dentro de un trozo de madera en degradación. Así, para apreciar cabalmente los hongos, debes ver más allá de las peculiares estructuras que se encuentran en el suelo de los bosques, a la orilla de las zonas con césped o en una suculenta pizza. Un vistazo más cercano a los hongos revela un grupo de organismos principalmente multicelulares que juegan un papel fundamental en la red de la vida y cuyas formas de vida difieren de manera fascinante al de plantas y animales.

El cuerpo de los hongos se compone de filamentos

El cuerpo de casi todos los hongos es un **micelio** (FIGURA 22-1a), que es una masa entretejida de filamentos de una célula de espesor, parecidos a hilos, llamados **hifas** (FIGURA 22-1b,c). En algunas especies, las hifas consisten en células individuales alargadas con diversos núcleos; en otras especies, las hifas se subdividen en muchas células, por medio de tabiques denominados **septos**, cada uno de los cuales contiene uno o varios núcleos. Los septos tienen poros que permiten el flujo



(a) Micelio (b) Hifas (c) Sección transversal de hifa

▲ FIGURA 22-1 **El cuerpo filamentoso de un hongo** **(a)** Un micelio de hongo se extiende sobre vegetación en degradación. El micelio se compone de **(b)** una maraña de hifas microscópicas, de una sola célula de espesor, que se exhiben en sección transversal **(c)** para mostrar su organización interna.

PREGUNTA ¿Qué características de la estructura corporal de los hongos son adaptaciones relacionadas con su forma de adquirir nutrimentos?

de citoplasma entre las células para distribuir los nutrimentos. Al igual que las células vegetales, las células de los hongos están rodeadas por paredes celulares. Sin embargo, a diferencia de aquéllas, las paredes celulares de los hongos están reforzadas con *quitina*, la misma sustancia que está presente en el exoesqueleto de los artrópodos.

Los hongos no pueden desplazarse. Compensan la falta de movilidad con hifas que pueden crecer rápidamente en cualquier dirección dentro de un medio idóneo. De esta forma, el micelio de los hongos penetra rápidamente en el pan viejo o en el queso, debajo de la corteza de los troncos en degradación o en el suelo. Periódicamente, las hifas crecen juntas y se diferencian para formar estructuras reproductoras que se proyectan por encima de la superficie bajo la cual crece el micelio. Tales estructuras, que incluyen las setas, los bejines y los mohos polvosos de los alimentos echados a perder, por lo general son la única parte del hongo que se puede ver con facilidad.

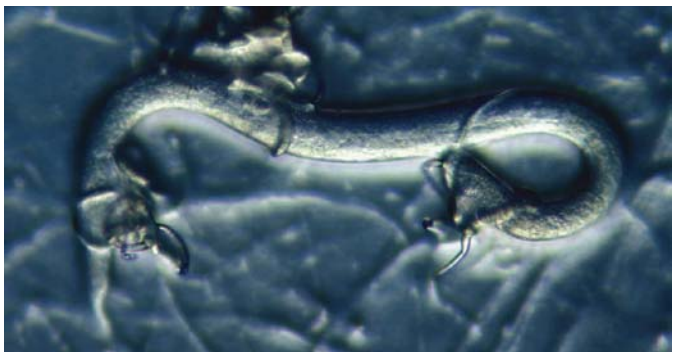
Los hongos obtienen sus nutrimentos de otros organismos

Al igual que los animales, los hongos sobreviven degradando nutrimentos almacenados en el cuerpo o en los desechos de otros organismos. Algunos hongos digieren el cuerpo de organismos muertos. Otros son parásitos que se alimentan de organismos vivos y producen enfermedades. Otros más viven en relación mutuamente benéfica con otros organismos que les brindan alimento. Hay incluso algunos hongos depredadores que atacan a gusanos diminutos del suelo (**FIGURA 22-2**).

A diferencia de los animales, los hongos no ingieren alimento. En vez de ello, secretan enzimas que digieren moléculas complejas fuera de su cuerpo, y las degradan en subunidades más pequeñas que pueden absorber. Los filamentos de los hongos pueden penetrar profundamente en una fuente de nutrimentos y, dado que los filamentos tienen el grosor de una célula, tienen un área superficial enorme a través de la cual secretan enzimas y absorben nutrimentos. Este método para obtener nutrimentos ha dado buenos servicios a los hongos. Casi cualquier material biológico puede ser consumido por al menos una especie de hongos, por lo que es muy probable que los hongos encuentren sustento nutritivo en casi cualquier hábitat terrestre.

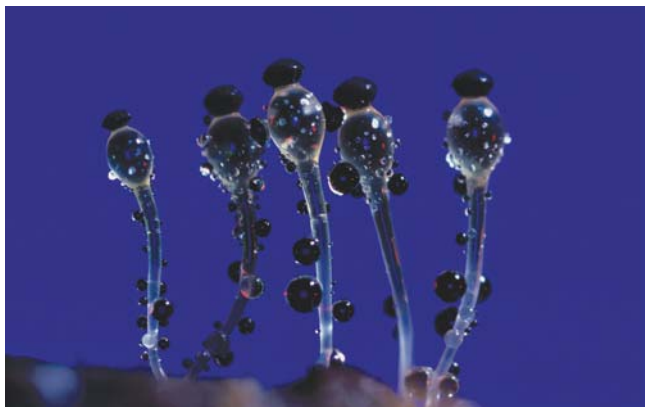
Los hongos se propagan a través de esporas

Los hongos se desarrollan a partir de **esporas**, pequeños y ligeros paquetes reproductores que son extraordinariamente móviles, a pesar de que en su mayoría carecen de medios de autopropulsión. Las esporas se distribuyen por todas partes: montadas sobre el exterior del cuerpo de los animales, como pasajeros dentro del aparato digestivo de los animales que las ingirieron, o como vagabundos que flotan en el aire a la deriva, lanzadas por el azar o disparadas a la atmósfera mediante complejas estructuras reproductoras (**FIGURA 22-3**).



▲ **FIGURA 22-2 Némesis de los nematodos** *Arthrobotrys*, el estrangulador de nematodos (gusanos redondos), atrapa a su presa en una hifa modificada con forma de lazo corredizo. Cuando un nematodo pasa por el lazo, su presencia estimula a las células de la hifa, que se hincha con agua. En una fracción de segundo, el lazo se contrae y atrapa al gusano. Luego las hifas penetran en su presa y la devoran.

(a) Estrella de tierra



(b) *Pilobolus*

▲ **FIGURA 22-3 Algunos hongos expelen esporas** **(a)** Un hongo estrella de tierra maduro, al ser golpeado por una gota de agua, emite una nube de esporas que se dispersarán en las corrientes de aire. **(b)** Las delicadas estructuras reproductoras traslúcidas de *Pilobolus*, que habita en el estiércol de caballo, literalmente sopla sus capuchones cuando está maduro, lo que dispersa las cubiertas negras que contienen esporas hasta a un metro de distancia. Las esporas que se adhieren al césped permanecen ahí hasta que las consume un herbívoro de pastoreo, como un caballo. Más tarde, probablemente a cierta distancia, el caballo depositará una pila fresca de estiércol que contendrá esporas de *Pilobolus* que habrán pasado sin daño a través de su aparato digestivo.

Con frecuencia, las esporas se producen en grandes cantidades (un solo bejín gigante puede contener 5 billones de esporas; *véase* la figura 22-9a). La combinación de una capacidad reproductora prodigiosa y esporas de gran movilidad, aseguran que los hongos se encuentren en todos los hábitats posibles, y explica el inevitable crecimiento de hongos en todo emparedado sin comer y en recipientes de comida sobrante.

La mayoría de los hongos pueden reproducirse tanto sexual como asexualmente

En general, los hongos son capaces de reproducirse tanto asexual como sexualmente. En la mayoría de los casos, los hongos se reproducen asexualmente bajo condiciones estables, mientras que la reproducción sexual se lleva a cabo, principalmente, en condiciones de cambio ambiental o de tensión. Por lo común, ambos tipos de reproducción implican la producción de esporas dentro de cuerpos fructíferos especiales que se proyectan por encima del micelio.

La reproducción asexual produce esporas haploides por mitosis

El cuerpo y las esporas de los hongos son haploides (contienen sólo una copia de cada cromosoma). Un micelio haploide produce esporas asexuales haploides por mitosis. Si una espora asexual se deposita en un lugar favorable, comenzará a dividirse mitóticamente y a desarrollarse hasta formar un nuevo micelio. El resultado de este sencillo ciclo reproductivo es una rápida producción de clones genéticamente idénticos al micelio original.

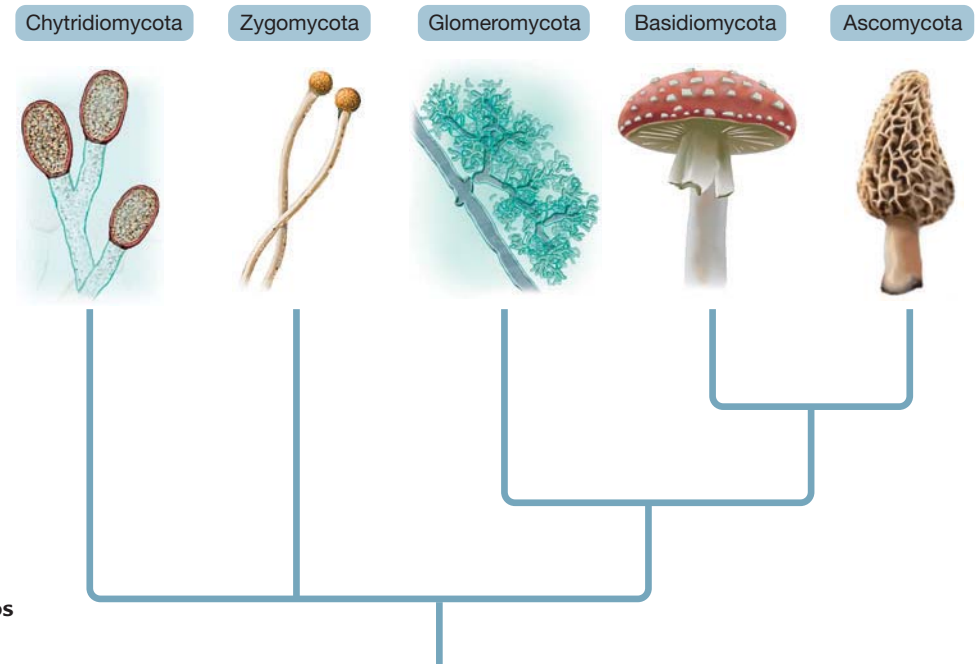
La reproducción sexual produce esporas haploides por meiosis

Las estructuras diploides se forman únicamente durante un breve periodo mientras ocurre la reproducción sexual del ciclo de vida de los hongos. La reproducción sexual se inicia cuando un filamento de un micelio entra en contacto con un filamento de un segundo micelio, que es de un tipo de cepa diferente pero compatible (los diferentes tipos de cepa de los hongos son análogos a los diferentes sexos de los animales, salvo que suele haber más de dos tipos de cepa). Si las condiciones son idóneas, las dos hifas pueden fusionarse, de modo que los núcleos de dos hifas distintas compartan una célula común. A esta fusión de hifas le sigue (inmediatamente en algunas especies, al cabo de cierto tiempo en otras) la fusión de los núcleos haploides diferentes para formar un cigoto diploide. A continuación, el cigoto sufre meiosis para formar esporas sexuales haploides. Tales esporas se dispersan, germinan y se dividen por mitosis para formar nuevos micelios haploides. A diferencia de los descendientes clonados de las esporas asexuales, estos organismos producidos sexualmente son genéticamente distintos de ambos progenitores.

22.2 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES GRUPOS DE HONGOS?

Los hongos y los animales están más estrechamente emparentados entre ellos de lo que cualquiera lo está con las plantas. Es decir, el ancestro común de hongos y animales vivió más recientemente que el ancestro común de plantas, animales y hongos (*véase* la figura 18-7). Una persona que come ensalada de hojas de lechuga cubierta con rebanadas de setas está relacionada más cercanamente con la seta de lo que ésta lo está con la lechuga.

Existe una gran variedad de hongos. Aunque se han descrito cerca de 100 mil especies de hongos, esta cifra representa sólo una fracción de la verdadera diversidad de tales organismos. Cada año se descubren y describen muchas especies nuevas adicionales, los micólogos estiman que el número de especies de hongos que aún no se descubren supera por mucho el millón. Las especies de hongos se clasifican en cinco fila: Chytridiomycota (quitridiomicetos), Zygomycota (cigomicetos), Glomeromycota (glomeromicetos), Basidiomycota (basidiomicetos u hongos con basidios en forma de clava) y Ascomycota (ascomicetos u hongos con saco) (**FIGURA 22-4** y **Tabla 22-1**). Análisis recientes de secuencias de ADN han revelado que dos de estos grupos, los quitridiomicetos y los cigomicetos, probablemente no constituyen clados. (Un clado es un grupo que consiste de todos los descendientes de un ancestro común particu-



▶ **FIGURA 22-4 Árbol evolutivo de los principales grupos de hongos**

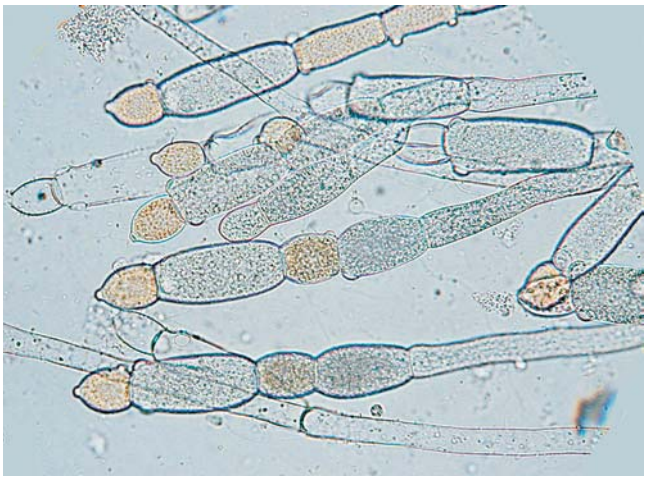
Tabla 22-1 Principales fila de los hongos

Nombre común (Filum)	Estructuras reproductoras	Características celulares	Repercusiones en la economía y la salud	Géneros representativos
Quitridiomicetos (Chytridiomycota)	Producen esporas flageladas diploides o haploides	No tienen septos	Contribuyen a la disminución de las poblaciones de ranas	*Batrachochytrium* (hongo patógeno de las ranas)
Cigomicetos (Zygomycota)	Producen cigosporas sexuales diploides	No tienen septos	Causan la pudrición blanda de la fruta y el moho negro del pan	*Rhizopus* (causante del moho negro del pan); *Pilobolus* (hongo del estiércol)
Glomeromycetos (Glomeromycota)	Forman esporas asexuales haploides, con frecuencia en grupos	No tienen septos	Forman micorrizas (asociaciones mutualistas simbióticas con raíces de plantas)	*Glomus* (difundido acompañante micorrizo)
Basidiomicetos u hongos con basidios (Basidiomycota)	La reproducción sexual comprende la producción de basidiosporas haploides en basidios con forma de clava	Sí tienen septos	Producen tizones y royas en los cultivos; incluyen algunas setas comestibles	*Amanita* (seta venenosa); *Polyporus* (hongo de repisa)
Ascomicetos u hongos con saco (Ascomycota)	Forman esporas sexuales haploides en ascas semejantes a sacos	Sí tienen septos	Forman mohos en la fruta; pueden dañar productos textiles; producen la enfermedad del olmo holandés y la plaga del castaño; incluyen levaduras y morillas	*Saccharomyces* (levadura); *Ophiostoma* (causante de la enfermedad del olmo holandés)

lar.) Dado que los sistemáticos prefieren asignar nombres formales sólo a clados, la clasificación se revisará dentro de poco para colocar las especies recientemente clasificadas como quitridiomicetos o cigomicetos en varios fila nuevos. Sin embargo, la revisión todavía está en marcha, de modo que la descripción de la diversidad fúngica en este texto seguirá la clasificación tradicional.

Los quitridiomicetos producen esporas natatorias

A diferencia de otros tipos de hongos, la mayoría de los **quitridiomicetos** viven en el agua. Además, los quitridiomicetos (FIGURA 22-5) se distinguen de otros hongos por sus esporas natatorias, las cuales necesitan agua para dispersarse (incluso los quitridiomicetos terrestres necesitan una película de agua para reproducirse). Una espora de quitridiomiceto se impulsa a través del agua usando un único flagelo situado en un extremo de la espora. Ningún otro grupo de hongos tiene flagelos.



▲ **FIGURA 22-5 Filamentos de quitridiomiceto** Estos filamentos del hongo quitridiomiceto *Allomyces* están en plena reproducción sexual. Las estructuras anaranjadas visibles en muchos de los filamentos liberarán gametos masculinos; las estructuras transparentes liberarán gametos femeninos. Los gametos de los quitridiomicetos son flagelados, y estas estructuras reproductoras natatorias contribuyen a la dispersión de los miembros de este fila principalmente acuático.

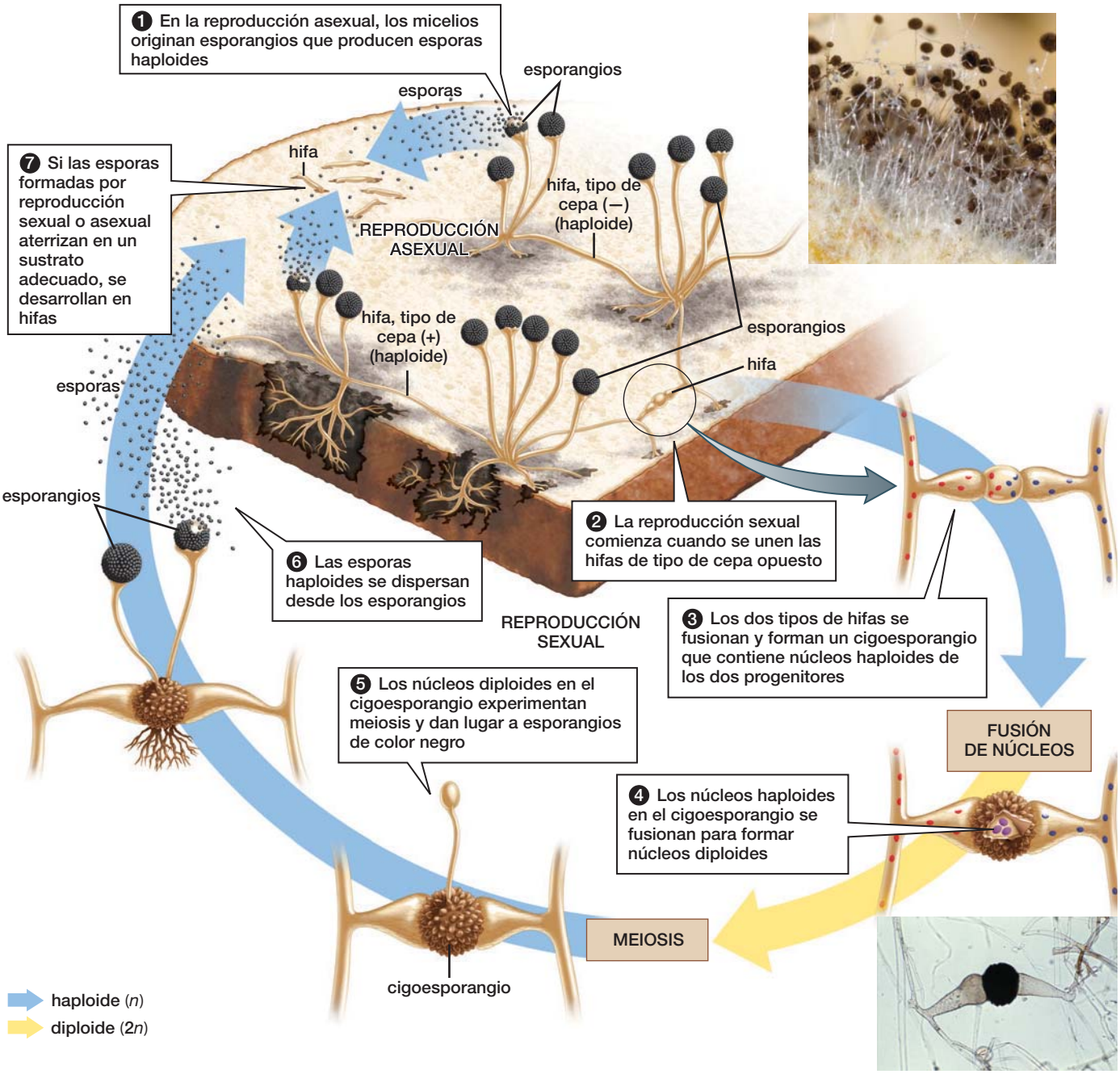
Los hongos fósiles más antiguos conocidos son quitridiomicetos hallados en rocas con más de 600 millones de años de antigüedad. Los hongos ancestrales muy bien pudieron ser similares en sus hábitos a los quitridiomicetos acuáticos y marinos de la actualidad, de manera que los hongos (al igual que sucedió con las plantas y los animales) probablemente tuvieron su origen en un medio acuoso antes de colonizar tierra firme.

Casi todas las especies de quitridiomicetos se alimentan con plantas acuáticas muertas u otros desechos en ambientes acuosos, pero algunas especies son parásitos de plantas o animales. Se piensa que uno de estos quitridiomicetos parásitos es una causa importante de la actual mortandad mundial de ranas, que amenaza a muchas especies y, al parecer, ya ha provocado la extinción de varias de ellas. Nadie sabe con exactitud por qué surgió esta enfermedad micótica como causa importante de muerte de las ranas, pero una hipótesis sugiere que las poblaciones de ranas sometidas a estrés debido a la contaminación y a otros problemas ambientales podrían ser más susceptibles a las infecciones por quitridiomicetos. (Para mayor información acerca del declive en las poblaciones de ranas, *véase* la sección "Guardián de la Tierra: Ranas en peligro", en las páginas 456-457.)

Los cigomicetos se reproducen formando esporas diploides

Los **cigomicetos** viven, por lo general, en el suelo o en material vegetal o animal en degradación. Este grupo incluye especies que pertenecen al género *Rhizopus*, y son los hongos causantes de las tan conocidas molestias por la pudrición de la fruta y el moho negro del pan. El ciclo de vida del moho negro del pan, que se reproduce tanto asexual como sexualmente, se representa en la FIGURA 22-6. La reproducción asexual de los cigomicetos se inicia con la formación de esporas haploides en unas estructuras negras llamadas **esporangios** (FIGURA 22-6 ❶). Estas esporas se dispersan en el aire y, cuando se depositan en un sustrato idóneo (como un trozo de pan), germinan para formar nuevas hifas haploides.

Si entran en contacto las extensiones de dos hifas de diferentes tipos de cepas (designados "+" y "−") puede ocurrir la re-

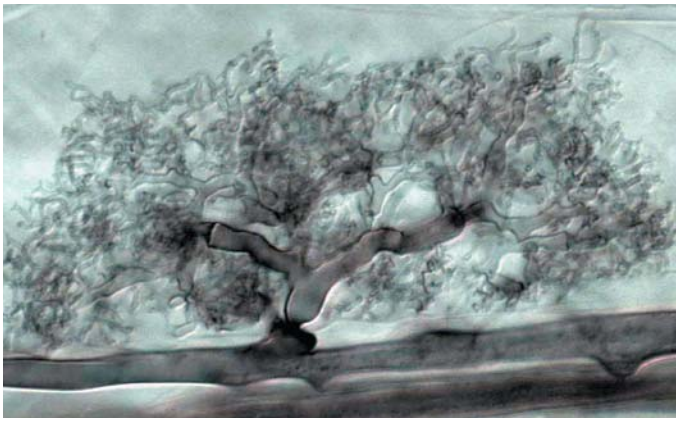

1 En la reproducción asexual, los micelios originan esporangios que producen esporas haploides
esporangios
esporas
hifa
hifa, tipo de cepa (−) (haploide)
REPRODUCCIÓN ASEXUAL
7 Si las esporas formadas por reproducción sexual o asexual aterrizan en un sustrato adecuado, se desarrollan en hifas
hifa, tipo de cepa (+) (haploide)
esporangios
hifa
esporas
esporangios
2 La reproducción sexual comienza cuando se unen las hifas de tipo de cepa opuesto
6 Las esporas haploides se dispersan desde los esporangios
REPRODUCCIÓN SEXUAL
3 Los dos tipos de hifas se fusionan y forman un cigoesporangio que contiene núcleos haploides de los dos progenitores
FUSIÓN DE NÚCLEOS
5 Los núcleos diploides en el cigoesporangio experimentan meiosis y dan lugar a esporangios de color negro
4 Los núcleos haploides en el cigoesporangio se fusionan para formar núcleos diploides
MEIOSIS
cigoesporangio
haploide (n)
diploide (2n)

▲ **FIGURA 22-6 Ciclo de vida de un cigomiceto**

producción sexual (FIGURA 22-6 ❷). Las dos hifas se fusionan para formar un *cigoesporangio* que contiene múltiples núcleos haploides de los dos progenitores (FIGURA 22-6 ❸). A medida que se desarrolla el cigoesporangio, se vuelve duro y resistente, y puede permanecer latente durante largos periodos, hasta que las condiciones ambientales son favorables para el crecimiento. Dentro del cigoesporangio, los núcleos haploides se fusionan para producir núcleos diploides (FIGURA 22-6 ❹). Cuando las condiciones son favorables, los núcleos diploides experimentan meiosis y dan lugar a unas estructuras negras llamadas esporangios (FIGURA 22-6 ❺). Los esporangios producen esporas haploides que se dispersan (FIGURA 22-6 ❻), germinando y desarrollándose como nuevas hifas haploides (FIGURA 22-6 ❼).

Los glomeromicetos se asocian con raíces de plantas

Casi todos los **glomeromicetos** viven en contacto íntimo con las raíces de las plantas. De hecho, las hifas de los glomeromicetos en realidad penetran las células de las raíces, y forman microscópicas estructuras de ramificación dentro de la célula (FIGURA 22-7). Esta invasión de las células de la planta no parece dañar la planta, que no muestra signos de enfermedad. Por el contrario, los glomeromicetos ofrecen beneficios a las plantas que habitan. Este tipo de asociación benéfica entre los hongos y las raíces de las plantas se conoce como micorriza y se describe con más detalle en párrafos posteriores de este capítulo.

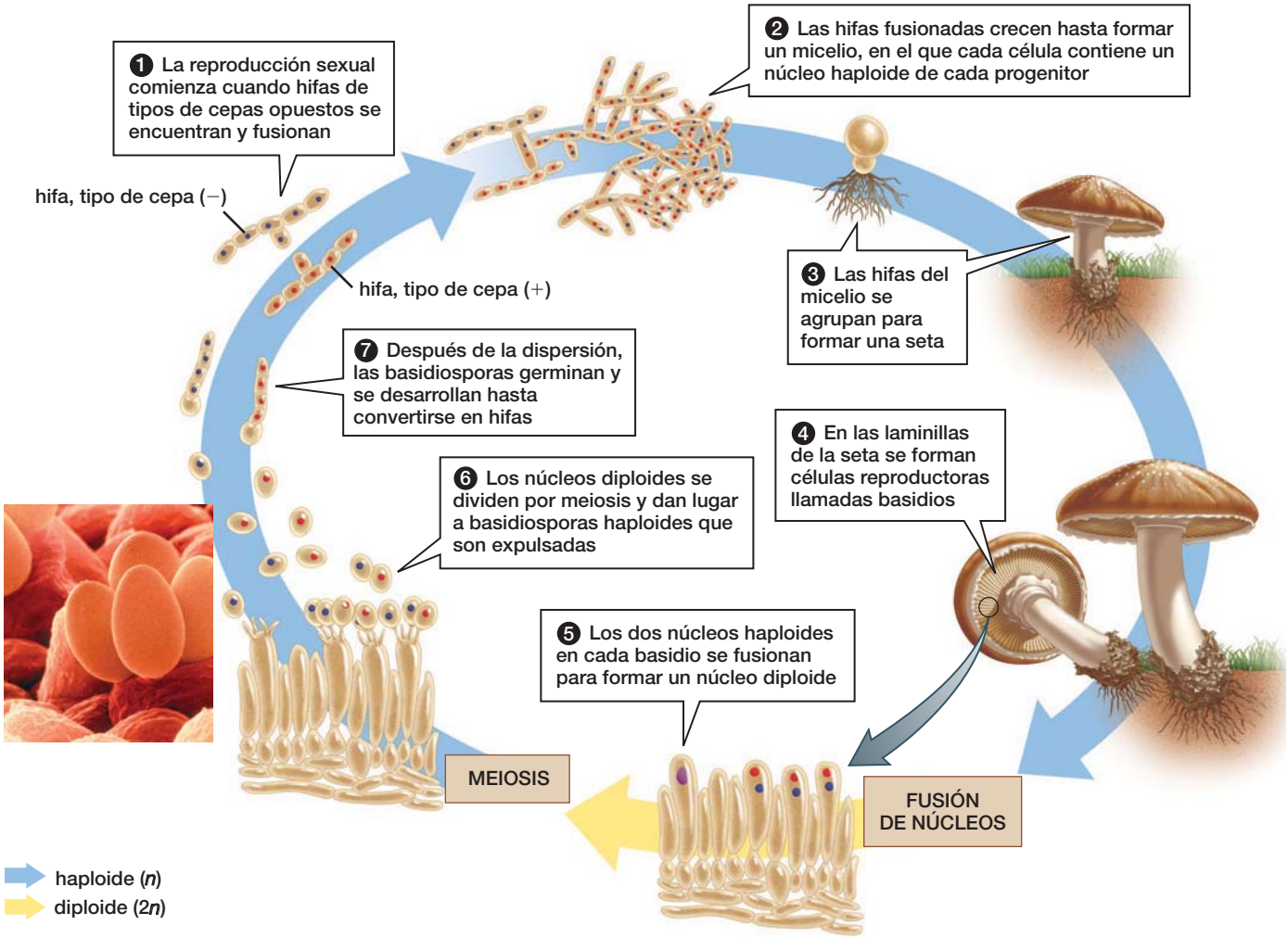


▲ **FIGURA 22-7 Glomeromiceto en una célula vegetal** Las hifas del glomeromiceto penetran las células de las plantas con las que el hongo forma asociaciones mutuamente benéficas. Dentro de las células de la raíz de la planta, el hongo desarrolla estructuras arbóreas características.

La reproducción de los glomeromicetos todavía no está completamente entendida; aún falta por observar la reproducción sexual de un miembro del Filum. Durante la reproducción asexual, los glomeromicetos producen grupos de esporas mediante mitosis en las puntas de las hifas que permanecen en el exterior de la célula vegetal huésped. Cuando las esporas germinan, las hifas crecen en el suelo circundante, pero el nuevo hongo sólo sobrevivirá si sus hifas en germinación alcanzan una raíz vegetal.

Los basidiomicetos producen estructuras reproductoras con forma de clava

Los **basidiomicetos** son llamados también **hongos de clava**, ya que producen estructuras reproductoras en forma de clava. En general, los miembros de este Filum se reproducen sexualmente (FIGURA 22-8). Hifas de diferentes tipos de cepa se fusionan (FIGURA 22-8 ❶) para formar filamentos, en los cuales cada célula contiene dos núcleos, uno de cada progenitor (FIGURA 22-8 ❷). Estas hifas crecen hasta convertirse en un micelio subterráneo que,


❶ La reproducción sexual comienza cuando hifas de tipos de cepas opuestos se encuentran y fusionan
hifa, tipo de cepa (−)
hifa, tipo de cepa (+)
❷ Las hifas fusionadas crecen hasta formar un micelio, en el que cada célula contiene un núcleo haploide de cada progenitor
❸ Las hifas del micelio se agrupan para formar una seta
❹ En las laminillas de la seta se forman células reproductoras llamadas basidios
❺ Los dos núcleos haploides en cada basidio se fusionan para formar un núcleo diploide
❻ Los núcleos diploides se dividen por meiosis y dan lugar a basidiosporas haploides que son expulsadas
❼ Después de la dispersión, las basidiosporas germinan y se desarrollan hasta convertirse en hifas
MEIOSIS
FUSIÓN DE NÚCLEOS
haploide (n)
diploide (2n)

▲ **FIGURA 22-8 Ciclo de vida de un basidiomiceto común** La micrografía muestra dos basidiosporas unidas a un basidio.

PREGUNTA Si cada una de dos esporas del mismo esporangio germinan y las hifas resultantes entran en contacto, ¿podría haber reproducción sexual?

(a) Bejín

(b) Hongo de repisa

(c) Falo hediondo

▲ **FIGURA 22-9 Diversos basidiomicetos** **(a)** El bejín gigante *Lycoperdon giganteum* puede producir hasta 5 billones de esporas. **(b)** Los hongos de repisa, algunos del tamaño de platos para postre, son visibles en los árboles. **(c)** Las esporas de los falos hediondos están en el exterior del sombrero mucilaginoso que tiene un olor muy desagradable para los seres humanos, pero que atrae a las moscas, las cuales depositan sus huevecillos en el hongo y, sin proponérselo, dispersan las esporas que se adhieren a su cuerpo.

PREGUNTA ¿Las estructuras que se muestran en estas fotografías son haploides o diploides?

▲ **FIGURA 22-10 Anillo de hada de setas** Las setas surgen en un anillo de hada a partir de un micelio fúngico subterráneo, que crece hacia fuera a partir de un punto central donde germinó una sola espora, tal vez siglos antes.

en respuesta a condiciones ambientales adecuadas, dan lugar a un cuerpo fructífero sobre tierra que consiste de hifas densamente agrupadas (FIGURA 22-8 ❸). Algunas de las hifas en el cuerpo fructífero se desarrollan hasta convertirse en células reproductoras con forma de clava llamadas **basidios** que, al igual que las células precursoras, contienen dos núcleos haploides (FIGURA 22-8 ❹). En cada basidio, los dos núcleos se fusionan para producir un núcleo diploide (FIGURA 22-8 ❺). El núcleo diploide se divide por meiosis y produce cuatro *basidiosporas* haploides (FIGURA 22-8 ❻).

Los cuerpos fructíferos de los basidiomicetos son familiares para la mayoría de las personas como champiñones, bejines, hongos de repisa y falos hediondos (FIGURA 22-9). En la cara inferior de los champiñones o setas hay unas laminillas que parecen hojas donde se producen basidios. Las basidiosporas se liberan por miles de millones desde las laminillas de las setas o a través de aberturas de la parte superior de los bejines, y se dispersan por el viento y el agua.

Si cae en suelo fértil, una basidiospora de seta puede germinar y formar hifas haploides (FIGURA 22-8 ❼). En muchos casos, estas hifas crecen hacia fuera a partir de la espora original, en una distribución aproximadamente circular, a medida que las hifas más viejas del centro mueren. Periódicamente, el cuerpo subterráneo envía hacia arriba numerosas setas, que surgen en una distribución anular conocida como anillo de hada (FIGURA 22-10).

Los ascomicetos forman esporas en una funda semejante a un saco

Los **ascomicetos**, u **hongos con saco**, se reproducen tanto asexual como sexualmente (FIGURA 22-11). En la reproducción asexual, las esporas se producen en la punta de hifas especializadas y, después de la dispersión, se desarrollan hasta convertirse en nuevas hifas (FIGURA 22-11 ❶). Durante la reproducción sexual, las esporas se producen mediante una compleja serie de acontecimientos que se inicia, en un ascomiceto típico, cuando hifas de diferentes tipos de cepas (+ y −) entran en contacto (FIGURA 22-11 ❷). Las dos hifas forman estructuras reproductoras especiales que quedan ligadas mediante puentes conectores. Los núcleos haploi-

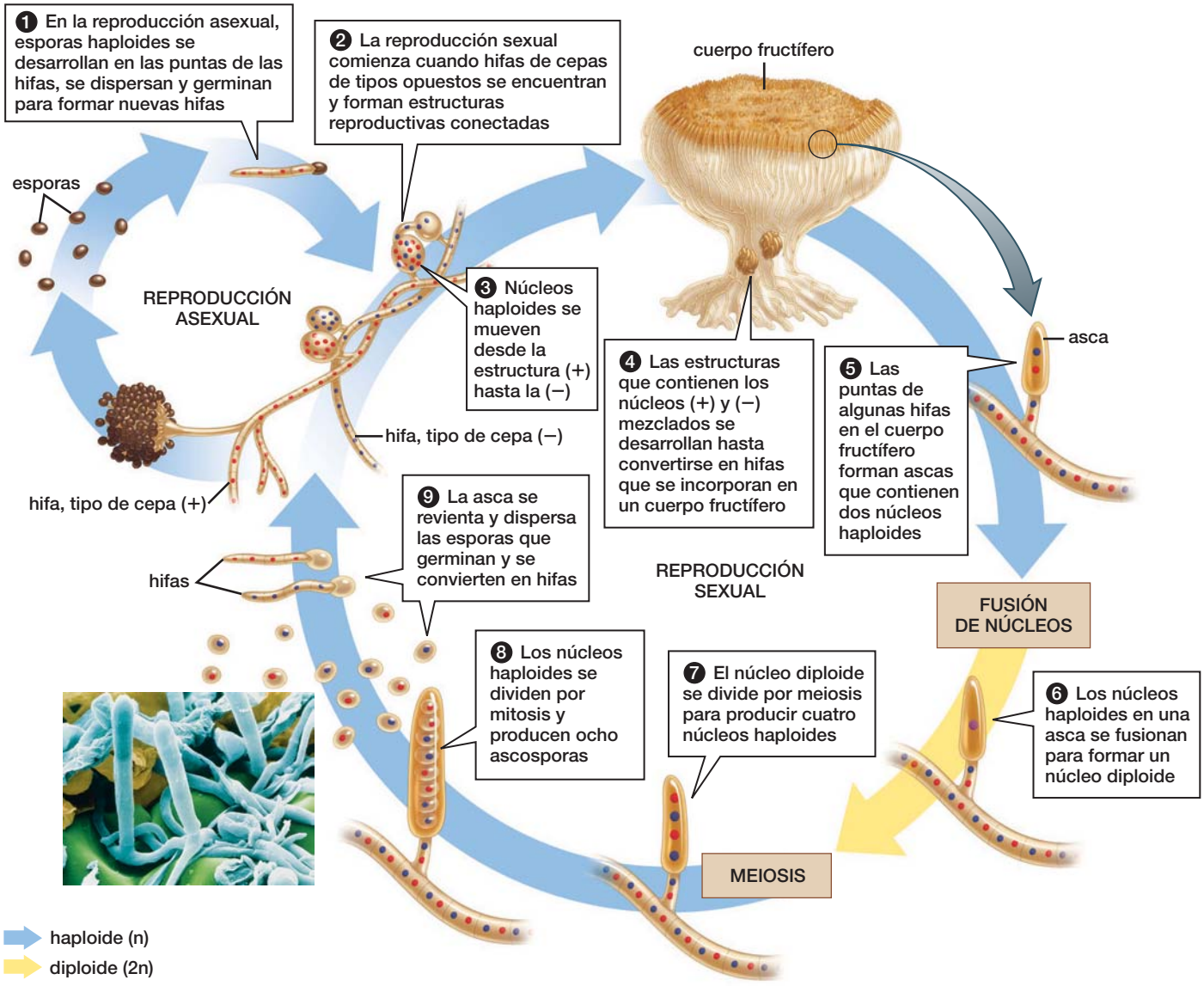
Estudio de caso continuación

Hongos descomunales

Puesto que los cuerpos subterráneos de los basidiomicetos, como la *Armillaria*, crecen a una tasa relativamente estable, la edad de un micelio puede estimarse al medir el área sobre la que se extienden las estructuras reproductoras sobre tierra. Sobre la base de tales mediciones, es aparente que los basidiomicetos pueden vivir cientos de años. Algunos incluso son más viejos que eso. Por ejemplo, los investigadores que descubrieron el *Armillaria* gigante de Oregon, Estados Unidos, estiman que tardó al menos 2,400 años en crecer hasta su tamaño actual.

des se mueven a través del puente desde la estructura reproductiva (−) hacia la (+), de modo que la estructura (+) contiene los núcleos de ambos progenitores (FIGURA 22-11 ❸). Las estructuras (+) que ahora contienen los núcleos mezclados se desarrollan hasta convertirse en hifas que se incorporan en un cuerpo fructífero (FIGURA 22-11 ❹). En las puntas de algunas de dichas hifas se desarrolla una envoltura con forma de saco llamada **asca** (FIGURA 22-11 ❺). En esta etapa, cada asca contiene dos núcleos haploides. Tales núcleos se fusionan para producir un solo núcleo diploide (FIGURA 22-11 ❻), que entonces se divide por meiosis para producir cuatro núcleos haploides (FIGURA 22-11 ❼). Estos cuatro núcleos se dividen por mitosis y se convierten en ocho esporas haploides conocidas como *ascosporas* (FIGURA 22-11 ❽). Eventualmente, el asca se rompe y libera sus ascosporas. Si las esporas aterrizan en un lugar adecuado, pueden germinar y desarrollarse para convertirse en hifas (FIGURA 22-11 ❾).

Algunos ascomicetos viven en la vegetación forestal en degradación y forman hermosas estructuras reproductoras en forma de taza (FIGURA 22-12a) o cuerpos fructíferos corrugados parecidos a setas llamados *morillas* (FIGURA 22-12b). Este filum también incluye muchos de los mohos de colores vistosos que atacan los alimentos almacenados y destruyen: la fruta, las cosechas de granos y otras plantas así como las especies que producen penici-


❶ En la reproducción asexual, esporas haploides se desarrollan en las puntas de las hifas, se dispersan y germinan para formar nuevas hifas
❷ La reproducción sexual comienza cuando hifas de cepas de tipos opuestos se encuentran y forman estructuras reproductivas conectadas
cuerpo fructífero
esporas
REPRODUCCIÓN ASEXUAL
❸ Núcleos haploides se mueven desde la estructura (+) hasta la (−)
hifa, tipo de cepa (−)
hifa, tipo de cepa (+)
❹ Las estructuras que contienen los núcleos (+) y (−) mezclados se desarrollan hasta convertirse en hifas que se incorporan en un cuerpo fructífero
❺ Las puntas de algunas hifas en el cuerpo fructífero forman ascas que contienen dos núcleos haploides
asca
REPRODUCCIÓN SEXUAL
FUSIÓN DE NÚCLEOS
❻ Los núcleos haploides en una asca se fusionan para formar un núcleo diploide
❼ El núcleo diploide se divide por meiosis para producir cuatro núcleos haploides
MEIOSIS
❽ Los núcleos haploides se dividen por mitosis y producen ocho ascosporas
❾ La asca se revienta y dispersa las esporas que germinan y se convierten en hifas
hifas
haploide (n)
diploide (2n)

▲ FIGURA 22-11 **El ciclo de vida de un ascomiceto común** En la micrografía se muestran algunas ascas, que se elevan desde las hifas.

(a) Hongo sombrero escarlata

(b) Morilla

▲ **FIGURA 22-12 Diversos ascomicetos** **(a)** Cuerpo fructífero con forma de taza proveniente del hongo sombrero escarlata. **(b)** La morilla, un manjar comestible. (Consulta a un experto antes de degustar cualquier hongo silvestre: ¡algunos son mortales!)

lina (el primer antibiótico), las levaduras y algunos de los pocos hongos unicelulares.

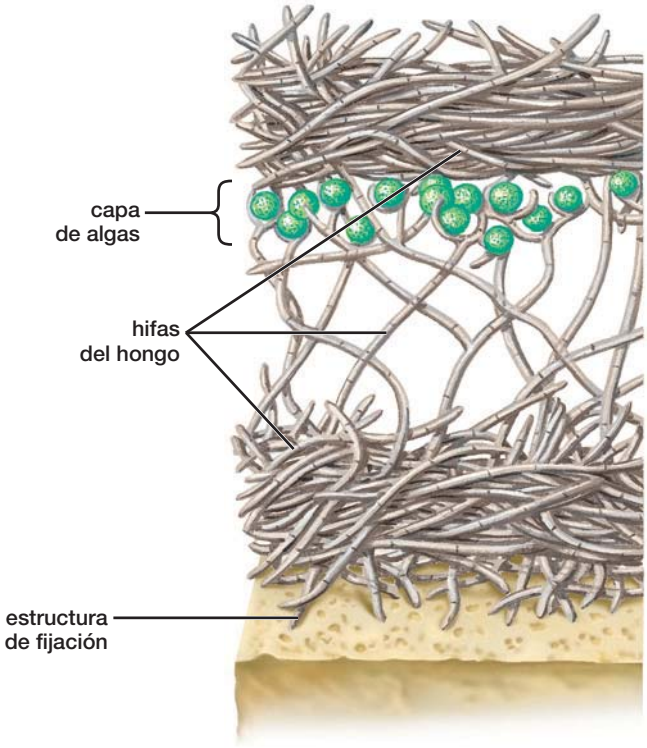
22.3 ¿DE QUÉ MANERA INTERACTÚAN LOS HONGOS CON OTRAS ESPECIES?

Muchos hongos viven en contacto directo con otras especies durante periodos prolongados. Tales relaciones estrechas y de largo plazo se denominan *simbióticas*. En muchos casos el hongo de una relación simbiótica es parásito y daña a su huésped. No obstante, algunas relaciones simbióticas son mutuamente benéficas.

Los líquenes se componen de hongos que viven con algas o bacterias fotosintéticas

Los **líquenes** son asociaciones simbióticas entre hongos y algas verdes unicelulares o cianobacterias (FIGURA 22-13). A veces los líquenes se describen como hongos que aprendieron jardinería, porque el hongo de la relación "cuida" del alga o bacteria fotosintética asociada, brindándole abrigo y protección contra las condiciones inhóspitas. En este ambiente protegido, el organismo fotosintético de la sociedad utiliza energía solar para elaborar carbohidratos simples, con lo cual produce alimento para sí mismo y también cierto excedente que consume el hongo. De hecho, a menudo el hongo consume la mayor parte del producto fotosintético (hasta 90% en algunas especies), lo cual lleva a algunos investigadores a concluir que la relación simbiótica en los líquenes es mucho más unilateral de lo que habitualmente se piensa.

Miles de diferentes especies de hongos (principalmente ascomicetos) forman líquenes (FIGURA 22-14), cada una en combinación con un número mucho más reducido de especies de algas o bacterias. Juntos, estos organismos forman unidades tan resistentes y autosuficientes que los líquenes se cuentan entre los primeros seres vivos en colonizar las islas volcánicas de reciente formación; muchos líquenes pueden crecer en la roca desnuda. Los líquenes de brillantes colores también invaden otros hábitats inhóspitos, desde desiertos hasta el Ártico. Sin lugar a dudas,



▲ **FIGURA 22-13 El liquen: una asociación simbiótica** La mayoría de los líquenes tienen una estructura en capas, limitada en las partes superior e inferior por una capa externa de hifas del hongo. Las hifas del hongo emergen de la capa inferior y forman estructuras de fijación que anclan el liquen a una superficie, como una roca o un árbol. Una capa de algas donde las algas y los hongos crecen en estrecha asociación reside debajo de la capa superior de hifas.

los líquenes en ambientes extremos crecen con gran lentitud; las colonias árticas, por ejemplo, se expanden a razón de 2.5 a 5 centímetros cada mil años. Pese a su lento crecimiento, los líquenes

(a) Liquen incrustado

(b) Liquen frondoso

▲ **FIGURA 22-14 Diversos líquenes** **(a)** Un colorido liquen incrustado, que crece sobre una roca, ilustra la tenaz independencia de esta combinación simbiótica de hongo y alga. Los pigmentos producidos por el hongo son responsables del color anaranjado. **(b)** Un liquen frondoso crece en una rama de árbol muerta.

persisten durante largos periodos; algunos líquenes del Ártico tienen más de 4 mil años de edad.

Las micorrizas son hongos asociados con las raíces de plantas

Las **micorrizas** son importantes asociaciones simbióticas entre hongos y raíces de plantas. Se sabe de más de 5 mil especies de hongos micorrícicos (que incluyen representantes de todos los principales grupos de hongos) que crecen en asociación íntima con raíces de plantas, incluidas las de la mayoría de los árboles. Las hifas de los hongos micorrícicos rodean la raíz de la planta e invaden sus células (FIGURA 22-15).

Las micorrizas ayudan a las plantas a alimentarse

La asociación entre plantas y hongos beneficia a ambos organismos. Los hongos micorrícicos reciben moléculas de carbohidratos ricas en energía que las plantas producen por fotosíntesis y que pasan de sus raíces al hongo. A cambio, el hongo digiere y absorbe minerales y nutrimentos orgánicos del suelo, y pasa algunos de ellos directamente a las células de la raíz. Los experimentos demostraron que el fósforo y el nitrógeno, nutrimentos fundamentales para el crecimiento vegetal, están entre las moléculas que las micorrizas llevan del suelo a las raíces. Estos hongos también absorben agua y la transfieren a la planta, lo cual constituye una ventaja para ésta en los suelos arenosos secos.

La asociación entre micorrizas y plantas tiene una contribución esencial para la salud de las plantas de la Tierra. Las plantas que carecen de micorrizas suelen ser más pequeñas y más débiles que las plantas con hongos micorrícicos. En consecuencia, la presencia de micorrizas incrementa la productividad general de las comunidades vegetales en la Tierra y, por ende, aumenta su capacidad para sustentar animales y otros organismos que dependen de las plantas.

▲ **FIGURA 22-15 Las micorrizas favorecen el crecimiento de las plantas** Hifas de micorrizas entretejidas en torno a la raíz de un árbol de eucalipto. Las plantas crecen mucho mejor en asociación simbiótica con estos hongos, que ayudan a poner los nutrimentos y el agua a disposición de las raíces.

Las micorrizas ayudaron a las plantas a invadir tierra firme

Algunos científicos piensan que las asociaciones micorrícicas pudieron ser importantes en la invasión de tierra firme por las plantas hace más de 400 millones de años. Una relación así entre un hongo acuático y un alga verde (antepasado de las plantas terrestres) quizás ayudó al alga a adquirir el agua y los nutrimentos minerales que necesitaba para sobrevivir fuera del agua.

El registro fósil es congruente con la hipótesis de que las micorrizas jugaron un papel importante en la colonización de la Tierra por parte de las plantas. El fósil más antiguo de los hongos terrestres tiene aproximadamente 460 millones de años de antigüedad, casi la misma edad que los fósiles más viejos de las plantas terrestres. Tales hallazgos sugieren que hongos y plantas invadieron la Tierra al mismo tiempo, quizá juntos. Además, los fósiles vegetales formados poco después de dicha invasión muestran estructuras de raíces distintivas, parecidas a las que se forman actualmente como respuesta ante la presencia de micorrizas. Esos fósiles muestran que micorrizas totalmente desarrolladas estuvieron presentes muy temprano en la evolución de las plantas terrestres y sugieren que una asociación planta-hongo más sencilla quizá ocurrió incluso antes.

Los endófitos son hongos que viven dentro de los tallos y las hojas de las plantas

La íntima asociación entre hongos y plantas no se limita a las micorrizas de la raíz. También se han encontrado hongos que viven dentro de los tejidos sobre la superficie terrestre de prácticamente todas las especies vegetales en que se ha buscado su presencia. Algunos de estos *endófitos* (organismos que viven dentro de otro organismo) son parásitos que provocan enfermedades de las plantas; sin embargo, muchos, tal vez la mayoría, son benéficos para el huésped. Los casos mejor estudiados de hongos endófitos benéficos son las especies de ascomicetos que viven dentro de las células de las hojas de muchas especies de césped. Estos hongos producen sustancias que son desagradables o tóxicas para los insectos y los mamíferos de pastoreo, y ayuda a proteger al césped de tales depredadores.

La protección contra depredadores que brindan los hongos endófitos resulta tan eficaz que los científicos agrícolas trabajan arduamente para descubrir alguna forma de desarrollar céspedes que no tengan endófitos. Caballos, vacas y otros importantes animales de pastoreo suelen evitar comer césped que contiene endófitos. Cuando el único alimento disponible es césped que contiene endófitos, los animales que lo consumen sufren de mala salud y lento crecimiento.

Algunos hongos son degradadores importantes

Al igual que las micorrizas y los endófitos, algunos hongos juegan un papel importante en el crecimiento y la conservación del tejido vegetal. No obstante, otros hongos juegan un papel similar en su destrucción, al actuar como degradadores. Únicos entre los organismos, los hongos pueden digerir tanto lignina como celulosa, las moléculas que forman la madera. Cuando un árbol u otra planta leñosa muere, sólo los hongos son capaces de degradar sus restos.

Los hongos son los "empleados funerarios" del planeta, puesto que consumen no sólo madera muerta sino los "cadáveres" de todos los reinos. Los hongos *saprófitos* (que se alimentan de organismos muertos) regresan las sustancias componentes del tejido muerto a los ecosistemas de donde provienen. Las actividades digestivas extracelulares de los hongos saprófitos liberan nutrimentos que las plantas pueden utilizar. Si hongos y bacterias desaparecieran repentinamente, las consecuencias serían desastrosas: los nutrimentos permanecerían encerrados en los cuerpos de plantas y animales muertos, el reciclaje de los nutrimentos se detendría, la fertilidad del suelo disminuiría rápidamente y los restos tanto orgánicos como no orgánicos se acumularían. En pocas palabras, los ecosistemas colapsarían.

22.4 ¿CÓMO AFECTAN LOS HONGOS A LOS SERES HUMANOS?

Por lo general, la gente piensa poco en los hongos, salvo quizá cuando aprecia ocasionalmente y por un momento el sabor de los champiñones en una pizza. Sin embargo, los hongos desempeñan un papel importante en la vida humana.

Los hongos atacan plantas que son importantes para las personas

Los hongos son causa de la mayoría de las enfermedades de las plantas y algunas de las plantas afectadas son importantes para los seres humanos. Por ejemplo, los hongos patógenos tienen un efecto devastador en la provisión de alimentos del mundo. Las plagas a vegetales por los basidiomicetos, que llevan los descriptivos nombres de *royas* y *tizones*, son particularmente nocivas y provocan daños por miles de millones de dólares cada año en los cultivos de cereales (**FIGURA 22-16**). Las enfermedades causadas por hongos también afectan la apariencia del paisaje. El olmo americano y el castaño americano, dos especies de árboles que hace tiempo sobresalían en los parques, patios y bosques de Estados Unidos, fueron destruidos en escala masiva por los ascomicetos que causan la enfermedad del olmo holandés y la plaga del castaño. Actualmente pocos estadounidenses recuerdan las gráciles formas de los grandes olmos y castaños, pues han desaparecido casi por completo del paisaje.

▲ **FIGURA 22-16 Tizón del maíz** Este basidiomiceto patógeno ocasiona pérdidas de millones de dólares cada año en los cultivos de maíz. No obstante, incluso una plaga como el tizón del maíz tiene sus seguidores. En México, este hongo se conoce con el nombre de huitlacoche y se considera una delicia culinaria.

Los hongos continúan atacando los tejidos vegetales mucho después de haber sido cosechados para uso del ser humano. Para consternación de los propietarios de viviendas, una multitud de especies de hongos atacan la madera y la pudren. Ciertos mohos ascomicetos secretan las enzimas celulasa (que degrada la celulosa) y proteasa (que degrada las proteínas). Estas enzimas de los hongos pueden causar importantes daños a los productos textiles de algodón y lana, especialmente en los climas húmedos y calurosos donde prosperan los mohos.

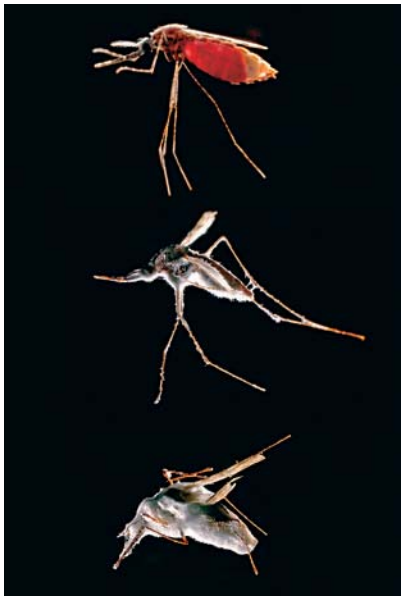
No obstante, los efectos de los hongos en la agricultura y la silvicultura no son todos negativos. Los hongos parásitos que atacan insectos y otras plagas de artrópodos pueden ser un importante aliado en el combate contra las plagas (**FIGURA 22-17a**). Los agricultores que desean reducir su dependencia de los plaguicidas químicos caros y tóxicos están usando cada vez más los métodos

Estudio de caso continuación

Hongos descomunales

La especie de hongo *Armillaria* que creció a un tamaño enorme en Oregon, daña los árboles en los bosques que habita. A medida que el hongo se alimenta en las raíces, provoca "putrefacción de raíces" que debilita o mata a los árboles. Esta putrefacción de la raíz es la que brinda la evidencia sobre tierra de la existencia de *Armillaria*; el gigantesco espécimen de Oregon fue el primero que se identificó al examinar fotografías aéreas para descubrir áreas forestales con muchos árboles muertos.

(a) Hongo para combatir plagas



(b) Hongo para combatir enfermedades

▲ **FIGURA 22-17 Un útil hongo parásito** **(a)** Un hongo como el *Cordyceps* es utilizado por los granjeros para controlar las plagas de insectos. **(b)** Un mosquito portador del paludismo infectado por *Beauveria* se transforma de un animal saludable (parte superior) en un cadáver incrustado con hongos en menos de dos semanas.

biológicos para el control de plagas, incluyendo las aplicaciones de "fungicidas". En la actualidad se usan hongos patógenos para controlar termitas, el gorgojo del arroz, la oruga de librea, los áfidos, los ácaros de los cítricos y otras plagas. Además, los biólogos han descubierto que ciertos hongos atacan y matan especies de mosquitos que transmiten el paludismo (**FIGURA 22-17b**). Se planea clasificar estos hongos para luchar contra el paludismo, una de las enfermedades más mortíferas del mundo.

Los hongos producen enfermedades humanas

Entre los hongos se encuentran especies parásitas que atacan directamente a los seres humanos. Algunas de las enfermedades micóticas más conocidas son las provocadas por ascomicetos que atacan la piel, lo que resulta en pie de atleta, tiña inguinal y sarna. Estas enfermedades, aunque desagradables, no ponen en riesgo la vida y, por lo general, se tratan eficazmente con ungüentos antimicóticos. Un tratamiento oportuno habitualmente consigue combatir otra enfermedad micótica común: las infecciones vaginales causadas por la levadura *Candida albicans* (**FIGURA 22-18**). Los hongos también infectan los pulmones cuando la víctima inhala esporas de los hongos causantes de enfermedades como la fiebre de los valles y la histoplasmosis. Al igual que otras infecciones por hongos, cuando se diagnostican oportuna y correctamente, estas enfermedades pueden combatirse con medicamentos antimicóticos. Sin embargo, si no se tratan, llegan a convertirse en infecciones sistémicas graves. El cantante Bob Dylan, por ejemplo, enfermó gravemente de histoplasmosis cuando un hongo infectó su pericardio, es decir, la membrana que envuelve el corazón.

Los hongos pueden producir toxinas

Además de su papel como agentes de enfermedades infecciosas, algunos hongos producen toxinas peligrosas para los seres humanos. De particular preocupación son las toxinas que producen los hongos que crecen sobre los granos y otros alimentos que fueron almacenados en condiciones de excesiva humedad. Por ejemplo, los mohos del género *Aspergillus* producen compuestos cancerígenos altamente tóxicos conocidos como aflatoxinas. Algunos alimentos, como los cacahuates, parecen especialmente susceptibles al ataque por *Aspergillus*. Desde que se descubrieron las aflatoxinas en la década de 1960, los cultivadores y procesadores de alimentos han ideado métodos para reducir el crecimiento de *Aspergillus* en las cosechas almacenadas, de manera que se ha logrado disminuir considerablemente la cantidad de aflatoxinas en la mantequilla de cacahuate.

Un hongo productor de toxinas tristemente célebre es el ascomiceto *Claviceps purpurea*, que infecta las plantas de centeno y causa una enfermedad conocida como cornezuelo del centeno. Este hongo produce varias toxinas que afectan a los seres humanos si el centeno infectado se muele para convertirlo en harina y luego se consume. Esto sucedió con mucha frecuencia en el norte de Europa durante la Edad Media, con efectos devastadores. En esa época, la intoxicación por cornezuelo era generalmente mortal, pero, antes de morir, las víctimas experimentaban unos síntomas terribles. Una de las toxinas del cornezuelo es vasoconstrictora, lo cual significa que constriñe los vasos sanguíneos y re-

▲ **FIGURA 22-18 La insólita levadura** La mayoría de las levaduras son unicelulares, pero algunas, como las del género *Candida* (mostrada aquí) puede formar filamentos multicelulares y es la causa frecuente de las infecciones vaginales. Por lo general, las levaduras se reproducen por gemación; las células de gemación son visibles en las puntas de algunos de los filamentos en la micrografía.

▲ **FIGURA 22-19 Penicillium** Hongo que crece sobre una naranja. Las estructuras reproductoras, que recubren la superficie del fruto, son visibles; debajo de ellas, las hifas extraen alimento del interior. El antibiótico llamado "penicilina" se aisló por primera vez de este hongo.

PREGUNTA ¿Por qué algunos hongos producen químicos antibióticos?

duce el flujo de sangre. El efecto puede ser tan intenso que genera gangrena y las extremidades literalmente se consumen y caen en pedazos. Otras toxinas del cornezuelo producen síntomas como sensación quemante, vómito, espasmos convulsivos y alucinaciones vívidas. En la actualidad, las nuevas técnicas agrícolas permitieron la eliminación efectiva de la intoxicación por cornezuelo del centeno, pero la droga alucinógena LSD, que se deriva a partir de un componente de las toxinas del cornezuelo del centeno, todavía permanece como legado de esta enfermedad.

Muchos antibióticos se derivan de los hongos

Los hongos también han tenido repercusiones positivas en la salud humana. La era moderna de los medicamentos antibióticos que salvan vidas se inició con el descubrimiento de la penicilina, que es producida por un moho ascomiceto (**FIGURA 22-19**; *véase* la figura 1-5). La penicilina todavía se utiliza, junto con otros antibióticos derivados de hongos, como la oleandomicina y la cefalosporina, para combatir enfermedades bacterianas. Otros fármacos importantes también provienen de los hongos, entre ellos la ciclosporina, que se utiliza para suprimir la respuesta inmunitaria durante los trasplantes de órganos y reducir así la tendencia del organismo a rechazar el órgano trasplantado.

Los hongos hacen importantes aportaciones a la gastronomía

Los hongos hacen importantes aportaciones a la nutrición humana. Los componentes más obvios de esta aportación son los hongos que se consumen de manera directa: setas basidiomicetos y ascomicetos silvestres y cultivados, como las morillas y las raras y apreciadas trufas (**FIGURA 22-20**). (Ten mucho cuidado si recolectas tus propios hongos silvestres; *véase* "Enlaces con la vida diaria: Recolecta cuidadosamente".)

▲ **FIGURA 22-20 Las trufas** Son estructuras subterráneas que contienen esporas de un ascomiceto que forma una asociación de micorriza con las raíces de los árboles de roble.

El papel de los hongos en la cocina también tiene manifestaciones menos visibles. Por ejemplo, algunos de los quesos más famosos del mundo, como: el Roquefort, el Camembert, el Stilton y el Gorgonzola, adquieren sus sabores distintivos a partir de mohos ascomicetos que crecen en ellos a medida que maduran. Sin embargo, acaso los contribuyentes fúngicos más importantes y dominantes en las fuentes de alimentos de los seres humanos sean los ascomicetos unicelulares (algunas especies son basidiomicetos) conocidos como *levaduras*.

El vino y la cerveza se elaboran usando levaduras

El descubrimiento de que las levaduras podrían explotarse para dar vida a la experiencia culinaria seguramente es un evento clave en la historia de la humanidad. Entre los muchos alimentos y bebidas

¿Te has preguntado...

por qué las trufas son tan caras?

Aunque muchos hongos son muy apreciados como alimentos, ninguno se busca de manera tan ávida como las trufas. Las trufas italianas más finas pueden venderse hasta por 1,500 dólares la libra, y los especímenes inusualmente grandes pueden alcanzar precios espectaculares. Recientemente, en una subasta, ¡una trufa italiana blanca de 3.3 libras se vendió por 330,000 dólares!

¿A qué se deben estos precios tan altos? Las trufas se desarrollan bajo tierra, y se requiere de trabajo para descubrirlas. De hecho, los seres humanos no pueden hacerlo solos y necesitan ayuda de otras especies. Algunos animales, en especial los cerdos, son atraídos por el aroma de una trufa madura. Si un cerdo sigue el olor de una trufa, la sacará de tierra y la devorará. Es por eso que, tradicionalmente, los recolectores de trufas usan cerdos con bozal para localizar su tesoro.

En la actualidad, los perros entrenados son los asistentes más comunes de los cazadores de trufas. Los perros son necesarios incluso en las granjas donde en la actualidad se cultiva laboriosamente la mayor parte de las trufas. La dificultad de cultivar y cosechar trufas explica su elevado precio. Nadie ha podido diseñar un método para producir la tan preciada trufa blanca. La única forma de adquirir una es buscar un bosque adecuado, acompañado por un perro o cerdo entrenado para buscar trufas.

Enlaces con *la vida diaria*

Recolecta cuidadosamente

A principios de la década de 1980, los médicos en un hospital de California notaron una curiosa tendencia. En unos cuantos meses se incrementó significativamente el número de pacientes que ingresaban para recibir tratamiento por envenenamiento, y muchos de éstos murieron. ¿Qué causó ese repentino brote de envenenamiento? La investigación posterior reveló que, en la mayoría de los casos, las víctimas fueron inmigrantes recientes de Laos o Camboya. Luchando por adaptarse a su nuevo país, se sintieron maravillados al descubrir que los bosques californianos contenían setas que eran muy parecidas a las que recolectaban para alimentarse en Asia. Por desgracia, la semejanza era sólo superficial; las setas eran, de hecho, especies venenosas. La búsqueda de estos inmigrantes para encontrar "alimentos emocionalmente nostálgicos" tuvo consecuencias funestas.

En general, los inmigrantes de países en donde los hongos se recolectan han demostrado ser especialmente susceptibles al envenenamiento con setas tóxicas. Sin embargo, no son las únicas víctimas: cada año varios niños, recolectores inexpertos e invitados desafortunados a comidas gourmet, realizan visitas inesperadas al hospital después de ingerir setas silvestres venenosas.

Tal vez resulte divertido y gratificante recolectar setas silvestres, las cuales ofrecen algunos de los sabores más deliciosos y complejos que el ser humano puede experimentar. Pero si decides salir a recolectar, ten mucho cuidado porque algunos de los venenos más mortíferos conocidos están en las setas. En especial destacan por su veneno ciertas especies del género *Amanita*, cuyos sugerentes nombres comunes son sombrero de la muerte y ángel destructor (**FIGURA E22-1**). Tales nombres se los ganaron con justa razón, ya que incluso una sola mordida a alguna de estas setas podría ser mortal. El daño por las toxinas de la *Amanita* es más severo en el hígado, donde suelen acumularse las toxinas. A menudo, las víctimas de envenenamiento con *Amanita* logran salvarse únicamente trasplantándoles un hígado. Así que asegúrate de proteger tu salud invitando a un experto a que te acompañe en tus expediciones en busca de setas.

▲ **FIGURA E22-1 El ángel destructor** El basidiomiceto *Amanita virosa* produce setas que pueden resultar mortales.

que dependen de las levaduras para su producción se encuentran el pan, el vino y la cerveza, que se consumen de manera tan extensa que es difícil imaginar un mundo sin ellos. Todos derivan sus cualidades especiales de la fermentación por levaduras. La fermentación ocurre cuando las levaduras extraen energía de la glucosa y, como subproductos del proceso metabólico, emiten dióxido de carbono y alcohol etílico (*véase* "Enlaces con la vida diaria: Una jarra de vino, una hogaza de pan y un buen tazón de col agria" en la página 139).

A medida que las levaduras consumen los carbohidratos de la fruta en el jugo de uva, los carbohidratos se convierten en alcohol y se produce el vino. Con el tiempo, la creciente concentración de alcohol mata las levaduras, con lo que termina la fermentación. Si las levaduras mueren antes de que se consuma todo el azúcar de uva disponible, el vino será dulce; si el azúcar se agota, el vino será seco.

La cerveza se produce a partir de granos (por lo general cebada), pero las levaduras no pueden consumir de manera efectiva los carbohidratos que componen los granos de cereal. Para que las levaduras hagan su trabajo, es necesario hacer germinar los granos de cebada (recuerda que los granos en realidad son semillas). Con la germinación, las plantas producen carbohidratos, de modo que el germen de cebada proporciona una excelente fuente de alimento para las levaduras. Al igual que con el vino, la fermentación convierte los carbohidratos en alcohol, pero los productores de cerveza también capturan el dióxido de carbono como subproducto, lo que brinda a la cerveza su burbujeante y característica carbonatación.

Las levaduras hacen que el pan se esponje

Al elaborar pan, el dióxido de carbono es el producto de fermentación más importante. Las levaduras que se agregan a la masa de pan producen alcohol y dióxido de carbono, pero el alcohol se evapora durante la cocción. En contraste, el dióxido de carbono queda atrapado en la masa, donde forma las burbujas que dan al pan su ligera textura airosa (y evitan que toda tu vida comas emparedados elaborados con galletas). De modo que la próxima vez que disfrutes una rebanada de pan francés con queso Camembert y un buen vaso de Chardonnay, o una rebanada de pizza y una botella fría de tu cerveza favorita, quizá quieras agradecer silenciosamente a las levaduras. La dieta de los seres humanos seguramente sería muy sosa sin la ayuda que se obtiene de los hongos.

Estudio de caso otro vistazo

Hongos descomunales

¿Por qué el hongo *Armillaria* crece tanto? Su tamaño se debe a su capacidad para formar rizomorfos, los cuales consisten en hifas agrupadas dentro de una corteza protectora. Las hifas encerradas llevan nutrimentos a los rizomorfos, y les permiten extenderse grandes distancias por las áreas con insuficiencia de nutrimentos, para llegar a nuevas fuentes de alimentos. En consecuencia, los hongos *Armillaria* pueden crecer más allá de los límites de una región específica rica en alimento.

Otro factor que puede contribuir al enorme tamaño del *Armillaria* de Oregon es el clima donde se encuentra. En esta región árida, los cuerpos fructíferos de los hongos se forman sólo rara vez, de manera que el colosal *Armillaria* pocas veces produce esporas. En ausencia de esporas que podrían desarrollarse como nuevos individuos, el individuo existente enfrenta poca competencia por los recursos, y está en libertad para crecer y cubrir un área cada vez más grande.

El descubrimiento del espécimen de Oregon es únicamente el último capítulo de una benéfica "guerra de los hongos" a largo plazo, que empezó en 1992 con el descubrimiento de la primera seta enorme, un *Armillaria gallica* de 142,000 m^2 que crece en Michigan. Desde ese importante descubrimiento inicial, grupos de investigadores en Michigan, Washington y Oregon se han enfrascado en una amistosa competencia para encontrar el hongo más grande. ¿Algún día se romperá el récord existente? Permanece atento.

Considera esto

Como todo, el *Armillaria* de Oregon creció a partir de una sola espora, todas sus células son genéticamente idénticas. Sin embargo, no todas sus partes son fisiológicamente dependientes unas de otras, por lo que es poco probable que alguna sustancia recorra los aproximadamente 9 kilómetros cuadrados del micelio. Tampoco hay una epidermis, membrana o corteza continua que cubra todo el micelio y lo aísle del ambiente como una unidad. ¿La uniformidad genética del hongo es evidencia suficiente para considerarlo como un solo individuo, o se requiere de una mayor integración fisiológica? ¿Crees que sea válido el título de "el organismo más grande del mundo"?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

22.1 ¿Cuáles son las principales características de los hongos?

Los cuerpos de los hongos por lo general consisten de hifas filamentosas, que son multicelulares o multinucleadas, y forman grandes redes entretejidas llamadas micelios. Los núcleos de los hongos usualmente son haploides. Una pared celular de quitina envuelve las células de los hongos.

Todos los hongos son heterótrofos, secretan enzimas digestivas afuera de su cuerpo y absorben los nutrimentos que se liberan.

Los hongos se reproducen de formas variadas y complejas. La reproducción asexual puede ocurrir a través de la formación asexual de esporas. Las esporas sexuales se forman una vez que los núcleos haploides compatibles se fusionan para formar un cigoto diploide, que sufre meiosis para formar esporas sexuales haploides. Las esporas, tanto asexuales como sexuales, producen micelios haploides por mitosis.

22.2 ¿Cuáles son los principales grupos de hongos?

Los principales fila de hongos, así como sus características, se resumen en la tabla 22-1.

22.3 ¿De qué manera interactúan los hongos con otras especies?

Un liquen es una asociación simbiótica entre un hongo y algas o cianobacterias. Esta combinación autosuficiente puede colonizar rocas desnudas. Las micorrizas son asociaciones entre hongos y las raíces de casi todas las plantas vasculares. El hongo obtiene sus nutrimentos fotosintéticos de las raíces de la planta y, a cambio, lleva agua y nutrimentos del suelo circundante al interior de la raíz. Los endófitos son hongos que crecen dentro de las hojas o los tallos de las plantas, y que ayudan a proteger las plantas que los tienen. Los hongos saprófitos son agentes de degradación sumamente importantes en los ecosistemas. Sus cuerpos filamentosos penetran en los suelos ricos y en el material orgánico en degradación, y liberan nutrimentos por digestión extracelular.

22.4 ¿Cómo afectan los hongos a los seres humanos?

Muchas enfermedades de las plantas se deben a hongos parásitos. Algunos hongos parásitos pueden ayudar a combatir las plagas de insectos en los cultivos. Otros producen enfermedades humanas (como: la tiña, el pie de atleta y las infecciones vaginales ordinarias). Algunos hongos producen toxinas que pueden dañar a los seres humanos. Pese a ello, los hongos añaden variedad a las opciones alimentarias de los seres humanos, y la fermentación por hongos permite elaborar vino, cerveza y pan.

Términos clave

asca *411*
ascomiceto *410*
basidio *410*
basidiomiceto *409*
cigomiceto *407*
espora *405*
esporangio *407*
glomeromiceto *408*
hifa *404*
hongo con saco *410*
hongo de clava *409*
liquen *412*
micelio *404*
micorriza *413*
quitridiomicetos *407*
septo *404*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Las porciones de un hongo que son visibles a simple vista con frecuencia son estructuras especializadas para _____. Dichas estructuras liberan pequeñas _____, que se dispersan para producir nuevos hongos.
2. El cuerpo del hongo es _____, y está compuesto de filamentos microscópicos llamados _____ que pueden subdividirse en muchas células a través de _____. Las paredes celulares de los hongos son reforzadas mediante _____.

3. En los hongos se producen esporas asexuales mediante división celular _____ y tienen conjuntos de cromosomas. Las esporas sexuales se producen mediante división celular _____ en un _____ y tienen _____ conjuntos de cromosomas.
4. Llena los espacios de las siguientes oraciones con los nombres comunes de los fila de hongos. Casi todos los _____ viven en asociación íntima con las raíces de las plantas. Los _____ producen esporas flageladas natatorias. Las setas y bejines son estructuras reproductoras de _____.
5. _____ son asociaciones simbióticas de los hongos y las algas verdes. _____ son asociaciones simbióticas, mutuamente benéficas, de hongos y raíces de plantas. Algunos hongos son _____ que viven dentro de los tejidos sobre tierra de las plantas.
6. Los hongos son los únicos degradadores que pueden digerir _____. Los hongos que hacen que el pan se esponje y los vinos fermenten son _____. Algunos padecimientos de los seres humanos causados por hongos incluyen _____ y _____.

Preguntas de repaso

1. Describe la estructura del cuerpo de un hongo. ¿En qué difieren las células de los hongos (hifas) de la mayoría de las células vegetales y animales?
2. ¿Qué parte del cuerpo del hongo está representada por las setas, los bejines y otras estructuras similares? ¿Por qué sobresalen del suelo dichas estructuras?
3. ¿Cuáles son dos enfermedades de las plantas causadas por hongos parásitos que han tenido enormes repercusiones en los bosques de Estados Unidos? ¿A qué Filum pertenecen estos hongos?
4. Menciona algunos hongos que ataquen a los cultivos. ¿A qué Filum pertenece cada uno?
5. Describe la reproducción asexual de los hongos.
6. Señala los fila de los hongos, describe alguna característica distintiva y cita un ejemplo de cada uno.
7. Describe cómo se forma un anillo de hada de setas. ¿Por qué existe una relación entre el diámetro y la edad del anillo?
8. Describe dos asociaciones simbióticas entre hongos y organismos de otros clados. En cada caso, explica el efecto de estas asociaciones en cada uno de los socios.

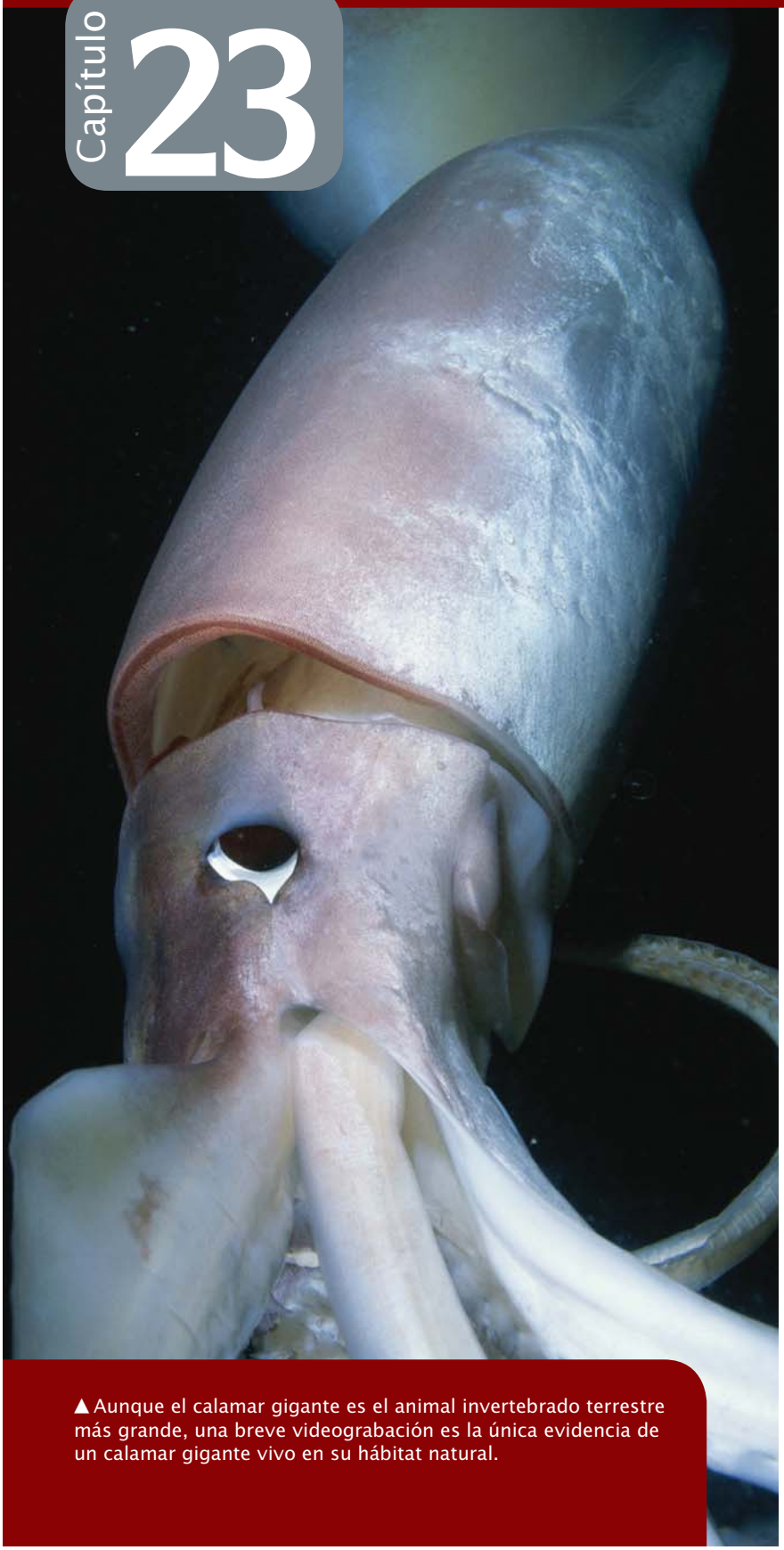
Aplicación de conceptos

1. En Estados Unidos, la enfermedad del olmo holandés se debe a un organismo *exótico*, es decir, un organismo (en este caso un hongo) introducido desde otra parte del mundo. ¿Qué daño ha causado esa introducción? ¿Qué otras plagas causadas por hongos pertenecen a esta categoría? ¿Por qué es grande la probabilidad de que un hongo parásito sea transportado fuera de su hábitat natural? ¿Qué pueden hacer los gobiernos para limitar esta importación?
2. El descubrimiento de la penicilina revolucionó el tratamiento de las enfermedades bacterianas. Sin embargo, en la actualidad rara vez se prescribe penicilina. ¿A qué se debe esto?
3. El descubrimiento de la penicilina fue resultado de la contemplación fortuita de un importante observador microbiólogo: Alexander Fleming. ¿Cómo harías una búsqueda sistemática de nuevos antibióticos producidos por hongos? ¿Dónde buscarías esos hongos?
4. Los restos fósiles indican que existían asociaciones de micorrizas entre hongos y raíces vegetales hacia finales de la era paleozoica, cuando las plantas iniciaron la invasión de tierra firme. Esta evidencia sugiere un vínculo importante entre las micorrizas y la exitosa invasión de tierra firme por las plantas. ¿Por qué fueron importantes las micorrizas en la colonización de hábitats terrestres por las plantas?
5. Los textos de biología general de la década de 1960 incluían a los hongos en el reino vegetal. ¿Por qué los biólogos ya no consideran a los hongos como miembros legítimos del reino vegetal?
6. ¿Qué consecuencias ecológicas se producirían si los seres humanos, mediante un nuevo y letal fungicida, destruyeran a todos los hongos del planeta?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Diversidad animal I: invertebrados

Capítulo 23



▲ Aunque el calamar gigante es el animal invertebrado terrestre más grande, una breve videograbación es la única evidencia de un calamar gigante vivo en su hábitat natural.

Estudio de caso

La búsqueda de un monstruo marino

TODO EL MUNDO SE SIENTE ATRAÍDO por el misterio, y uno en el que intervenga un temible depredador gigante, es aún más atractivo. Piensa en el calamar gigante, *Architeuthis,* que es uno de los animales invertebrados más grandes del mundo, alcanza longitudes de 13 metros o más. Cada uno de sus enormes ojos puede ser tan grande como una cabeza humana. Sus 10 tentáculos, dos de los cuales son más largos que los demás, están cubiertos de potentes ventosas, las ventosas contienen afilados ganchos semejantes a garras que le sirven para sujetar mejor la presa y llevársela a la boca, donde un pico dotado de fuertes músculos la desgarra.

El calamar gigante es uno de los organismos más imponentes de la Tierra y, sin embargo, casi no conocemos nada respecto de sus hábitos y modo de vida. ¿Qué come? ¿Nada con la cabeza levantada o dirigida hacia abajo? ¿Cómo se aparea? ¿Vive solo o en grupos? Incluso estas preguntas tan fundamentales acerca del comportamiento del calamar gigante permanecen sin respuesta, porque lo único que se conoce acerca de un calamar gigante adulto vivo en su hábitat natural es lo observado a través de una breve videograbación.

El limitado conocimiento científico acerca del calamar gigante proviene en su mayoría de especímenes encontrados muertos o moribundos, arrojados a las playas por el oleaje, presos de las redes de los pescadores o en los estómagos de cachalotes, cuya dieta incluye ocasionalmente algunos calamares gigantes. Durante el siglo pasado se reportaron más de 200 de estos especímenes, y las descripciones escritas de cadáveres de calamares se remontan al siglo XVI. No obstante, los calamares vivos siguen siendo esquivos porque habitan en aguas oceánicas profundas, lejos del alcance de los buzos humanos.

Clyde Roper, un biólogo del Smithsonian Institution (Instituto Smithsoniano), ha dedicado gran parte de su vida profesional a localizar y estudiar calamares gigantes vivos. Al final de este capítulo se hablará de algunos de los métodos de búsqueda submarina del doctor Roper, después de examinar la extraordinaria diversidad de los animales invertebrados.

De un vistazo

Estudio de caso La búsqueda de un monstruo marino

23.1 ¿Cuáles son las principales características de los animales?

23.2 ¿Qué características anatómicas marcan puntos de bifurcación en el árbol evolutivo de los animales?

- La carencia de tejidos distingue a las esponjas de los demás animales
- Los animales con tejidos presentan simetría ya sea radial o bilateral
- La mayoría de los animales bilaterales tienen cavidades corporales
- Los organismos bilaterales se desarrollan en una de dos formas
- Los protostomados comprenden dos líneas evolutivas distintas

23.3 ¿Cuáles son los principales fila de animales?

- Las esponjas tienen un cuerpo simple
- Los cnidarios son depredadores bien armados
- Los ctenóforos se mueven por medio de cilios
- Los gusanos planos pueden ser parásitos o tener vida independiente
- Los anélidos son gusanos segmentados
- La mayoría de los moluscos tienen conchas

Guardián de la salud Ayudantes de cirujanos

Estudio de caso continuación La búsqueda de un monstruo marino

- Los artrópodos son los animales más abundantes y diversificados
- Los gusanos redondos abundan y en su mayoría pequeños
- Los equinodermos tienen un exoesqueleto de carbonato de calcio
- Los cordados incluyen a los vertebrados

Estudio de caso otro vistazo La búsqueda de un monstruo marino

23.1 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LOS ANIMALES?

Es difícil formular una definición concisa del término "animal". No hay un rasgo individual que caracterice a todos los animales, así que el grupo se define con base en una lista de características. Ninguna de ellas es exclusiva de los animales pero, en conjunto, permiten distinguirlos de los miembros de otros clados:

- Los animales son multicelulares.
- Las células animales carecen de pared celular.
- Los animales obtienen su energía consumiendo otros organismos.
- Por lo regular, se reproducen sexualmente. Aunque las especies animales presentan una enorme diversidad de estilos de reproducción, la mayoría son capaces de llevar a cabo la reproducción sexual.
- Los animales tienen movilidad (pueden desplazarse) durante alguna etapa de su vida. Incluso las esponjas relativamente estacionarias tienen una etapa *larvaria* (una forma juvenil) durante la que nadan libremente.
- La mayoría de los animales pueden responder rápidamente a los estímulos externos como resultado de la actividad de las células nerviosas, el tejido muscular o ambos.

23.2 ¿QUÉ CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS MARCAN PUNTOS DE BIFURCACIÓN EN EL ÁRBOL EVOLUTIVO DE LOS ANIMALES?

Hacia el periodo cámbrico, que inició hace 544 millones de años, ya estaban presentes la mayoría de los fila animales que pueblan actualmente la Tierra. Por desgracia, el registro fósil del precámbrico es escaso y no revela mucho acerca de la historia evolutiva temprana de los animales. Por consiguiente, los sistemáticos especializados en animales han buscado pistas acerca de la filogenia de éstos en sus características anatómicas, su desarrollo embriológico y en secuencias del ADN. Estas investigaciones han demostrado que ciertas características marcan los principales puntos de bifurcación en el árbol evolutivo de los animales, y representan las piedras angulares en la evolución de las diferentes estructuras corporales de los animales modernos (**FIGURA 23-1**). En los siguientes apartados estudiarás estos hitos evolutivos y su legado en el cuerpo de los animales modernos.

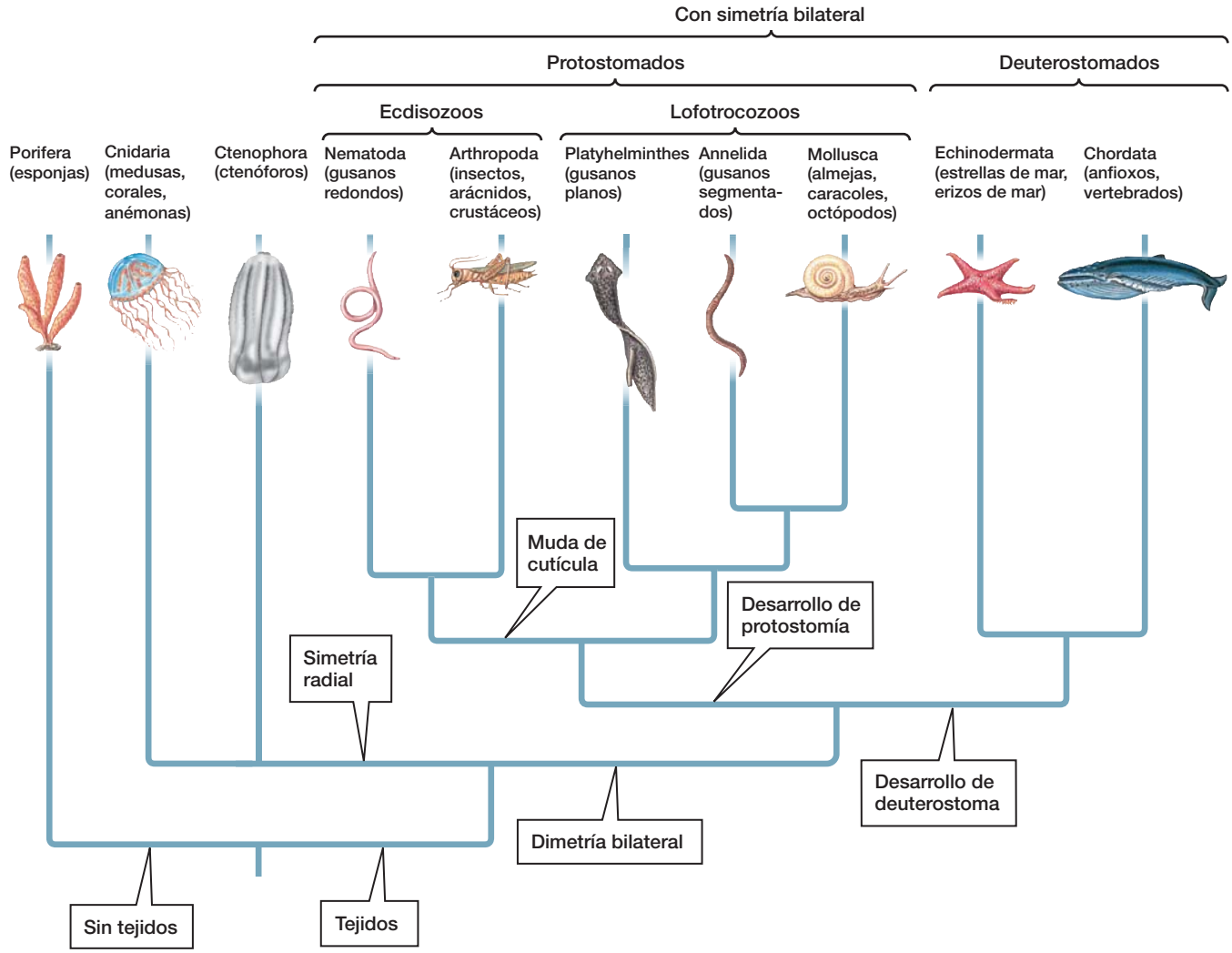
La carencia de tejidos distingue a las esponjas de los demás animales

Una de las primeras innovaciones importantes de la evolución animal fue la aparición de **tejidos**, es decir, grupos de células similares integradas en una unidad funcional, por ejemplo, un músculo. En la actualidad, casi todos los animales tienen un cuerpo con tejidos; los únicos animales que han conservado la primitiva carencia de tejidos son las esponjas. En éstas, células individuales pueden tener funciones especializadas, pero actúan de manera más o menos independiente y no están organizadas en tejidos verdaderos. Esta peculiar característica de las esponjas sugiere que la bifurcación entre las esponjas y la rama evolutiva que dio origen a todos los demás filum de animales ocurrió en una etapa muy temprana de la historia de los animales. Un antiguo ancestro común sin tejidos dio origen tanto a las esponjas como a los animales que tienen tejidos.

Los animales con tejidos presentan simetría ya sea radial o bilateral

El advenimiento evolutivo de los tejidos coincidió con la aparición de la simetría corporal; todos los animales con tejidos verdaderos también tienen cuerpos simétricos. Se dice que un animal es simétrico si se puede bisecar a lo largo de al menos un plano, de tal manera que las mitades resultantes sean imágenes especulares una de la otra. A diferencia de las esponjas asimétricas, todo animal simétrico tiene una superficie superior, o *dorsal*, y una superficie inferior, o *ventral*.

Los animales simétricos con tejidos se clasifican en dos categorías: una comprende a los animales con **simetría radial**



▲ **FIGURA 23-1 Árbol evolutivo de algunos de los principales fila de animales**

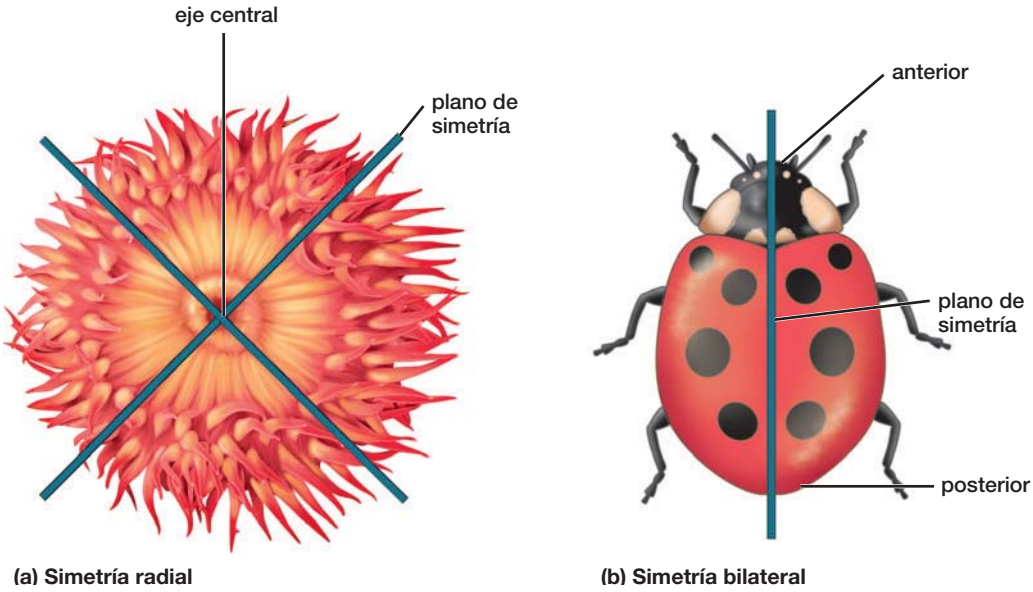
(FIGURA 23-2a) y la otra incluye a los animales que muestran **simetría bilateral** (FIGURA 23-2b). En la simetría radial, cualquier plano que pase por un eje central divide el objeto en mitades aproximadamente iguales. En cambio, un animal con simetría bilateral puede dividirse en mitades aproximadamente especulares sólo a lo largo de un plano específico que pase por el eje central.

La diferencia entre los animales con simetría radial y bilateral refleja otro importante punto de bifurcación en el árbol evolutivo animal. Esta bifurcación separó a los antepasados de los cnidarios (medusas, anémonas y corales) y ctenóforos (medusas portadoras de peines) radialmente simétricos, de los ancestros de los demás fila de animales, todos los cuales tienen simetría bilateral.

Los animales con simetría radial tienen dos capas tisulares embrionarias; los animales con simetría bilateral tienen tres

La distinción entre la simetría radial y la bilateral en los animales está estrechamente vinculada con una diferencia correspondiente en el número de capas de tejido, llamadas capas germinales, que se forman durante el desarrollo embrionario. Los embriones de animales con simetría radial tienen dos capas germinales: una interior de **endodermo** (que constituye el revestimiento de casi todos los órganos huecos) y otra exterior de **ectodermo** (que forma el tejido nervioso y los tejidos que cubren el cuerpo y revisten las superficies respiratorias e intestinal). Los embriones de los animales con simetría bilateral tienen una tercera capa germinal. Entre el endodermo y el ectodermo se encuentra una capa de **mesodermo** (que forma los músculos y, cuando están presentes, los sistemas circulatorio y esquelético).

La evolución paralela del tipo de simetría y el número de capas germinales ayuda a entender el caso potencialmente enigmático de los equinodermos (estrellas de mar, pepinos de mar y erizos de mar). Los equinodermos adultos tienen simetría radial; sin embargo, el árbol evolutivo los sitúa por completo en el grupo con simetría bilateral. Esto se debe a que los equinodermos tienen tres capas germinales, así como varias características adicionales (algunas descritas más adelante), que los agrupan con los animales bilateralmente simétricos. Así pues, los ancestros inmediatos de los equinodermos debieron tener simetría bilateral y, más tarde, el grupo adquirió por evolución una simetría radial (un caso de evolución convergente). Aún ahora, los equinodermos larvarios conservan su simetría bilateral.



▲ **FIGURA 23-2 Simetría corporal y cefalización** **(a)** Los animales con simetría radial, como esta anémona marina, carecen de una cabeza bien definida. Todo plano que atraviese el eje central dividirá el cuerpo en mitades que son imágenes en espejo. **(b)** Los animales con simetría bilateral, como este escarabajo, tienen un extremo de cabeza anterior y un extremo de cola posterior. El cuerpo se puede dividir en mitades especulares sólo a lo largo de un plano particular que pasa por la línea media.

Los animales con simetría bilateral tienen cabeza

Los animales con simetría radial tienden a ser *sésiles* (a estar fijos en un punto, como las anémonas de mar) o a desplazarse de acuerdo a las corrientes (como las medusas). Estos animales pueden toparse con alimento o peligros provenientes de cualquier dirección, por lo que es ventajoso tener un cuerpo que en esencia vea hacia todas direcciones a la vez. En contraste, la mayoría de los animales con simetría bilateral tienen *movilidad* (se desplazan bajo su propio impulso). Los animales suelen encontrar recursos como el alimento mediante la parte de su cuerpo que esté más cerca de la dirección del movimiento. Por consiguiente, la evolución de la simetría bilateral estuvo acompañada de **cefalización**, la concentración de órganos sensoriales y un cerebro en una región definida de la cabeza. La cefalización produce un extremo *anterior* (cabeza), donde se concentran células y órganos sensoriales, grupos de células nerviosas y órganos para la ingestión de los alimentos. El otro extremo de un animal cefalizado se designa como *posterior* y puede presentar una cola (*véase* la figura 23-2b).

La mayoría de los animales bilaterales tienen cavidades corporales

Los miembros de muchos fila de animales bilaterales tienen cavidades llenas de fluido entre el tubo digestivo (o intestino, donde se digiere y absorbe el alimento) y la pared corporal externa. En un animal con una cavidad corporal, el intestino y la pared corporal están separados por medio de un espacio, creando un plano corporal de "tubo dentro de un tubo". Las cavidades corporales están ausentes en los animales de simetría radial, de manera que es probable que esta característica haya surgido tiempo después de la división entre los animales de simetría radial y bilateral.

Una cavidad corporal puede servir para una variedad de funciones. En la lombriz de tierra actúa como esqueleto al brindar apoyo al cuerpo y un armazón que sirve de apoyo para la actuación de los músculos. En otros animales, los órganos internos están suspendidos dentro de una cavidad corporal llena de fluido, que sirve como amortiguador de protección entre los órganos y el mundo exterior.

La estructura de la cavidad corporal varía entre los fila

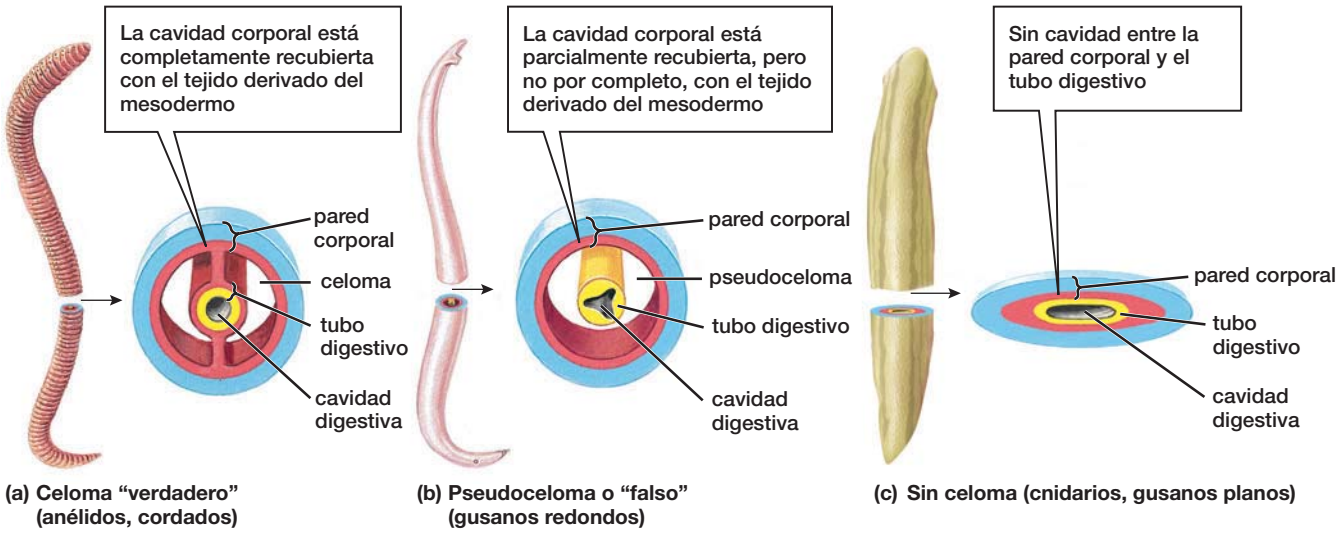
El tipo más diseminado de cavidad corporal es un **celoma**, una cavidad llena de fluido que está completamente revestida con una capa delgada de tejido que se desarrolla a partir del mesodermo (**FIGURA 23-3a**). Los fila cuyos miembros tienen celoma se llaman *celomados*. Los anélidos (gusanos segmentados), artrópodos (insectos, arañas, crustáceos), moluscos (almejas y caracoles), equinodermos y cordados (que incluyen a los seres humanos) son celomados.

Algunos animales tienen una cavidad corporal que *no está* completamente rodeada por tejido derivado del mesodermo. Este tipo de cavidad se conoce como **pseudoceloma**, y los fila cuyos miembros lo presentan se conocen colectivamente como *pseudocelomados* (**FIGURA 23-3b**). Los gusanos redondos (nematodos) son el grupo más grande de pseudocelomados.

Algunos fila de animales con simetría bilateral no tienen ninguna cavidad corporal y se les conoce como *acelomados*. Por ejemplo, los gusanos planos no tienen cavidad entre su intestino y la pared corporal; en vez de ello, el espacio está lleno con tejido sólido (**FIGURA 23-3c**).

Los organismos bilaterales se desarrollan en una de dos formas

Entre los fila de animales bilaterales, el desarrollo embriológico sigue una variedad de caminos. Sin embargo, estas variadas vías de desarrollo pueden agruparse en dos categorías conocidas como **protostomía** y **deuterostomía**. En el desarrollo de una protostomía, la cavidad corporal se forma dentro del espacio que hay entre la pared corporal y la cavidad digestiva. En el desarrollo de una deuterostomía, la cavidad corporal se forma como una protrusión de la cavidad digestiva. Los dos tipos de desarrollo también difieren en el


La cavidad corporal está completamente recubierta con el tejido derivado del mesodermo
pared corporal
celoma
tubo digestivo
cavidad digestiva
La cavidad corporal está parcialmente recubierta, pero no por completo, con el tejido derivado del mesodermo
pared corporal
pseudoceloma
tubo digestivo
cavidad digestiva
Sin cavidad entre la pared corporal y el tubo digestivo
pared corporal
tubo digestivo
cavidad digestiva
(a) Celoma "verdadero" (anélidos, cordados)
(b) Pseudoceloma o "falso" (gusanos redondos)
(c) Sin celoma (cnidarios, gusanos planos)

▲ **FIGURA 23-3 Cavidades corporales** **(a)** Los anélidos tienen un celoma verdadero. **(b)** Los gusanos redondos son pseudocelomados. **(c)** Los gusanos planos no tienen cavidad entre la pared corporal y el tubo digestivo. (Los tejidos que se muestran en azul se derivan del ectodermo, los rojos del mesodermo y los amarillos del endodermo).

patrón de división celular que inicia inmediatamente después de la fecundación y en el método por medio del cual se forman la boca y el ano. Los protostomados y deuterostomados representan distintas ramas evolutivas dentro de los animales con simetría bilateral. Los anélidos, artrópodos y moluscos desarrollan una protostomía, mientras que los equinodermos y los cordados una deuterostomía.

Los protostomados comprenden dos líneas evolutivas distintas

El filum animal de protostomados se divide en dos grupos, los cuales corresponden a dos linajes diferentes que se separaron en etapas tempranas de la historia evolutiva. Un grupo, los *ecdisozoos*, incluye fila como los de los artrópodos y los gusanos redondos, cuyos miembros tienen el cuerpo cubierto por una capa exterior que se desprende periódicamente. El otro grupo se conoce como el de los *lofotrocozoos* e incluye fila cuyos miembros tienen una estructura alimentaria especial llamada lofóforo, así como fila cuyos miembros pasan por un tipo particular de etapa de desarrollo llamada larva trocófora. Los moluscos, anélidos y gusanos planos son ejemplos de filum lofotrocozoos.

23.3 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES FILA DE ANIMALES?

Es fácil pasar por alto las diferencias entre la multitud de animales pequeños sin huesos que existen en el mundo. Incluso Carlos Linneo (Carolus Linneaus), el creador de la clasificación biológica moderna, sólo reconoció dos fila de animales sin espina dorsal (insectos y gusanos). Sin embargo, en la actualidad los biólogos reconocen 27 fila de animales sin huesos, algunos de los cuales aparecen en la **Tabla 23-1**.

Por comodidad, los biólogos suelen clasificar a los animales en una de dos categorías principales: **vertebrados**, es decir, los que tienen espina dorsal (o columna vertebral) e **invertebrados**, aquellos que carecen de espina dorsal. Los vertebrados –peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos– (*véase* el capítulo 24) son quizá los animales más notorios desde el punto de vista del ser humano, pero menos de 3% de todas las especies de animales conocidas en la Tierra son vertebrados. La inmensa mayoría de los animales son invertebrados.

Los primeros animales probablemente se originaron a partir de colonias de protistas cuyos miembros se especializaron en la ejecución de distintas funciones dentro de la colonia. El estudio de los animales invertebrados comenzará con las esponjas, cuyo plano corporal es el que más se asemeja a las probables colonias ancestrales de protistas.

Las esponjas tienen un cuerpo simple

Las *esponjas* (Filum Porifera) se encuentran en la mayoría de los ambientes marinos y acuáticos. La mayoría de las cinco mil especies de esponjas de la Tierra viven en agua salada, y habitan en aguas oceánicas tibias y frías, profundas o poco profundas. Además, algunas esponjas viven en agua dulce como lagos y ríos. Las esponjas adultas viven adheridas a las rocas u otras superficies submarinas. Por lo general no se mueven, aunque los investigadores han demostrado que algunas especies, al menos cuando están cautivas en acuarios, son capaces de desplazarse (muy lentamente, unos cuantos milímetros al día). Las esponjas se presentan en varias formas y tamaños. Algunas especies tienen una forma bien definida, pero otras crecen en una forma libre sobre las rocas submarinas (**FIGURA 23-4**). Las esponjas más grandes pueden llegar a medir más de un metro de altura.

Las esponjas pueden reproducirse de forma asexual mediante **gemación**, en la que el adulto produce versiones miniatura de sí mismo que desprende y adquieren una existencia independiente. De manera alternativa, las esponjas pueden reproducirse sexualmente mediante la fusión de espermatozoides y óvulos. Los óvulos fecundados se desarrollan dentro del adulto en forma de larvas activas que escapan a través de las aberturas en el cuerpo de la esponja. Las corrientes acuáticas dispersan las larvas hacia nuevas áreas, donde se asientan y desarrollan hasta ser esponjas adultas.

(a) Esponja de fuego (b) Esponja tubular (c) Esponja acampanada

▲ **FIGURA 23-4 Diversidad de las esponjas** Las esponjas presentan una extensa variedad de tamaños, formas y colores. Algunas como **(a)** esta esponja de fuego crecen en una distribución de forma libre sobre las rocas submarinas. Otras pueden tener forma de **(b)** tubo o **(c)** vaso.

PREGUNTA Con frecuencia, las esponjas se describen como los animales más "primitivos". ¿Cómo un organismo tan primitivo llegó a ser tan diverso y abundante?

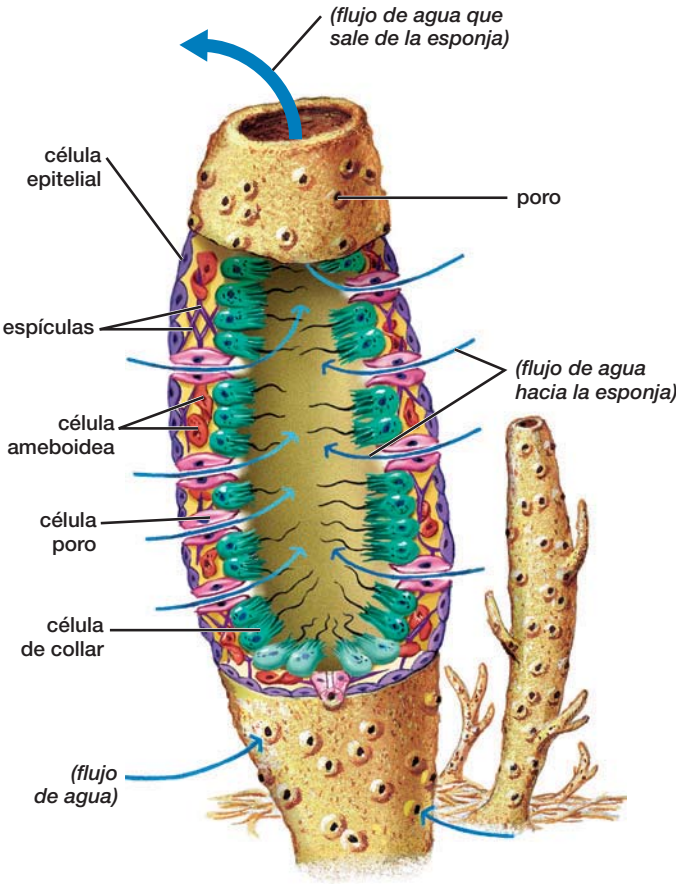
Las esponjas carecen de tejidos

Los cuerpos de las esponjas no contienen tejidos y órganos verdaderos. En cierto sentido, una esponja se asemeja a una colonia de organismos unicelulares. Las propiedades de las esponjas que se asemejan a las colonias quedaron de manifiesto en un experimento que realizó el embriólogo H.V. Wilson en 1907. Wilson machacó una esponja y la hizo pasar a través de un trozo de tela de seda, con lo cual la desintegró en células individuales y en grupos de células. Después colocó esos diminutos fragmentos de esponja en agua de mar y esperó durante tres semanas. Al término del experimento, las células se habían unido de nuevo para formar una esponja en buenas condiciones, con lo que demostró que las células individuales de la esponja pudieron sobrevivir y realizar sus funciones de manera independiente.

El cuerpo de una esponja tiene muchos poros diminutos por los que entra el agua y, en menor número, aberturas grandes por donde se expele. En el interior de la esponja, el agua viaja por medio de canales. A medida que el agua pasa a través de la esponja, ésta extrae oxígeno, filtra los microorganismos que contiene y los lleva a células individuales donde son digeridos; finalmente expulsa los residuos (**FIGURA 23-5**).

Las células de las esponjas están especializadas para diferentes funciones

Las esponjas tienen tres tipos principales de células, cada uno de los cuales se especializa en una función. *Células epiteliales* aplanadas cu-



▶ **FIGURA 23-5 Plano corporal de las esponjas** El agua entra a través de numerosos poros diminutos en el cuerpo de la esponja y sale por una abertura más grande. Las partículas de alimento microscópicas son filtradas del agua.

Tabla 23-1 Comparación de los principales fila de animales

Nombre común (filum)		Esponjas (Porifera)	*Hydras*, anémonas, medusas (Cnidaria)	Gusanos planos (Plathyelminthes)
Arreglo corporal	**Nivel de organización**	Celulares; carecen de tejidos y órganos	Tejidos; carecen de órganos	Sistema de órganos
	Capas germinales	Ausente	Dos	Tres
	Simetría	Ausente	Radial	Bilateral
	Cefalización	Ausente	Ausente	Presente
	Cavidad corporal	Ausente	Ausente	Ausente
	Segmentación	Ausente	Ausente	Ausente
Sistemas internos	**Aparato digestivo**	Intracelular	Cavidad gastrovascular; algunos intracelular	Cavidad gastrovascular
	Sistema circulatorio	Ausente	Ausente	Ausente
	Aparato respiratorio	Ausente	Ausente	Ausente
	Sistema excretor (regulación de fluidos)	Ausente	Ausente	Canales con células ciliadas
	Sistema nervioso	Ausente	Red nerviosa	Ganglios en la cabeza con cordones nerviosos longitudinales
	Reproducción	Sexual; asexual (gemación)	Sexual; asexual (gemación)	Sexual (algunos hermafroditas); asexual (división del cuerpo)
	Sostén	Endoesqueleto de espículas	Esqueleto hidrostático	Esqueleto hidrostático
	Número de especies conocidas	5,000	9,000	20,000

bren las superficies externas del cuerpo. Algunas células epiteliales se modifican para formar *células de poro*, que rodean a los poros, controlan su tamaño y regulan la entrada de agua. Los poros se cierran ante la presencia de sustancias nocivas. Las *células de collar* mantienen un flujo de agua a través de la esponja agitando flagelos que penetran en el canal interior. Los microorganismos que son ingeridos por la célula primero son filtrados por los collares que rodean dichos flagelos que actúan como un tamiz fino. Parte del alimento pasa a las *células ameboides*, las cuales vagan libremente entre las células epiteliales y de collar, digieren y distribuyen los nutrimentos, producen células reproductoras y secretan pequeñas protuberancias esqueléticas llamadas *espículas*. Las espículas pueden estar compuestas por carbonato de calcio (calcita), silicio (vidrio) o proteína, y forman un esqueleto interior que brinda sostén al cuerpo de la esponja (*véase* la figura 23-5).

Algunas esponjas contienen químicos útiles para los seres humanos

Puesto que las esponjas permanecen en un solo sitio y carecen de concha protectora, son vulnerables al ataque de los depredadores como peces, tortugas y babosas de mar. Sin embargo, muchas esponjas contienen químicos que son tóxicos o desagradables para los depredadores potenciales. Por fortuna, algunos de estos químicos han resultado ser medicamentos valiosos para el hombre. Por ejemplo, el fármaco espongistatina, un compuesto que inicialmente se aisló de las esponjas, es un novedoso tratamiento para las infecciones causadas por hongos que con frecuencia padecen los enfermos de sida. Otros medicamentos derivados de las esponjas incluyen algunos novedosos medicamentos prometedores contra el cáncer. El descubrimiento de éstos y otros medicamentos ha despertado grandes esperanzas de que, a medida que los investigadores estudien más especies, las esponjas se convertirán en una gran fuente de nuevos medicamentos.

Los cnidarios son depredadores bien armados

Los *cnidarios* (Filum Cnidaria) incluyen medusas, anémonas de mar, corales e hidrozoos. Como las esponjas, las aproximadamente nueve mil especies conocidas de cnidarios están confinadas a ambientes acuosos, en su mayoría son marinas. La mayoría de las especies son pequeñas, y miden desde unos pocos milímetros hasta unos cuantos centímetros de diámetro, pero la medusa más grande puede tener hasta 2.4 metros de ancho y tentáculos de 50 metros de largo. Todos los cnidarios son depredadores carnívoros.

Los cnidarios tienen tejidos y dos tipos de cuerpo

Las células de los cnidarios están organizadas en distintos tejidos, incluido el tejido contráctil que actúa como si fuera músculo. Las células nerviosas están organizadas en un tejido llamado *red nerviosa*, que se ramifica por todo el cuerpo y controla el tejido contráctil para generar movimiento y comportamientos de alimentación. Sin embargo, la mayoría de los cnidarios carecen de órganos reales y no tienen cerebro.

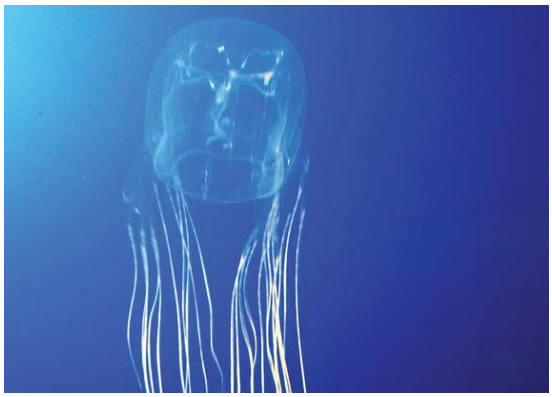
Los cnidarios tienen gran variedad de formas (**FIGURA 23-6**), pero en realidad todas ellas son variaciones de dos configuraciones corporales básicas: el *pólipo* (**FIGURA 23-7a**) y la *medusa* (**FIGURA 23-7b**). El pólipo, que por lo general es de forma tubular, se adaptó a una vida tranquila adherido a las rocas. El pólipo tiene tentáculos, los cuales son prolongaciones que se dirigen hacia arriba para atrapar e inmovilizar a la presa. El cuerpo acampanado de la medusa flota en el agua y se deja llevar por las corrientes, al tiempo que arrastra sus tentáculos tras de sí como si fueran múltiples cañas de pescar.

Gusanos segmentados (Annelida)	Caracoles, almejas, calamares (Mollusca)	Insectos, arácnidos, crustáceos (Arthropoda)	Gusanos redondos (Nematoda)	Estrellas de mar, erizos de mar (Echinodermata)
Sistema de órganos	Sistema de órganos	Sistema de órganos	Sistema de órganos	Sistema de órganos
Tres	Tres	Tres	Tres	Tres
Bilateral	Bilateral	Bilateral	Bilateral	Bilateral en las larvas, radial en los adultos
Presente	Presente	Presente	Presente	Ausente
Celoma	Celoma	Celoma	Pseudoceloma	Celoma
Presente	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
Boca y ano separados	Boca y ano separados	Boca y ano separados	Boca y ano separados	Boca y ano separados (normalmente)
Cerrado	Abierto	Abierto	Ausente	Ausente
Ausente	Branquias, pulmones	Tráqueas, branquias o pulmones	Ausente	Pies tubulares, branquias cutáneas, árbol respiratorio
Nefridios	Nefridios	Glándulas excretoras semejantes a nefridios	Glándulas excretoras	Ausente
Ganglios en la cabeza con cordones ventrales pareados; ganglios en cada segmento	Cerebro bien desarrollado en algunos cefalópodos; varios ganglios pareados, principalmente en la cabeza; red nerviosa en la pared corporal	Ganglios en la cabeza con cordones ventrales pareados; ganglios en los segmentos, algunos fusionados	Ganglios en la cabeza con cordones nerviosos dorsales y ventrales	Sin ganglios en la cabeza; anillo nervioso y nervios radiales; red nerviosa en la piel
Sexual (algunos hermafroditas)	Sexual (algunos hermafroditas)	Normalmente sexual	Sexual (algunos hermafroditas)	Sexual (algunos hermafroditas); asexual por regeneración (poco frecuente)
Esqueleto hidrostático	Esqueleto hidrostático	Exoesqueleto	Esqueleto hidrostático	Endoesqueleto de placas debajo de la piel externa
9,000	50,000	1,000,000	12,000	6,500

(a) Anémona

(b) Medusa

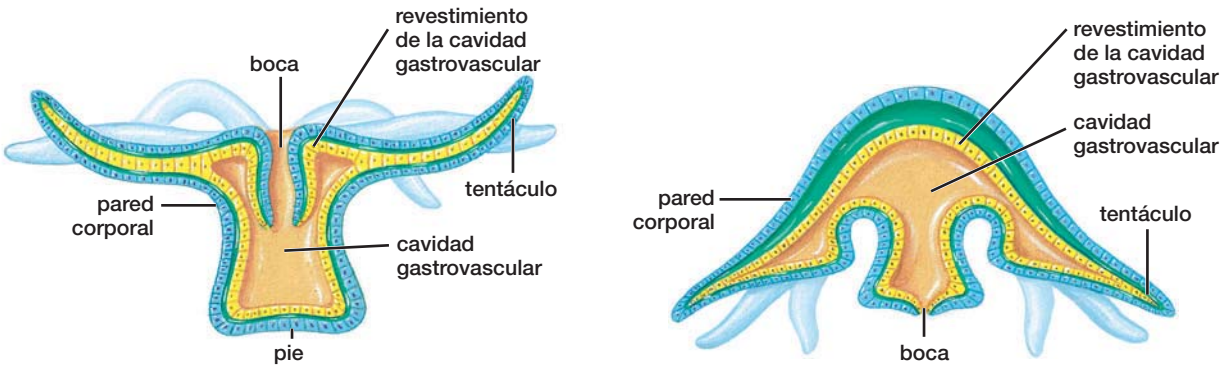
(c) Coral



(d) Avispa de mar

◀ **FIGURA 23-6 Diversidad de los cnidarios** **(a)** Una anémona extiende sus tentáculos para capturar presas. **(b)** Una medusa pequeña. **(c)** Este acercamiento de un coral revela los tentáculos extendidos de los pólipos. **(d)** Una avispa de mar, un tipo de medusa cuyas células urticantes contienen uno de los venenos más tóxicos que se conocen. El veneno mata rápidamente a su presa, al tocar ésta los mortíferos tentáculos de la avispa.

PREGUNTA En cada una de estas fotografías, ¿el organismo que se observa es un pólipo o una medusa?



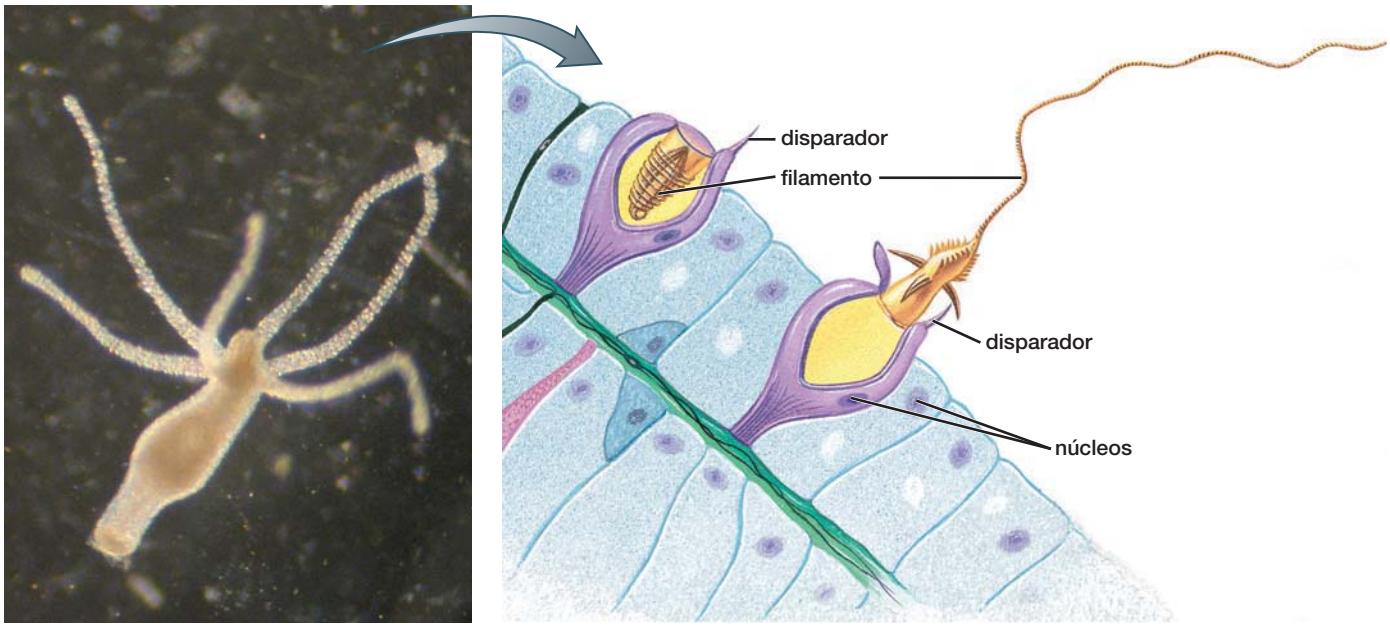
▲ **FIGURA 23-7 Pólipo y medusa** **(a)** La forma del pólipo se observa en las anémonas de mar (*véase* la figura 23-6a) y en los pólipos individuales dentro de un coral (*véase* la figura 23-6c). **(b)** La forma de medusa que se observa (*véase* la figura 23-6b) se asemeja a un pólipo invertido. (Los tejidos que se muestran en azul se derivan del ectodermo, y los de color amarillo del endodermo.)

Muchos ciclos de vida de cnidarios incluyen etapas tanto de pólipo como de medusa, aunque algunas especies viven solamente como pólipos y otras exclusivamente como medusas. Tanto pólipos como medusas se desarrollan a partir de dos capas germinales: el endodermo interior y el ectodermo exterior; entre estas capas hay una sustancia gelatinosa. Los pólipos y las medusas tienen simetría radial, y las partes del cuerpo están arregladas formando un círculo alrededor de la boca y la cavidad digestiva (*véase* la figura 23-2a). Este arreglo de partes favorece mucho a estos animales sésiles o que flotan libremente porque les permite responder ante la presencia de una presa o de alguna amenaza proveniente de cualquier dirección.

La reproducción varía considerablemente entre diferentes tipos de cnidarios, pero un patrón es bastante común en las especies con etapas de pólipo y medusa. En tales especies, los pólipos comúnmente se reproducen de forma asexual por gemación, lo que da origen a nuevos pólipos. Sin embargo, en ciertas circunstancias, la gemación originará medusas, en vez de pólipos. Una vez que una medusa crece y alcanza la madurez, puede liberar gametos (espermatozoides u óvulos) en el agua. Si un espermatozoide se encuentra con un óvulo, pueden unirse para formar un cigoto que se desarrolla en una larva ciliada que nada libremente. Con el tiempo, la larva se establece sobre una superficie dura, donde se desarrolla en pólipo.

Los cnidarios tienen células punzantes

Los tentáculos de los cnidarios están armados de *cnidocitos*, células con estructuras que, al ser estimuladas al contacto, inyectan explosivamente sus filamentos venenosos o pegajosos a la presa (**FIGURA 23-8**). Estas células punzantes, que se encuentran solamente en los cnidarios, sirven para capturar presas. Los cnidarios no cazan de manera activa, sino que esperan a que aparezca la presa, por casualidad, al alcance de sus largos tentáculos. Inyectada y firmemente asida, la presa es forzada a través de una boca dilatable hacia



▲ **FIGURA 23-8 Armamento de los cnidarios: el cnidocito** **(a)** Los tentáculos del cnidario, como los de la *hydra*, contienen cnidocitos. **(b)** Al más leve contacto con el disparador, una estructura dentro de un cnidocito expulsa violentamente un filamento envenenado, que puede penetrar en la presa.

un saco digestivo, la *cavidad gastrovascular*. Las enzimas digestivas secretadas en el interior de esta cavidad desintegran parte del alimento, y después tiene lugar una mayor digestión dentro del revestimiento celular de la cavidad. Puesto que la cavidad gastrovascular tiene sólo una abertura, el material sin digerir es expelido a través de la boca cuando termina la digestión. Aunque este tráfico de dos sentidos evita la alimentación continua, es adecuada para satisfacer los requerimientos de poca energía de estos animales.

El veneno de algunos cnidarios puede causar dolorosas picaduras en las personas que por desgracia llegan a tener contacto con ellos, y las picaduras de algunas especies de medusas llegan incluso a poner en peligro la vida. La "avispa de mar", *Chironex fleckeri* (*véase* la figura 23-6d), que habita en las aguas del norte de Australia y del sudeste asiático, es la más mortífera de estas especies y pueden crecer hasta aproximadamente 30 cm. La cantidad de veneno presente en una sola de estas avispas de mar podría matar hasta 60 personas, y la víctima de esta picadura grave puede morir en cuestión de minutos.

Muchos corales secretan esqueletos duros

Un grupo de cnidarios, los corales, tiene una especial importancia ecológica (*véase* la figura 23-6c). En muchas especies de coral, los pólipos forman colonias, y cada miembro de la colonia secreta un esqueleto duro de carbonato de calcio. Los esqueletos persisten mucho tiempo después de que muere el organismo, y sirven como base para que otros individuos se adhieran a ellos. El ciclo continúa hasta que, después de miles de años, se forman arrecifes de coral masivos.

Los arrecifes de coral se encuentran en los océanos de aguas templadas y frías. Los arrecifes de agua fría se forman en aguas profundas y, aunque están ampliamente distribuidos, sólo recientemente han llamado la atención de los investigadores, pero todavía no se han estudiado a fondo. Los arrecifes de coral de aguas templadas son más familiares y están restringidos a las claras aguas poco profundas de los trópicos. Aquí, los arrecifes coralinos forman hábitats subacuáticos, los cuales son la base de un ecosistema de asombrosa diversidad, y belleza incomparable.

Los ctenóforos se mueven por medio de cilios

Las aproximadamente 150 especies de *ctenóforos* (Filum Ctenophora) con simetría radial tienen semejanzas superficiales en apariencia con algunos cnidarios, pero forman un linaje evolutivo diferente. La mayoría de los ctenóforos miden menos de 2.5 cm de diámetro, pero algunas especies pueden crecer a más de 1 m de diámetro. Los ctenóforos se mueven mediante cilios, que están ordenados en ocho hileras conocidas como paletas natatorias o peines. Aunque la mayoría de los ctenóforos no tienen color y son transparentes o traslúcidos, la luz que se dispersa por el movimiento de los cilios de los peines puede parecer como ocho coloridos arcos iris siempre cambiantes a lo largo del cuerpo del ctenóforo.

Todos los ctenóforos son carnívoros. La mayoría de las especies flota en aguas costeras o de mar abierto y comen pequeños animales invertebrados (en algunos casos incluidos otros ctenóforos más pequeños), que capturan mediante tentáculos pegajosos. (Los ctenóforos carecen de células punzantes, que caracterizan a los cnidarios.) Casi todos los ctenóforos son hermafroditas; cada individuo libera tanto espermatozoides como óvulos al agua circundante. Los óvulos fecundados flotan libremente en el agua hasta que emergen las larvas y gradualmente se desarrollan hasta llegar a ser ctenóforos adultos.

Los gusanos planos pueden ser parásitos o tener vida independiente

Los *gusanos planos* (Filum Platyhelminthes) hacen honor a su nombre porque tienen una apariencia de listón plano. Muchas de las aproximadamente 20 mil especies de gusanos planos son parásitos (**FIGURA 23-9a**). (Los **parásitos** son organismos que viven dentro en o sobre el cuerpo de otro organismo llamado *huésped*, el cual resulta dañado por esa relación.) Los gusanos planos no parásitos de vida independiente habitan ambientes acuáticos, marinos y terrestres húmedos. Tienden a ser pequeños y pasan desapercibidos (**FIGURA 23-9b**), pero algunos son de color brillante, de diseño espectacular y residentes de los acantilados coralíferos del trópico (**FIGURA 23-9c**).

(a) Trematodo (duela)

(b) Gusano plano de agua dulce

(c) Gusano plano marino

▲ **FIGURA 23-9 Diversidad de gusanos planos** **(a)** Este trematodo (duela) es un ejemplo de gusano plano parásito. **(b)** Las manchas oculares se observan con claridad en la cabeza de este gusano plano que vive libremente en agua dulce. **(c)** Muchos de los gusanos planos que habitan en los arrecifes de coral tropicales son de brillantes colores.

Los gusanos planos pueden reproducirse tanto sexual como asexualmente. Las especies que viven libremente pueden reproducirse al estrangularse alrededor de la mitad de su cuerpo hasta que se dividen en dos mitades, cada una de las cuales regenera la parte que le falta. Todas las especies de gusanos planos se pueden reproducir sexualmente; la mayoría son **hermafroditas**, es decir, poseen tanto órganos sexuales masculinos como femeninos. Esta característica resulta de gran ventaja para los gusanos planos parásitos porque permite a cada gusano reproducirse por medio de la autofecundación, una gran ventaja para un gusano que puede ser el único individuo presente en su huésped.

Los gusanos planos tienen órganos pero carecen del aparato respiratorio y del sistema circulatorio

A diferencia de los cnidarios, los gusanos planos tienen órganos bien desarrollados, en los que los tejidos se agrupan en unidades funcionales. Por ejemplo, la mayoría de los gusanos planos de vida independiente tienen órganos sensoriales, incluidas manchas oculares (*véase* la figura 23-9b) para detectar la luz y la oscuridad, así como células que responden a los estímulos químicos y táctiles. Para procesar información, los gusanos planos tienen en la cabeza grupos de células nerviosas llamadas **ganglios,** que forman un cerebro simple. Unas estructuras neuronales pareadas, llamadas **cordones nerviosos**, transmiten las señales nerviosas hacia los ganglios y desde ellos.

A pesar de la presencia de algunos órganos, los gusanos planos carecen del aparato respiratorio y del sistema circulatorio. En ausencia de un aparato respiratorio, el intercambio de gases se realiza por medio de la difusión directa entre las células corporales y el ambiente. Este modo de respiración es posible gracias al tamaño pequeño y a la forma aplanada del cuerpo de estos gusanos, lo que garantiza que ninguna célula corporal quede muy lejos del ambiente que le rodea. Sin un sistema circulatorio, los nutrimentos pasan directamente desde el tubo digestivo a las células corporales. La cavidad digestiva tiene una estructura ramificada que llega a todas las partes del cuerpo, lo que permite que los nutrimentos ya digeridos se distribuyan entre las células adyacentes. La cavidad digestiva tiene solamente una abertura hacia el exterior, de forma que los desechos no digeridos salen por la misma abertura que también sirve como boca.

Los gusanos planos tienen simetría bilateral

Los gusanos planos tienen simetría bilateral, en vez de simetría radial (*véase* la figura 23-2). Esta configuración corporal y su cefalización correspondiente fomentan el movimiento activo. Los animales con simetría bilateral cefalizados poseen un extremo anterior, que es la primera parte de un animal en movimiento que entra en contacto con el entorno frente a él. En consecuencia, algunos órganos sensoriales están concentrados en la parte anterior del cuerpo, lo que aumenta la sensibilidad del animal para responder adecuadamente a cualquier estímulo que encuentre, por ejemplo, ingerir alimento y retirarse cuando encuentra algún obstáculo.

Algunos gusanos planos son dañinos para los seres humanos

Algunos gusanos planos parásitos pueden infectar a los seres humanos. Por ejemplo, las tenias (*Taenias sp.*) o solitarias pueden infectar a las personas que comen carne de res o de cerdo mal cocida, o pescado infectado por estos gusanos. Las larvas de tenia forman estructuras de latencia encapsuladas, llamadas *quistes*, en los músculos de estos animales. Los quistes eclosionan en el aparato digestivo del ser humano, donde las tenias jóvenes se fijan al revestimiento intestinal. Allí pueden crecer hasta alcanzar longitudes de más de siete metros, absorber los nutrimentos digeridos directamente a través de su superficie externa y, eventualmente, liberar paquetes de huevecillos que son expulsados en las heces del huésped. Si cerdos, vacas o peces ingieren un alimento contaminado con heces humanas infectadas, los huevecillos eclosionan en el aparato digestivo del animal y liberan larvas que horadan los músculos y forman quistes, con lo cual prosigue el ciclo infeccioso (**FIGURA 23-10**).

Otro grupo de gusanos planos parásitos es el de los *trematodos* (*duelas*) (*véase* la figura 23-9a). De éstos, los más devastadores son los trematodos hepáticos (comunes en Asia) y los trematodos sanguíneos, como los que pertenecen al género *Schistosoma*, que causan la enfermedad llamada esquistosomiasis. Al igual que la mayoría de los parásitos, los trematodos tienen un ciclo de vida complejo que incluye un huésped intermedio (un caracol en el caso del *Schistosoma*). Se estima que la esquistosomiasis, frecuente en África y en algunos países de América del Sur, afecta a 200 millones de personas en todo el mundo. Sus síntomas incluyen diarrea, anemia y un posible daño cerebral.

Los anélidos son gusanos segmentados

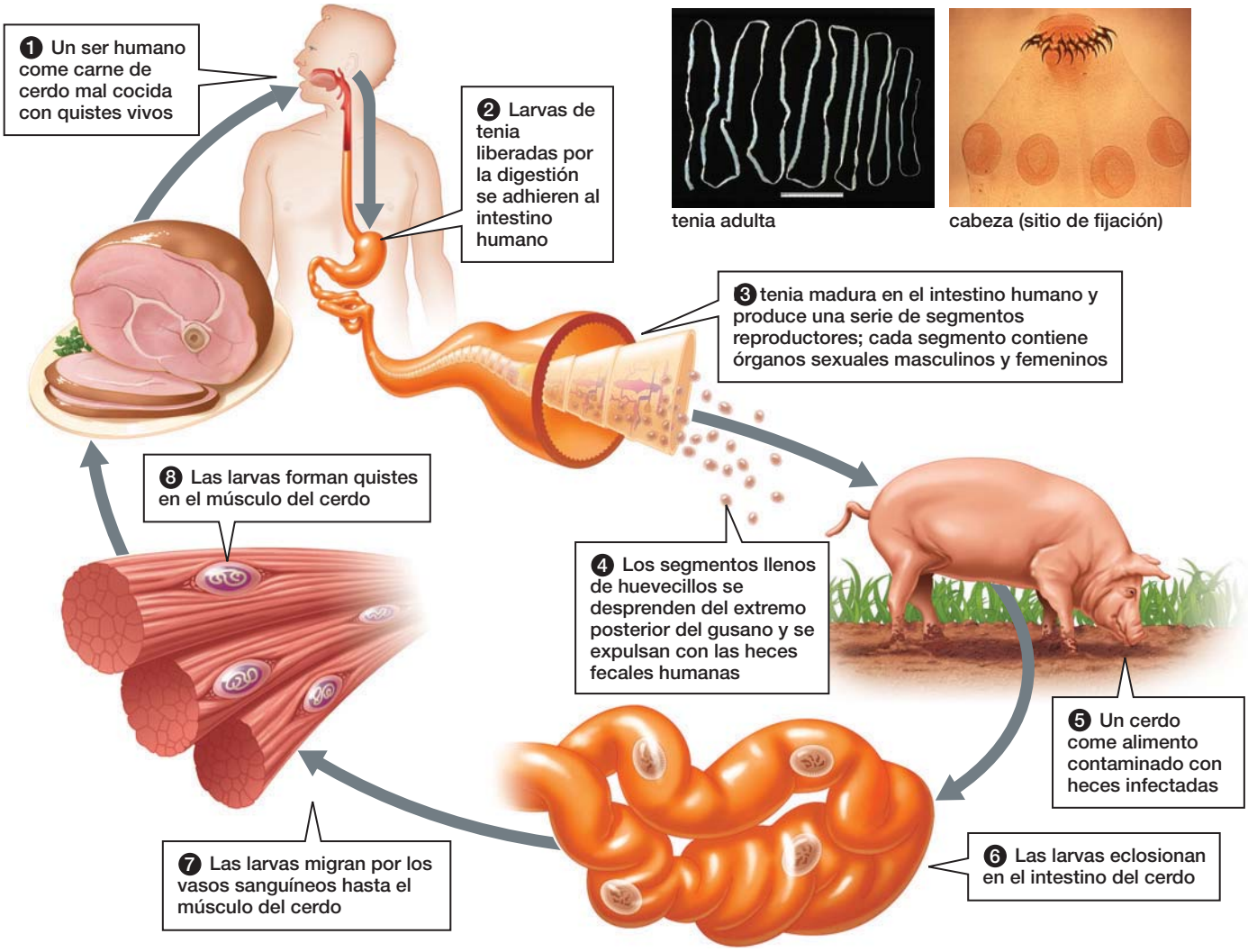
Los cuerpos de los *anélidos* (Filum Annelida) se dividen en una serie de segmentos repetitivos similares. Por fuera, estos segmentos parecen depresiones anulares sobre la superficie. En su interior, la mayoría de los segmentos contienen copias idénticas de nervios, estructuras excretoras y músculos. La **segmentación** es una ventaja para su locomoción, porque los compartimentos corporales están controlados cada uno por músculos independientes que de manera colectiva son capaces de realizar movimientos más complejos de los que podrían lograrse si sólo tuvieran un conjunto de músculos para controlar el cuerpo completo.

La reproducción sexual es común entre los anélidos. Algunas especies son hermafroditas; otras tienen sexos separados. La fecundación puede ser externa o interna. La fecundación externa, en la cual los espermatozoides y los óvulos se liberan al ambiente, se encuentra principalmente en las especies que habitan en el agua. En la fecundación interna, dos individuos copulan y los espermatozoides se transfieren directamente de uno al otro. En las especies hermafroditas, la transferencia de espermatozoides puede ser mutua y cada individuo tanto dona como recibe espermatozoides al otro. Además, algunos anélidos se pueden reproducir asexualmente, por lo común mediante fragmentación en la cual el cuerpo se divide en dos partes, cada una de las cuales regenera la parte que falta.

Los anélidos son celomados y tienen sistemas de órganos

A diferencia de los gusanos planos, los anélidos tienen un celoma verdadero lleno de fluido que está entre la pared corporal y el tubo digestivo (*véase* la figura 23-3a). El fluido no compresible en el celoma de muchos anélidos está confinado por las particiones entre los segmentos y sirven como **esqueleto hidrostático**, una estructura rígida que sirve de apoyo para la actuación de los músculos. El esqueleto hidrostático permite a las lombrices de tierra horadar los suelos.

Los anélidos tienen sistemas de órganos bien desarrollados. Por ejemplo, tienen un **sistema circulatorio cerrado** que distribuye gases y nutrimentos por todo el cuerpo. En los sistemas circulatorios cerrados (incluido el tuyo), la sangre permanece


1 Un ser humano come carne de cerdo mal cocida con quistes vivos
2 Larvas de tenia liberadas por la digestión se adhieren al intestino humano
tenia adulta
cabeza (sitio de fijación)
3 tenia madura en el intestino humano y produce una serie de segmentos reproductores; cada segmento contiene órganos sexuales masculinos y femeninos
4 Los segmentos llenos de huevecillos se desprenden del extremo posterior del gusano y se expulsan con las heces fecales humanas
5 Un cerdo come alimento contaminado con heces infectadas
6 Las larvas eclosionan en el intestino del cerdo
7 Las larvas migran por los vasos sanguíneos hasta el músculo del cerdo
8 Las larvas forman quistes en el músculo del cerdo

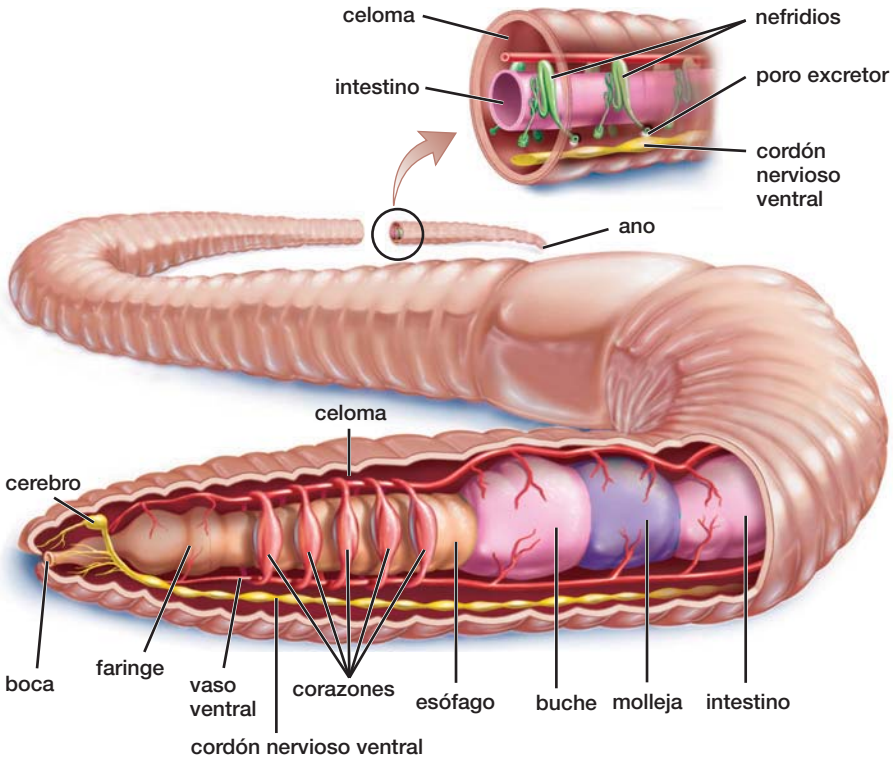
▲ **FIGURA 23-10 Ciclo de vida de la tenia del cerdo doméstico en el ser humano**

PREGUNTA ¿Por qué estas tenias desarrollaron un cuerpo largo y aplanado?

confinada en el corazón y en los vasos sanguíneos. En las lombrices de tierra, por ejemplo, la sangre con hemoglobina portadora de oxígeno es bombeada a través de vasos bien desarrollados por cinco pares de "corazones" (**FIGURA 23-11**), que en realidad son segmentos cortos de vasos sanguíneos especializados que se contraen rítmicamente. La sangre se filtra y los desechos son eliminados por órganos excretores llamados *nefridios* y se expulsan al ambiente a través de pequeños poros. Los nefridios se asemejan a los túbulos individuales del riñón de los vertebrados. El sistema nervioso de los anélidos se compone de un cerebro simple situado en la cabeza y una serie de pares de ganglios segmentarios que se repiten, unidos por un par de cordones nerviosos ventrales que recorren el cuerpo longitudinalmente. El aparato digestivo de los anélidos incluye un intestino tubular que va desde la boca hasta el ano. Este tipo de aparatos digestivos, con dos aberturas y una vía digestiva de una sola dirección, es mucho más eficiente que los aparatos digestivos de una abertura de los cnidarios y de los gusanos planos. La digestión de los anélidos ocurre en una serie de compartimentos, cada uno especializado en una fase diferente del procesamiento del alimento (*véase* la figura 23-11).

Los anélidos incluyen oligoquetos, poliquetos y sanguijuelas

Las 9 mil especies de anélidos caen en tres subgrupos principales: los *oligoquetos*, los *poliquetos* y las *sanguijuelas*. Los oligoquetos incluyen a la conocida lombriz de tierra y sus parientes. Charles Darwin, quizá el más importante de todos los biólogos, según se argumenta, dedicó mucho tiempo al estudio de las lombrices de tierra. Darwin estaba especialmente impresionado con la función que desempeñan en el mejoramiento de la fertilidad de los suelos. Más de un millón de lombrices pueden vivir en una hectárea de tierra, debajo de cuya superficie las lombrices hacen túneles y consumen y excretan partículas de tierra y materia orgánica. Estas actividades ayudan a lograr que el aire y el agua puedan moverse con facilidad a través del suelo y que la materia orgánica se mezcle continuamente con éste, creando así condiciones favorables para el crecimiento de las plantas. Desde el punto de vista de Darwin, la actividad de las lombrices de tierra ha tenido un impacto tan significativo sobre la agricultura que "quizá no existan otros animales que hayan jugado un papel tan importante en la historia del mundo". Sin embargo, el impacto de las lombrices de tierra también puede ser negativo. En algunas áreas de América del Norte, lombrices



▶ **FIGURA 23-11 Un anélido, la lombriz de tierra** Este diagrama muestra una ampliación de los segmentos, muchos de los cuales son unidades similares repetidas, separadas por particiones.

PREGUNTA ¿Qué ventaja tiene un aparato digestivo con dos aberturas en comparación con los aparatos digestivos con una sola abertura (como la de los gusanos planos)?

de tierra invasoras no nativas perturbaron la estructura normal de los suelos forestales y dañaron las plantas forestales nativas.

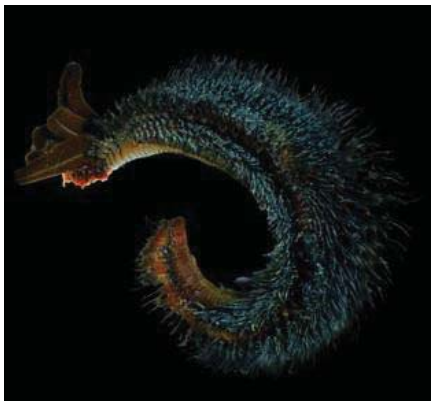
Los poliquetos habitan principalmente en el océano. Algunos poliquetos tienen pares de remos carnosos en la mayoría de sus segmentos, que usan en la locomoción. Otros viven en tubos desde los cuales proyectan branquias plumosas tanto para intercambiar gases como para filtrar el agua y así obtener alimentos microscópicos (**FIGURA 23-12a,b**).

Las sanguijuelas (**FIGURA 23-12c**) viven en agua dulce o en ambientes terrestres húmedos y son o carnívoras o parásitas. Las sanguijuelas carnívoras se alimentan de invertebrados pequeños; las sanguijuelas parásitas chupan la sangre de animales más grandes. Una especie de sanguijuela parásita, la sanguijuela medicinal, se ha convertido en una herramienta de la medicina moderna y recientemente la Food and Drug Administration, FDA (Administración de Alimentos y Medicamentos) de Estados Unidos aprobó su uso como "dispositivo médico" (*véase* la sección "Guardián de la salud: Ayudantes de cirujanos", en la página 434).

La mayoría de los moluscos tienen conchas

Si alguna vez has saboreado un tazón de sopa de almejas, una docena de ostras en su concha o una vieira salteada, entonces estás en deuda con los *moluscos* (Filum Mollusca). Este Filum es muy

(a) Branquias de poliqueto



(b) Poliqueto de mar profundo

(c) Sanguijuela

▲ **FIGURA 23-12 Diversos anélidos** **(a)** Las branquias de color brillante del un anélido poliqueto. El resto del cuerpo del gusano está oculto dentro de un tubo incrustado en el coral que es visible en el fondo. **(b)** Este poliqueto vive cerca de respiraderos en la profundidad del mar, donde la temperatura del agua puede alcanzar 80 ºC. **(c)** Esta sanguijuela, un anélido de agua dulce, muestra numerosos segmentos. Una ventosa rodea su boca, lo que le permite adherirse a su presa.

PREGUNTA ¿Por qué resulta dañada una sanguijuela si se vierte sal sobre ella?

diverso; en términos del número de especies conocidas, los 50 mil moluscos se ubican en segundo lugar (aunque distante) sólo después de los artrópodos. Los moluscos presentan una amplia variedad de estilos de vida, que van desde las formas sésiles como los mejillones que pasan su adultez viviendo en un solo sitio, filtrando microorganismos del agua, a los voraces depredadores activos que habitan en el fondo de los mares, como el calamar gigante. La mayoría de los moluscos están protegidos con conchas duras de carbonato de calcio. Sin embargo, otros carecen de concha. Algunos moluscos sin concha persiguen a sus presas y huyen de los depredadores moviéndose suavemente; otros son incapaces de movimiento rápido, pero están protegidos por cuerpos que incorporan químicos tóxicos o de sabor muy desagradable. Los moluscos, con excepción de algunos caracoles y babosas, habitan en el agua.

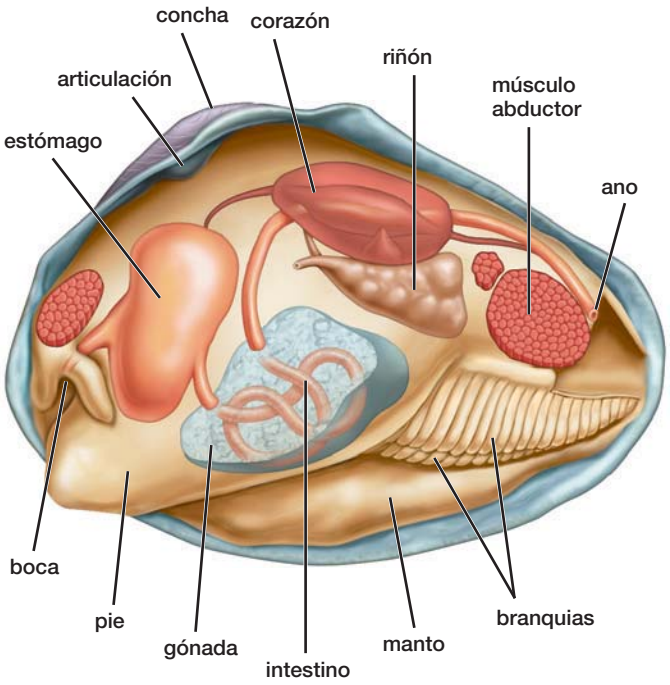
La mayoría de los moluscos tiene un sistema circulatorio abierto

El sistema circulatorio de la mayoría de los moluscos incluye una característica que no se presenta en los anélidos: el **hemoceloma**, o cavidad sanguínea. La sangre se vacía dentro del hemoceloma, donde baña directamente los órganos internos. Este arreglo se conoce como **sistema circulatorio abierto**. Los moluscos tienen un *manto*, una prolongación de la pared corporal que forma una cámara para las branquias y, en las especies con concha, se encarga de secretar esta última (FIGURA 23-13). El sistema nervioso de los moluscos, como el de los anélidos, consiste en ganglios conectados por medio de nervios, pero más ganglios se concentran en el cerebro. La reproducción es sexual, pero algunas especies tienen sexos separados, y otras son hermafroditas. Entre los muchos subgrupos de moluscos, estudiarás tres con más detalle: gasterópodos, bivalvos y cefalópodos.

Los gasterópodos son rastreros de un solo pie

Los caracoles y las babosas, conocidos en conjunto con el nombre de *gasterópodos*, reptan sobre un *pie* muscular, y muchos están protegidos por conchas de muy variadas formas y colores (FIGURA 23-14a). Sin embargo, no todos los gasterópodos poseen concha. Por ejemplo, las babosas de mar carecen de concha, pero sus colores brillantes advierten a los posibles depredadores que son venenosas o tienen un sabor muy desagradable (FIGURA 23-14b).

Los gasterópodos se alimentan por medio de una *rádula*, una banda flexible de tejido cubierto de espinas con la que rasp



▲ **FIGURA 23-13 Un molusco bivalvo** Plano corporal general de una almeja, que muestra el manto, el pie, las branquias, la concha, y otras estructuras que se observan en la mayoría de las especies de moluscos, aunque no en todas. La almeja usa sus músculos abductores para cerrar su concha.

an algas de las rocas o sujetan plantas o presas más grandes. La mayoría de los caracoles respiran por medio de branquias, generalmente encerradas en una cavidad ubicada debajo de la concha. Los gases también se difunden con facilidad a través de la piel de casi todos los gasterópodos. Las pocas especies de gasterópodos que viven en hábitats terrestres (incluidos los destructores caracoles y babosas de jardín) respiran por medio de un pulmón simple.

Los bivalvos se alimentan por filtración

Entre los *bivalvos* se incluyen vieiras, ostras, mejillones y almejas (FIGURA 23-15). Los bivalvos poseen dos conchas unidas por una articulación flexible. Un músculo cierra bruscamente las dos con-

(a) Caracol

(b) Babosa de mar

▲ **FIGURA 23-14 Diversidad de los moluscos gasterópodos** **(a)** El caracol moro (*cepaea nemoralis*), común en Europa, ostenta una concha con rayas de brillante colorido y ojos en la punta de pedúnculos que se retraen instantáneamente si se les toca. **(b)** Los brillantes colores de muchas babosas de mar advierten a los depredadores potenciales que su sabor es desagradable.

Guardián de la salud

Ayudantes de cirujanos

Aunque los animales invertebrados causan o transmiten muchas enfermedades a los seres humanos, algunos hacen una importante contribución a la buena salud de la humanidad. Considera a las sanguijuelas, por ejemplo. Durante más de 2 mil años, los curanderos empleaban estos anélidos parásitos para el tratamiento de gran variedad de enfermedades. Durante buena parte de la historia de la medicina, el tratamiento con sanguijuelas se basaba en la suposición de que estas criaturas chupaban la sangre "contaminada" que se creía era la causa principal de las enfermedades. Sin embargo, al descubrirse la causa verdadera de muchas enfermedades, declinó el uso de las sanguijuelas en la práctica médica. Para el inicio del siglo XX, las sanguijuelas dejaron de formar parte del equipo de la medicina moderna y llegaron a ser símbolo de la ignorancia de una época muy lejana. Sin embargo, en la actualidad, el uso médico de las sanguijuelas tiene un retorno sorpresivo.

Actualmente las sanguijuelas se utilizan para tratar una complicación quirúrgica conocida como insuficiencia venosa. Esta complicación es especialmente común en la cirugía reconstructiva, como la reimplantación de un dedo lesionado o la reparación de un rostro desfigurado. En tales casos, los cirujanos con frecuencia encuentran dificultades para volver a conectar todas las venas que normalmente retirarían la sangre de los tejidos. Con el tiempo, crecerán nuevas venas, pero, mientras tanto, la sangre puede acumularse en el tejido reparado. A menos que se elimine el exceso de sangre, ésta formará coágulos que privarán al tejido del oxígeno y los nutrimientos que necesita para vivir. Por fortuna, las sanguijuelas pueden ayudar. Al aplicarse sobre el área afectada, las sanguijuelas se ponen a trabajar de inmediato y realizan una pequeña incisión indolora y chupan la sangre hasta llenar su estómago. Para ayudarse en su tarea de remoción de la sangre, la saliva de las sanguijuelas contiene una mezcla de sustancias químicas que dilatan los vasos sanguíneos, lo que evita la formación de coágulos. Aunque este compuesto químico de la saliva es una adaptación que ayuda a las sanguijuelas a consumir la sangre con mayor eficiencia, también ayuda al paciente porque acelera el flujo de sangre hacia el tejido dañado. De esta forma, las sanguijuelas brindan un tratamiento efectivo y sin dolor en los casos de insuficiencia venosa, por lo que han vuelto a adquirir importancia como ayudantes médicos para la humanidad.

Otro animal invertebrado que se utiliza en la práctica médica es la mosca azul, o mejor dicho, sus larvas (**FIGURA E23-1**). Las larvas de la mosca azul han probado ser eficaces para tratar heridas y úlceras de tejido muerto y moribundo. Si no se eliminan esos tejidos, pueden interferir con la cicatrización u originar infecciones. Tradicionalmente, los médicos retiran el tejido muerto de las heridas con un bisturí, pero las larvas ofrecen un tratamiento alternativo cada vez más común. En este tratamiento, se aplica a la herida un vendaje que contiene larvas estériles de un día de edad. Las larvas consumen el tejido muerto o moribundo, y secretan enzimas digestivas que no lesionan ni los tejidos ni los huesos sanos. Después de algunos días, las larvas crecen hasta adquirir el tamaño de una semilla de arroz, y luego se retiran. Este tratamiento se repite hasta que la herida está limpia.

▲ **FIGURA E23-1 Las larvas de la mosca azul pueden limpiar las heridas.**

(a) Vieira

(b) Mejillones

▲ **FIGURA 23-15 Diversidad de los moluscos bivalvos** **(a)** Esta vieira separa sus conchas articuladas para permitir el ingreso de agua de la que filtra el alimento. Las manchas azules visibles a lo largo del manto, justo dentro de las conchas superior e inferior, son ojos simples. La concha superior está cubierta con una esponja incrustada. **(b)** Los mejillones se adhieren a las rocas en densos agregados que quedan al descubierto durante la marea baja. Se observan percebes blancos adheridos a las conchas de los mejillones y a la roca de los alrededores.

Estudio de caso continuación

La búsqueda de un monstruo marino

Aunque el calamar gigante es un animal invertebrado muy grande, hay otra especie que es incluso más grande. En 2007, la tripulación de un barco pesquero en las afueras de la costa de Nueva Zelanda capturó accidentalmente un calamar colosal, *Mesonychoteuthis hamiltoni*, que medía 10 metros de largo y pesaba casi media tonelada. La criatura estaba lejos de ser el calamar más pesado medido hasta el momento. Cuando los biólogos disecaron más tarde este espécimen, descubrieron que su pico, aunque grande, en realidad era más pequeño que algunos picos de calamar colosal descubiertos anteriormente en los estómagos de cachalotes. De modo que es probable que los calamares colosales puedan crecer hasta llegar a ser incluso más grandes que los individuos enormes hasta ahora descubiertos, y más grandes que los calamares gigantes vistos hasta la fecha.

chas en respuesta al peligro; este músculo es lo que sirven cuando pides vieiras en un restaurante.

Las almejas utilizan un pie muscular para escarbar en la arena o en el lodo. En los mejillones, que viven adheridos a las rocas, el pie es más pequeño y ayuda a secretar hebras que los anclan a las rocas. Las vieiras carecen de pie y se desplazan mediante una especie de propulsión a chorro que consiguen al batir sus conchas.

Los bivalvos se alimentan por filtración y usan sus branquias como estructuras tanto respiratorias como de alimentación. El agua circula sobre las branquias, las cuales están cubiertas con una capa de moco que atrapa microscópicas partículas de alimento. La agitación de los cilios que recubren las branquias envía el alimento a la boca.

Los cefalópodos son depredadores marinos

Los *cefalópodos* incluyen los pulpos, los nautilos, las jibias (o sepias) y los calamares (**FIGURA 23-16**). Los invertebrados más grandes, el calamar gigante y el calamar colosal, pertenece a este grupo. Todos los cefalópodos son depredadores carnívoros y todos son marinos. En estos moluscos, el pie evolucionó en tentáculos con capacidades sensoriales bien desarrolladas para detectar a sus presas. La presa se sujeta por medio de discos de succión en los tentáculos y puede quedar inmovilizada por un veneno paralizante que existe en la saliva, antes de que las mandíbulas con forma de picos la desgarren.

Los cefalópodos se desplazan con rapidez por medio de propulsión a chorro, la cual se genera mediante la fuerte expulsión de agua desde la cavidad del manto. Los pulpos también pueden recorrer el lecho marino utilizando sus tentáculos como si fueran múltiples patas ondulantes. Los movimientos rápidos y los estilos de vida generalmente activos de los cefalópodos son posibles, en parte, a su sistema circulatorio cerrado. Los cefalópodos son los únicos moluscos con circulación cerrada, que permite transportar oxígeno y nutrimentos con mayor eficiencia que los sistemas circulatorios abiertos.

Los cefalópodos tienen cerebros y sistemas sensoriales altamente desarrollados. Los ojos de los cefalópodos rivalizan en complejidad con los de los seres humanos. El cerebro de los cefalópodos, en especial el del pulpo, es (para un cerebro invertebrado) excepcionalmente grande y complejo. Se encuentra encerrado en un estuche de cartílago parecido a un cráneo y dota al pulpo de capacidades de aprendizaje y memoria muy desarrolladas. En el laboratorio, los pulpos aprenden rápidamente a asociar ciertos símbolos con el alimento y a abrir un frasco con tapa roscada para obtenerlo.

(a) Pulpo

(b) Calamar

(c) Nautilo

▶ **FIGURA 23-16 Diversidad de los moluscos cefalópodos**
(a) Un pulpo se arrastra con rapidez mediante sus ocho tentáculos con ventosas, y puede cambiar el color y la textura de su piel para confundirse con su entorno. En caso de una emergencia, este molusco retrocede impulsándose con el chorro que produce al contraer vigorosamente su manto. Los pulpos y los calamares emiten nubes de tinta de color púrpura oscuro para confundir a los depredadores que los persiguen. **(b)** Un calamar puede moverse al contraer su manto para generar una propulsión a chorro, que empuja al animal hacia atrás en el agua. **(c)** El nautilo con celdas secreta una concha con cámaras internas llenas de gas que le sirven para flotar. Observa sus ojos bien desarrollados y sus tentáculos para capturar presas.

Los artrópodos son los animales más abundantes y diversificados

En términos tanto de número de individuos como de número de especies, ningún otro Fila animal se acerca a los *artrópodos* (Filum Arthropoda), el cual incluye insectos, arácnidos, miriápodos y crustáceos. Se ha descubierto alrededor de un millón de especies de artrópodos, y los científicos estiman que aún hay millones sin descubrir.

Los artrópodos tienen extremidades y un esqueleto externo

Todos los artrópodos tienen extremidades pares articuladas y un **exoesqueleto**, un esqueleto externo que rodea el cuerpo del artrópodo como si fuera una armadura. El exoesqueleto, secretado por la *epidermis* (la capa externa de la piel), está formado principalmente de proteína y un polisacárido llamado *quitina* (*véase* la figura 3-10). Este esqueleto externo brinda protección contra los depredadores y confiere a los artrópodos una agilidad mucho mayor en comparación con la de sus antepasados semejantes a los gusanos. El exoesqueleto proporciona sitios de unión rígidos para los músculos, pero también se vuelve delgado y flexible en las articulaciones, lo que permite el creciente rango de movimiento de las extremidades. Esta combinación de rigidez y flexibilidad hace posible el vuelo del abejorro y las manipulaciones delicadas e intrincadas que la araña ejecuta al tejer su tela (FIGURA 23-17). El exoesqueleto también contribuyó en gran medida a la invasión del hábitat terrestre por los artrópodos al brindar una cubierta impermeable para los tejidos húmedos y delicados, como los que se utilizan para el intercambio de gases. (Los artrópodos fueron los primeros animales terrestres; *véase* la página 329.)

Sin embargo, al igual que una armadura, el exoesqueleto de los artrópodos implica algunos problemas. En primer lugar, puesto que no puede expandirse a medida que el animal crece, periódicamente es necesario desechar, o **mudar**, el exoesqueleto para sustituirlo por uno más grande (FIGURA 23-18). La muda consume energía y deja al animal temporalmente vulnerable hasta que se endurece el nuevo exoesqueleto. El exoesqueleto también es pesado, y su peso aumenta de manera exponencial a medida que el animal crece. No es coincidencia que los artrópodos más grandes sean crustáceos (cangrejos y langostas), cuyo hábitat acuático sostiene gran parte de su peso.

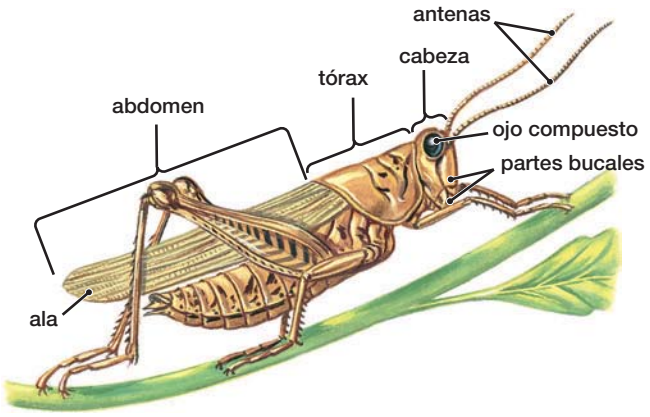
▲ **FIGURA 23-17 El exoesqueleto permite movimientos de precisión** Una araña comienza a envolver en seda al insecto capturado. Estas ágiles manipulaciones son posibles gracias al exoesqueleto y a las extremidades articuladas que son característicos de los artrópodos.

▲ **FIGURA 23-18 Es necesario mudar el exoesqueleto periódicamente** Una cigarra sale de su exoesqueleto que ya le resulta pequeño (izquierda).

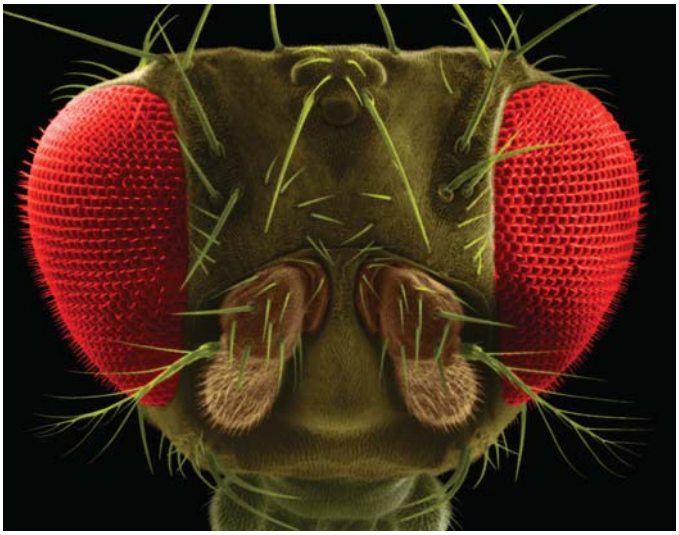
Los artrópodos tienen segmentos especializados y adaptaciones para estilos de vida activos

Los artrópodos están segmentados, pero sus segmentos tienden a ser pocos y especializados para desempeñar diferentes funciones como la percepción del ambiente, la alimentación y el movimiento (FIGURA 23-19). Por ejemplo, en los insectos las estructuras sensoriales y de alimentación se concentran en el segmento anterior, conocido como la *cabeza*, y las estructuras digestivas están confinadas en su mayoría en el *abdomen*, el segmento posterior del animal. Entre la cabeza y el abdomen está el *tórax*, el segmento al que están unidas las estructuras que se usan en la locomoción, como las alas y las patas para caminar.

Se necesita un eficiente intercambio de gases para suministrar suficiente oxígeno a los músculos que hacen posible el vuelo, el nado o la carrera rápidos que muestran muchos artrópodos. En los artrópodos acuáticos, como los crustáceos, el intercambio de gases se hace a través de branquias. En los artrópodos terrestres el intercambio de gases se realiza en los pulmones (en los arácnidos) o por *tráqueas*, tubos respiratorios ramificados en red que se abren



▲ **FIGURA 23-19 En los insectos, los segmentos están fusionados y especializados** Los insectos, como este saltamontes, presentan fusión y especialización de segmentos corporales para formar una cabeza, un tórax y un abdomen definidos. Los segmentos son visibles en el abdomen, debajo de las alas.



▲ **FIGURA 23-20 Los artrópodos poseen ojos compuestos** Esta micrografía electrónica de barrido muestra el ojo compuesto de una mosca de la fruta. Los ojos compuestos consisten de un conjunto de elementos recolectores y sensores de luz cuya orientación brinda al artrópodo un campo de visión amplio. Los insectos tienen una razonable capacidad para formar imágenes y buena discriminación del color.

hacia el ambiente circundante y penetran en todas las partes del cuerpo. La mayoría de los artrópodos tienen sistemas circulatorios abiertos, como los de los moluscos, en los cuales la sangre baña directamente los órganos del hemoceloma (*véase* la figura 32-1a).

La mayoría de los artrópodos poseen sistemas sensorial y nervioso bien desarrollados. El sistema sensorial de los artrópodos con frecuencia incluye **ojos compuestos**, los cuales tienen múltiples detectores de luz (FIGURA 23-20), y agudos sentidos táctiles y químicos. El sistema nervioso de los artrópodos es similar en cuanto a organización al de los anélidos, aunque es más complejo. Consta de un cerebro compuesto de ganglios fusionados y una serie de ganglios adicionales a lo largo del cuerpo, que están vinculados por un cordón nervioso ventral. Este sistema nervioso bien desarrollado, en combinación con habilidades sensoriales avanzadas, permitió la evolución de comportamientos complejos en muchos artrópodos.

Los insectos son los únicos invertebrados voladores

El número de especies descritas de *insectos* es de aproximadamente 850 mil, cerca de tres veces el número total de especies conocidas en todos los otros grupos de animales combinados (FIGURA 23-21). Los insectos tienen un solo par de antenas y tres pares de patas, normalmente complementadas con dos pares de alas. La capacidad de volar de los insectos los distingue de todos los demás invertebrados y ha contribuido a su enorme éxito (FIGURA 23-21c). Como podrá atestiguar cualquiera que haya perseguido infructuosamente a una mosca, el vuelo le ayuda a escapar de los depredadores. Esta facul-

(a) Áfido

(b) Hormiga

(c) Escarabajo de junio

(d) Oruga

◀ **FIGURA 23-21 La diversidad de los insectos** **(a)** El áfido chupa el jugo de las plantas, rico en azúcar. **(b)** La hormiga bala puede infligir una picadura extremadamente dolorosa. **(c)** Un escarabajo de junio exhibe sus dos pares de alas mientras se prepara para levantar el vuelo. Las alas exteriores protegen el abdomen y las alas interiores, que son relativamente delgadas y frágiles. **(d)** Las orugas son formas larvarias de polillas o mariposas. Esta oruga de la palomilla de la seda puede producir sonidos con sus piezas bucales. Los sonidos pueden servir como advertencia a los depredadores de que la oruga tiene mal sabor.

tad también permite al insecto encontrar alimento que se encuentra muy disperso. Los enjambres de langostas pueden viajar 320 kilómetros diariamente en busca de alimento; investigadores siguieron la pista de un enjambre durante un recorrido que totalizó casi 4,800 kilómetros. El vuelo exige un intercambio de gases rápido y eficiente, que los insectos consiguen por medio de tráqueas.

Durante su desarrollo, los insectos sufren una **metamorfosis**, un cambio radical de un cuerpo juvenil a un cuerpo adulto. En los insectos con metamorfosis completa, la etapa inmadura, llamada **larva**, tiene apariencia de gusano (por ejemplo, la larva de la mosca azul o la oruga de una polilla o de una mariposa; FIGURA 23-21d). La larva sale de un huevecillo, crece comiendo con voracidad, muda su exoesqueleto varias veces y luego se convierte en una forma que no se alimenta llamada **pupa**. Encerrada en una cubierta exterior, la pupa realiza un cambio radical de su cuerpo para surgir en su forma adulta con alas. Los adultos se aparean y depositan huevecillos, con lo cual prosigue el ciclo. La metamorfosis puede incluir un cambio de dieta además del cambio de forma, con lo cual se elimina la competencia por el alimento entre adultos y juveniles, y, en ciertos casos, permite al insecto explotar diferentes alimentos cuando son más abundantes. Por ejemplo, una oruga que se alimenta de brotes verdes en la primavera se transforma en una mariposa que chupa néctar de las flores que se abren en el verano. Algunos insectos, como los saltamontes y grillos, experimentan una metamorfosis más gradual (llamada metamorfosis incompleta), eclosionan como juveniles que tienen algún parecido con los adultos y después adquieren poco a poco más rasgos de adulto, a medida que crecen y mudan.

Los biólogos clasifican la asombrosa diversidad de insectos en varias docenas de grupos. Aquí se describirán tres de los más grandes.

Mariposas y polillas Las mariposas y polillas constituyen lo que acaso es el grupo de insectos más llamativo y mejor estudiado de todos. Las alas de hermosos diseños, brillantes y coloridos, a veces iridiscentes, de muchas especies de mariposas y polillas se deben a los pigmentos y a las estructuras que refractan la luz en las escamas que cubren las alas de todos los miembros de este grupo. (Las escamas son una especie de polvo que se pega en la mano cuando sujetas a una mariposa o una polilla.) Las mariposas vuelan principalmente durante el día, y las polillas durante la noche (aunque hay excepciones a esta regla general, como la polilla esfinge parecida al colibrí, a la que a menudo se ve alimentándose de flores durante el día).

La evolución de las mariposas y polillas se ha vinculado estrechamente con la evolución de las plantas con flores. Las mariposas y polillas, en todas las etapas de su vida, se alimentan casi exclusivamente de plantas con flor. Muchas especies de estas plantas dependen de las mariposas y polillas para su polinización.

Abejas, hormigas y avispas Estos insectos son conocidos por muchos por su picadura dolorosa. Muchas especies de este grupo están equipadas con un aguijón con púas que se prolonga desde el abdomen y pueden usar para inyectar veneno a la víctima de una picadura. El veneno puede ser extremadamente tóxico pero, afortunadamente para los seres humanos víctimas de una picadura, cada insecto sólo porta una cantidad muy pequeña. No obstante, a veces la cantidad es suficiente como para causar un dolor considerable. Solamente las hembras tienen aguijón, el cual sirve para defender sus nidos de los depredadores potenciales. Sin embargo, la defensa no es la única función de los aguijones. Muchas avispas, por ejemplo, actúan como parásitos cuando se reproducen: una avispa pone un huevecillo dentro del cuerpo de otra especie, por lo general una oruga de polilla o mariposa, la cual se convierte en el alimento de la larva de la avispa después de su eclosión. Antes de poner su huevecillo, la avispa pica a la oruga y la paraliza.

La conducta social de algunas especies de hormigas y abejas es extraordinariamente intrincada. Tales especies forman colonias muy grandes con una organización compleja en la que los individuos se especializan en tareas específicas como recolección de alimentos, defensa, reproducción y crianza de las larvas. La organización y división del trabajo en estas sociedades de insectos requiere niveles de comunicación y aprendizaje comparables con los de los vertebrados. Las notables tareas que realizan los insectos sociales incluyen la manufactura y el almacenamiento del alimento (miel) en el caso de las abejas, y la "labor agrícola" de las especies de hormigas que cultivan hongos en cámaras subterráneas u "ordeñan" a pulgones al hacer que secreten un líquido nutritivo.

Escarabajos Aproximadamente un tercio de todas las especies de insectos conocidos son escarabajos. Los escarabajos muestran una amplísima variedad de formas, tamaños y estilos de vida. Sin embargo, todos los escarabajos tienen una dura estructura exoesquelética protectora que cubre sus alas. Los escarabajos son responsables de muchas pestes que destruyen las cosechas, como el escarabajo de la papa de Colorado, el gorgojo de los granos y el escarabajo japonés. No obstante, algunos otros, como el escarabajo mariquita, son depredadores que ayudan a controlar las plagas de insectos.

Una de las adaptaciones más impresionantes de este grupo se encuentra en el escarabajo bombardero. Esta especie se defiende de las hormigas y otros enemigos al lanzar un chisguete tóxico desde una estructura en forma de boquilla ubicada en el extremo del abdomen. El escarabajo puede apuntar con precisión este chisguete, el cual sale con una fuerza explosiva a una temperatura superior a los 93 °C. Para evitar dañarse a sí mismo, el escarabajo produce este rocío tóxico sólo cuando lo necesita, al mezclar dos sustancias inocuas.

¿Te has preguntado...

qué insecto causa el piquete más doloroso?

Si alguna vez te ha picado una abeja, sabes que duele. Pero, *¿cuán intenso fue el dolor en relación con otras picaduras?* Por fortuna para los interesados en la respuesta a tal pregunta, el biólogo Justin Schmidt diseñó el índice de dolor de las picaduras, que va de 0 (indoloro) a 4 (dolor máximo) y se basa sobre todo en la propia experiencia del doctor Schmidt con las picaduras, quien ha clasificado a 78 especies hasta ahora. En la escala, una abeja obtiene una calificación de 2, casi igual a la de un avispón cara blanca, pero mayor que el de una abeja de sudor o una hormiga de fuego. Las avispas del papel producen más dolor, con una calificación de casi 3. Sin embargo, el dolor más intenso es el de la picadura de una "halcón de las tarántulas", una avispa del suroeste de Estados Unidos que por lo general utiliza su aguijón para atacar y paralizar tarántulas, que entonces le sirven de alimento a sus larvas. Sin embargo, la picadura más dolorosa de todas pertenece a la hormiga bala, residente de los bosques lluviosos de Centro y Sudamérica (*véase* la figura 23-21b). El piquete de una hormiga bala causa ondas de dolor agudísimo, punzante, ardoroso, que llega a durar hasta 24 horas.

La mayoría de los arácnidos son depredadores carnívoros

Los *arácnidos* comprenden arañas, ácaros, garrapatas y escorpiones (**FIGURA 23-22**). Todos los arácnidos tienen ocho patas para caminar, y la mayoría de ellos son carnívoros. Muchos subsisten a base de una dieta líquida de sangre o de presas predigeridas. Por ejemplo, las arañas, los más numerosos de los arácnidos, primero inmovilizan a su presa con un veneno paralizante. Luego inyectan enzimas digestivas en la indefensa víctima (por lo general un insecto) y chupan el líquido resultante. Los arácnidos respiran por la tráquea, los pulmones, o ambos órganos.

En contraste con los ojos compuestos de insectos y crustáceos, los arácnidos tienen ojos simples, cada uno con una sola lente. La mayoría de las arañas tienen ocho ojos dispuestos de forma tal que ofrecen una vista panorámica de los depredadores y las presas. Los ojos son sensibles al movimiento, y en algunas especies de arañas, en especial las que cazan activamente y que carecen de telaraña, los ojos probablemente forman imágenes. Sin embargo, la mayor parte de la percepción de las arañas no es a través de los ojos, sino de pelo sensorial. Cierto pelo de las arañas es sensible al tacto, lo que les ayuda a percibir las presas, su pareja y el entorno. Otro tipo de pelo es sensible a las sustancias químicas y funciona como órgano del olfato y del gusto. El pelo también responde a vibraciones del aire, del suelo o de la telaraña, lo que permite a las arañas sentir el movimiento cercano que producen los depredadores, las presas u otras arañas.

Entre las características distintivas de las arañas está su producción de hilos de proteína conocidos como seda. Las arañas fabrican seda en unas glándulas especiales situadas en el abdomen y la usan para realizar varias funciones, como tejer la telaraña para atrapar a las presas, envolverlas e inmovilizarlas (*véase* la figura 23-17), construir refugios protectores, hacer capullos para sus huevecillos, y fabricar "líneas de vela" que conectan a la araña con su tela u otra superficie para sostener su cuerpo si llega a caerse. La seda de la araña es una fibra asombrosamente ligera, resistente y elástica. Puede ser más fuerte que un alambre de acero del mismo calibre, y sin embargo es tan elástica como el caucho. Los ingenieros humanos desde hace mucho tiempo tratan de desarrollar una fibra que incorpore esta combinación de resistencia y elasticidad. A pesar de los cuidadosos estudios realizados sobre la estructura de la seda de la araña, el hombre no ha podido fabricar con éxito ninguna sustancia que presente las características de tal fibra. Algunos investigadores han aplicado a este problema técnicas de la biotecnología, al insertar genes de araña que codifican las proteínas de la seda en células de mamíferos o de bacterias que pueden mantenerse en el laboratorio. La meta es producir grandes cantidades de seda.

Los miriápodos tienen muchas patas

Los *miriápodos* incluyen los ciempiés y milpiés, cuya característica más prominente es su abundancia de extremidades (**FIGURA 23-23**). La mayoría de las especies de milpiés tienen entre 100 y 300 extremidades; las especies con mayor número de extremidades pueden tener hasta 750. Los ciempiés no tienen tantas extremidades; una especie típica tiene alrededor de 70, pero algunas especies tienen menos. Tanto ciempiés como milpiés tienen un par de antenas. Las extremidades y antenas de los ciempiés son más largas y más delicadas que las de los milpiés. Los miriápodos tienen ojos muy simples que detectan la luz y la oscuridad, pero no forman imágenes. En algunas especies, el número de ojos es elevado, hasta 200, pero otras especies carecen de ojos por completo. Los miriápodos respiran por medio de la tráquea.

Los miriápodos habitan exclusivamente en entornos terrestres y viven principalmente en la tierra, en la hojarasca o debajo de troncos y piedras. Los ciempiés por lo general son carnívoros,

(a) Araña

(b) Escorpión

(c) Garrapata

▲ **FIGURA 23-22 Diversidad de los arácnidos** **(a)** La tarántula es una de las arañas más grandes, pero relativamente inofensiva. **(b)** Los escorpiones, que habitan en climas cálidos, como el de los desiertos del suroeste de Estados Unidos, paralizan a su presa con el veneno del aguijón que tienen en la punta del abdomen. Pocas especies hacen daño a los seres humanos. **(c)** Garrapatas antes (izquierda) y después de alimentarse de sangre. El exoesqueleto desinflado es flexible y está plegado, lo que permite al animal hincharse grotescamente cuando se alimenta.

(a) Ciempiés

(b) Milpiés

▲ **FIGURA 23-23 Diversidad de los miriápodos** **(a)** Los ciempiés y **(b)** los milpiés son artrópodos nocturnos comunes. Cada segmento del cuerpo de un ciempiés tiene un par de extremidades, mientras que cada segmento de un milpiés tiene dos pares de extremidades.

capturan a su presa (en su mayoría otros artrópodos) con sus extremidades delanteras, las cuales están modificadas como garras filosas que inyectan veneno a la presa. Las mordeduras de los ciempiés grandes son dolorosas para los seres humanos. En contraste, la mayoría de los milpiés no son depredadores, pues se alimentan de vegetación en degradación y detritos. Cuando se les ataca, muchos milpiés se defienden secretando un líquido de olor y sabor muy desagradables.

La mayoría de los crustáceos son acuáticos

Los *crustáceos,* que incluyen cangrejos, langostinos, langostas, camarones y percebes, son los únicos artrópodos cuyos integrantes viven principalmente en el agua (FIGURA 23-24). Los crustáceos varían el tamaño, desde las especies microscópicas que viven en los espacios que hay entre los granos de arena, hasta el más grande de los artrópodos, el cangrejo japonés, cuyas patas miden casi 4 metros de envergadura. Los crustáceos tienen dos pares de antenas sensoriales, pero el resto de sus extremidades varían considerablemente en forma y número, dependiendo del hábitat y modo de vida de la especie. La mayoría de los crustáceos tienen ojos compuestos parecidos a los de los insectos, y casi todos respiran mediante branquias.

Los gusanos redondos abundan y en su mayoría pequeños

Aunque felizmente no te das cuenta de su presencia, los *gusanos redondos* (Filum Nematoda) están en casi todas partes. Los gusa-

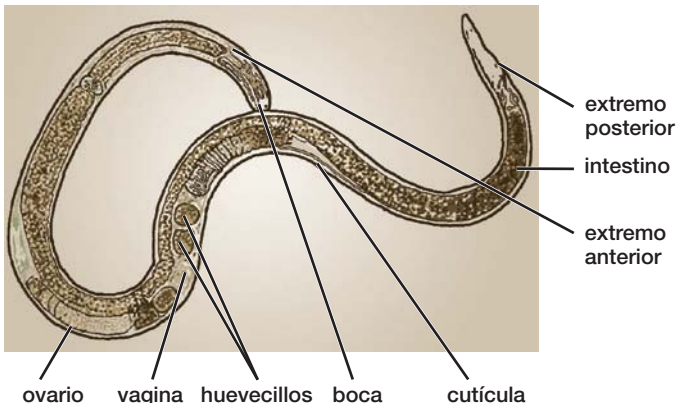
▶ **FIGURA 23-24 Diversidad de los crustáceos** **(a)** La microscópica pulga de agua es común en los estanques de agua dulce. Observa los huevecillos que se desarrollan dentro del cuerpo. **(b)** La cochinilla, que habita en lugares húmedos y oscuros, como debajo de las piedras, hojas y troncos en descomposición, es uno de los pocos crustáceos que lograron invadir tierra firme con éxito. **(c)** El cangrejo ermitaño protege su blando abdomen ocupando una concha de caracol abandonada. **(d)** El percebe cuello de ganso se vale de un tallo resistente y flexible para anclarse a las rocas, botes o incluso animales como las ballenas. Otros tipos de percebes se adhieren mediante conchas que parecen volcanes en miniatura (*véase* la figura 23-15b). Los primeros naturalistas pensaron que los percebes eran moluscos hasta que observaron sus patas articuladas (que aquí se observan extendidas sobre un tronco).

(a) Pulga de agua

(b) Cochinilla

(c) Cangrejo ermitaño

(d) Percebes



▲ **FIGURA 23-25 Un nematodo de agua dulce** En el interior de este nematodo de agua dulce hembra, que se alimenta de algas, se observan los huevecillos.

nos redondos, también llamados *nematodos*, han colonizado casi todo hábitat del planeta y desempeñan un importante papel en la degradación de la materia orgánica. Estos gusanos son extraordinariamente numerosos; una sola manzana podrida puede contener hasta 100 mil nematodos y miles de millones de ellos prosperan en cada hectárea de terreno fértil. Además, casi todas las especies vegetales y animales brindan alojamiento a varias especies de nematodos parásitos.

Además de ser abundantes y omnipresentes, los nematodos son variados. Aunque sólo se ha dado nombre a alrededor de 12 mil especies de gusanos redondos, podrían existir hasta 500 mil. La mayoría son microscópicos, como el que se muestra en la **FIGURA 23-25**, aunque algunas formas parásitas alcanzan hasta un metro de largo.

Los gusanos redondos son pseudocelomados y tienen una estructura corporal simplificada

Los nematodos tienen un arreglo corporal bastante sencillo, con un intestino tubular y un pseudoceloma lleno de fluido que rodea los órganos y forma un esqueleto hidrostático (*véase* la figura 23-3b). Una resistente cutícula inanimada y flexible, que muda en forma periódica, encierra y protege el delgado cuerpo alargado. La muda de los gusanos redondos revela que comparten una herencia evolutiva común con los artrópodos y otros fila de ecdisozoos. Los órganos sensoriales en la cabeza del gusano redondo transmiten información a un "cerebro" simple, compuesto de un anillo nervioso.

Al igual que los gusanos planos, los nematodos carecen de un sistema circulatorio y un aparato respiratorio. Puesto que la mayoría de los nematodos son extremadamente delgados y consumen muy poca energía, la difusión basta para el intercambio de gases y la distribución de nutrimentos. La mayoría de los nematodos se reproducen sexualmente, y los sexos están separados; el macho (usualmente más pequeño) fecunda a la hembra introduciendo espermatozoides en el cuerpo de ésta.

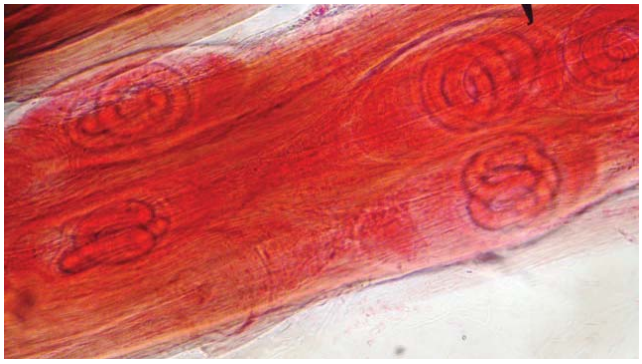
Algunas especies de gusanos redondos son dañinas para los seres humanos

A lo largo de tu vida es probable que alguna vez te conviertas en huésped de una de las 50 especies de gusanos redondos que infectan a los seres humanos. La mayoría de estos gusanos son relativamente inofensivos, pero existen excepciones importantes. Por ejemplo, las larvas del anquilosoma (presentes en el suelo de algunas regiones tropicales) pueden introducirse por los pies humanos, pasar al torrente sanguíneo y llegar al intestino, donde provocan un sangrado continuo. Otro nematodo parásito peligroso, la *Trichinella*, causa la enfermedad llamada triquinosis. Los gusanos *Trichinella* pueden infectar a la gente que ingiere carne de cerdo mal cocida, la cual puede contener hasta 15 mil quistes larvarios por gramo (**FIGURA 23-26a**). Los quistes eclosionan en el aparato digestivo humano e invaden los vasos sanguíneos y los músculos, provocando hemorragias y daño muscular.

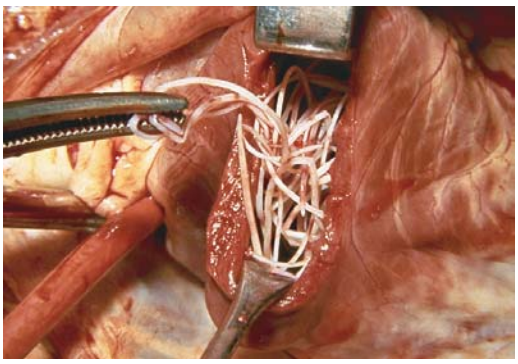
Los nematodos parásitos también representan un peligro para los animales domésticos. Los perros, por ejemplo, son susceptibles a la lombriz del corazón que se transmite por mosquitos (**FIGURA 23-26b**). En el sur de Estados Unidos, y cada vez más en otras partes de ese país, la lombriz del corazón representa una grave amenaza para la salud de las mascotas sin protección.

Los equinodermos tienen un exoesqueleto de carbonato de calcio

Los *equinodermos* (Filum Echinodermata) se encuentran solamente en ambientes marinos, y sus nombres comunes tienden a evocar a sus hábitats de agua salada: dólares de arena, erizos de mar, estrellas de mar, pepinos de mar y lirios marinos (**FIGURA 23-27**). El nombre "equinodermo" (del griego, "piel de puerco espín") se relaciona con las espinas o protuberancias que sobresalen de la piel de la mayoría de los equinodermos. Estas espinas están especial-



(a) ***Trichinella***



(b) Lombrices del corazón

▲ **FIGURA 23-26 Algunos nematodos parásitos** **(a)** Larva del gusano *Trichinella* enquistada en el tejido muscular de un cerdo, donde puede vivir hasta 20 años. **(b)** Lombrices del corazón adultas en el corazón de un perro. Las formas juveniles entran en el torrente sanguíneo, donde pueden ser ingeridas por los mosquitos y transmitidas a otro perro por la picadura de un mosquito infectado.

(a) Pepino de mar (b) Erizo de mar (c) Estrella de mar

▲ **FIGURA 23-27 Diversidad de los equinodermos** **(a)** Un pepino de mar se alimenta con desechos que encuentra en la arena. **(b)** Las espinas del erizo de mar son en realidad extensiones del esqueleto interno. **(c)** La estrella de mar por lo regular tiene cinco brazos.

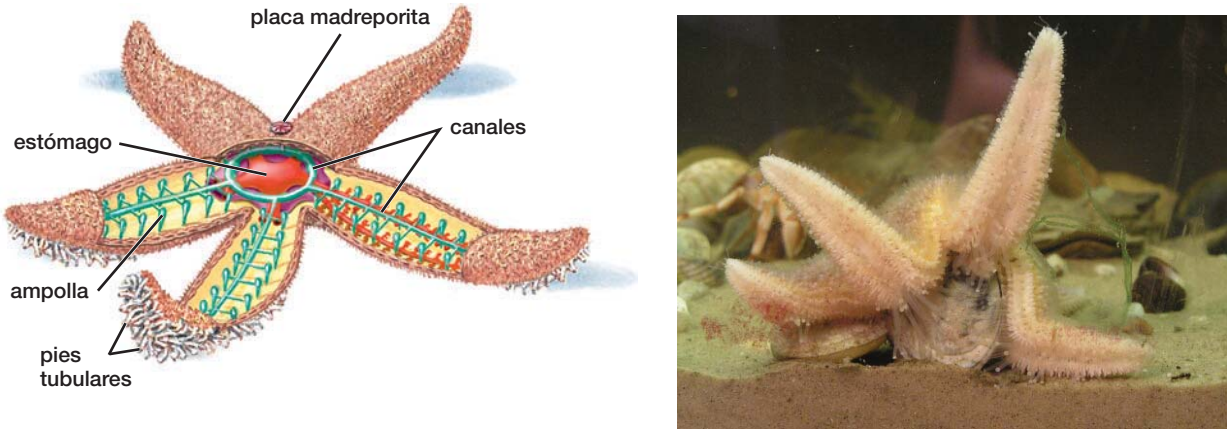
mente bien desarrolladas en los erizos de mar y son mucho más pequeñas en las estrellas de mar y en los pepinos de mar. Las espinas y protuberancias de los equinodermos son en realidad prolongaciones de un **endoesqueleto** (esqueleto interno) formado de placas de carbonato de calcio que están debajo de la piel externa.

Los equinodermos tienen simetría bilateral cuando larvas y simetría radial cuando adultos

Los equinodermos muestran desarrollo de deuterostomos y están vinculados por ascendencia común con los demás fila de deuterostomados, incluidos los cordados (que se describen más adelante). Los deuterostomados forman un grupo de ramas en el árbol evolutivo más grande de los animales con simetría bilateral, pero en los equinodermos ésta se expresa sólo en los embriones y en las larvas que nadan libremente. Un equinodermo adulto, en cambio, tiene simetría radial y carece de cabeza. Esta ausencia de cefalización es congruente con la existencia aletargada de los equinodermos. En su mayoría, los equinodermos se mueven con gran lentitud mientras se alimentan de algas o pequeñas partículas que tamizan de la arena o del agua. Algunos equinodermos son depredadores de movimiento lento. Por ejemplo, las estrellas de mar persiguen a las presas que se desplazan más lentamente que ellas, como los caracoles o almejas.

Los equinodermos tienen un sistema vascular acuífero

Los equinodermos se desplazan sobre numerosos y diminutos *pies tubulares*, unas delicadas protuberancias cilíndricas que se extienden desde la superficie inferior del cuerpo y terminan en una ventosa. Los pies tubulares son parte de un componente exclusivo de los equinodermos, el *sistema vascular acuífero*, que interviene en la locomoción, la respiración y la captura de alimento (**FIGURA 23-28**). El agua de mar ingresa por una abertura (la *placa madreporita*) de la superficie superior del animal y pasa por un canal circular central del cual parten varios canales radiales. Estos canales llevan agua a los pies tubulares, cada uno de los cuales está controlado por un bulbo exprimidor muscular conocido como *ampolla*. La con-



(a) Plan corporal de una estrella de mar (b) Estrella de mar al consumir un mejillón

▲ **FIGURA 23-28 Sistema vascular acuífero de los equinodermos** **(a)** La presión cambiante dentro de sistema vascular acuoso lleno con agua de mar extiende o contrae los pies tubulares. **(b)** La estrella de mar suele alimentarse de moluscos como mejillones. Para alimentarse, la estrella de mar adhiere muchos pies tubulares a las conchas del mejillón y tira de ellas fuertemente. Después, la estrella de mar voltea de adentro hacia fuera el delicado tejido de su estómago, extendiéndolo a través de su boca ventral situada en el centro. Una abertura de las conchas del mejillón de menos de un milímetro es suficiente para que el estómago pueda comenzar a entrar. Una vez que lo consigue, el tejido estomacal secreta enzimas digestivas que debilitan al molusco, haciendo que se abra aún más. El alimento parcialmente digerido es transportado a la parte superior del estómago, donde se completa la digestión.

tracción del bulbo empuja agua hacia el interior del pie tubular, provocando que éste se extienda. La ventosa se puede presionar contra el lecho marino o algún objeto comestible, al cual se adhiere firmemente hasta que se libera su presión interna.

Algunos sistemas de órganos en los equinodermos están simplificados

Los equinodermos tienen un sistema nervioso relativamente simple, sin cerebro definido. Sus movimientos son coordinados sin mucha precisión por un sistema consistente en un anillo nervioso que circunda el esófago, nervios radiales hacia el resto del cuerpo y una red nerviosa a través de la epidermis. En las estrellas de mar, unos receptores simples de luz y sustancias químicas se concentran en las puntas de los brazos y hay células sensoriales dispersas por toda la piel. En algunas especies de estrellas de mar, los receptores de luz están asociados con lentes diminutos, más pequeños que el grosor de un cabello humano, que captan la luz y la enfocan hacia receptores. La calidad óptica de estas "microlentes" es excelente, muy superior a la de cualquier lente del mismo tamaño fabricada por el hombre.

Los equinodermos carecen de sistema circulatorio, aunque el movimiento del líquido en su bien desarrollado celoma cumple esta función. El intercambio de gases tiene lugar a través de los pies tubulares y, en ciertas formas, mediante numerosas y pequeñísimas "branquias cutáneas" que se proyectan a través de la epidermis. La mayoría de las especies tienen sexos separados y se reproducen liberando espermatozoides y óvulos en el agua, donde se lleva a cabo la fecundación.

Muchos equinodermos tienen la facultad de regenerar partes corporales que han perdido, y esta capacidad de regeneración es especialmente notable en las estrellas de mar. De hecho, un solo brazo de estrella de mar es capaz de transformarse en un animal completo, siempre y cuando esté unido a un fragmento del cuerpo central. Antes de que esta facultad se conociera ampliamente, los pescadores de mejillones con frecuencia trataban de eliminar las estrellas de mar que atacaban los criaderos de mejillones partiéndolas en pedazos y lanzándolos al mar. Por supuesto, su estrategia resultó contraproducente.

Los cordados incluyen a los vertebrados

Los *cordados* (Filum Chordata) incluyen a los animales vertebrados y también a algunos grupos de invertebrados, como los tunicados y los anfioxos. Estos cordados invertebrados y sus parientes se estudiarán en el capítulo 24.

Estudio de caso otro vistazo

La búsqueda de un monstruo marino

La búsqueda emprendida por Clyde Roper de un calamar gigante le condujo a organizar tres grandes expediciones. En la primera buscó en aguas cercanas a las islas Azores en el Atlántico. Puesto que los cachalotes cazan a los calamares gigantes, Roper pensó que así los cachalotes podrían conducirlo hacia los calamares. Para poner a prueba esta idea, él y su equipo fijaron cámaras de video en los cachalotes, lo que permitió a los científicos observar lo que los cachalotes veían. Estos "animales camarógrafos" revelaron una gran cantidad de nueva información acerca del comportamiento de los cachalotes pero, por desgracia, no obtuvieron ninguna pista de calamares gigantes.

La siguiente expedición de Roper se llevó a cabo en el cañón Kaikoura, una zona de aguas muy profundas (mil metros) frente a las costas de Nueva Zelanda. Los científicos escogieron este lugar porque botes de pesca de mar abierto habían capturado hacía poco varios calamares gigantes en los alrededores. Nuevamente colocaron cámaras en los cachalotes; pero esta vez las cámaras móviles se complementaron con una cámara fija, a la que le colocaron carnada, y un submarino no tripulado controlado por medios electrónicos. Sin embargo, tampoco esta gran inversión de tiempo, dinero y equipo permitió avistar calamares gigantes.

Algunos años después, Roper formó un equipo de científicos y regresó al cañón Kaikoura. En esta ocasión el grupo pudo utilizar el Deep Rover, un submarino para un solo tripulante, que podía transportar a un observador hasta una profundidad de casi 700 metros. Los científicos usaron el Deep Rover para explorar el cañón y seguir a los cachalotes con la esperanza de que los enormes mamíferos le guiaran al calamar gigante. Desafortunadamente, el equipo fracasó de nuevo pues no pudo encontrar ningún calamar gigante.

Aunque Roper ha seguido con su búsqueda del calamar gigante con una insistencia extraordinaria, no es el único en tratar de darle aunque sea un vistazo a esta criatura (**FIGURA 23-29**). Otros equipos de investigadores también han buscado al calamar gigante, y fue uno de estos grupos el que finalmente obtuvo la primera (y hasta el momento única) grabación del calamar gigante en vivo. Los investigadores, trabajando fuera de las costas de Japón, colocaron una cámara de video en una larga línea de pesca con una carnada en la punta. Las largas horas de arrastrar la línea a través del agua, a una profundidad de 900 metros, finalmente fueron recompensadas con imágenes de un calamar gigante que atacaba la carnada.

Considera esto

Steve O'Shea, otro científico interesado en el calamar gigante, capturó algunos calamares gigantes juveniles en 2002. Los pequeños animales, de tan sólo unos pocos milímetros de largo, sobrevivieron en cautiverio durante algunas horas, pero su identidad como calamares gigantes se confirmó al comparar su ADN con el de especímenes adultos preservados. O'Shea cree que, con más investigación y experiencia, aprenderá a criar los ejemplares jóvenes hasta que lleguen a la adultez. Puesto que los fondos destinados a la investigación son limitados, ¿cuál enfoque es el mejor? ¿se aprendería más viendo al calamar gigante en su estado natural en las profundidades de los océanos, o capturando pequeños juveniles en la superficie de los mares para criarlos en el laboratorio?

▶ **FIGURA 23-29 Un calamar gigante** De izquierda a derecha: Mike Clyde F.E. Roper y Charles Beggs examinando un espécimen muerto de calamar gigante.

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

23.1 ¿Cuáles son las principales características de los animales?

Los animales son organismos multicelulares que se reproducen sexualmente y adquieren su energía al consumir otros organismos. La mayoría de los animales pueden percibir y reaccionar rápidamente a los estímulos ambientales y tienen motilidad en cierta etapa de su vida. Sus células carecen de pared celular.

23.2 ¿Qué características anatómicas marcan puntos de bifurcación en el árbol evolutivo de los animales?

Los primeros animales no tenían tejidos, una característica que conservan las esponjas modernas. Todos los demás animales modernos tienen tejidos. Los animales con tejidos pueden dividirse en grupos con simetría radial y con simetría bilateral. Durante el desarrollo embrionario, los animales con simetría radial tienen dos capas germinales; los animales con simetría bilateral tienen tres. Los animales con simetría bilateral también tienden a concentrar sus órganos sensoriales y grupos de neuronas en la cabeza, un proceso llamado cefalización. Los fila con simetría bilateral pueden dividirse en dos grupos principales, uno de los cuales presenta el desarrollo de protostomía, y el otro presenta el desarrollo de deuterostomía. A su vez, los fila de los protostomados puede dividirse en ecdisozoos y lofotrocozoos. Algunos fila de animales con simetría bilateral carecen de cavidades corporales, pero la mayoría de ellos tienen o pseudocelomas o celomas verdaderos.

23.3 ¿Cuáles son los principales fila de animales?

Los cuerpos de las esponjas (Filum Porifera) por lo general tienen forma irregular y son sésiles. Las esponjas tienen relativamente pocos tipos de células. A pesar de la división del trabajo entre los tipos de células, hay poca coordinación de la actividad. Las esponjas carecen de los músculos y los nervios necesarios para la coordinación del movimiento, y la digestión ocurre exclusivamente dentro de las células individuales.

Las *hydras*, anémonas y medusas (Filum Cnidaria) tienen tejidos. Una sencilla red de células nerviosas dirige la actividad de las células contráctiles, lo que permite la coordinación de los movimientos. La digestión es extracelular y ocurre en una cavidad gastrovascular central con una sola abertura. Los cnidarios muestran simetría radial, una adaptación tanto a la vida de flotación libre de la medusa como a la existencia sedentaria del pólipo.

Los gusanos planos (Filum Platyhelminthes) tienen una cabeza distintiva con órganos sensoriales y un cerebro sencillo. Un sistema de canales que forma una red a través del cuerpo ayuda a la excreción. Los gusanos planos carecen de cavidad corporal.

Los gusanos segmentados (Filum Annelida) son los más complejos, con un sistema circulatorio cerrado bien desarrollado y órganos excretores que se asemejan a la unidad básica del riñón de los vertebrados. Los gusanos segmentados tienen un aparato digestivo de compartimentos, como el de los vertebrados, que procesan el alimento en secuencia. Los anélidos tienen también un celoma verdadero, un espacio lleno de fluido, entre la pared corporal y los órganos internos.

Los caracoles, las almejas y los calamares (Filum Mollusca) carecen de esqueleto; algunas formas protegen el suave y húmedo cuerpo muscular con una sola concha (muchos gasterópodos y algunos cefalópodos) o con un par de conchas articuladas (los bivalvos). La carencia de una cubierta exterior impermeable y hermética limita a este filum a hábitats acuáticos y terrestres húmedos. Aunque el cuerpo de los gasterópodos y los bivalvos limita la complejidad de su comportamiento, los tentáculos de los cefalópodos son capaces de movimientos controlados con precisión. El pulpo posee el cerebro más complejo y la capacidad de aprendizaje más desarrollada de cualquier invertebrado.

Los artrópodos (Filum Arthropoda), insectos, arácnidos, milpiés y ciempiés, y crustáceos son los animales más diversos y abundantes sobre la Tierra. Han invadido casi todo hábitat terrestre y acuático disponible. Sus extremidades articuladas y sistemas nerviosos bien desarrollados hacen posible un comportamento complejo bien coordinado. El exoesqueleto (que conserva el agua y brinda soporte) y estructuras respiratorias especializadas (que permanecen húmedas y protegidas) permiten a los insectos y arácnidos habitar en terrenos secos. La diversificación de los insectos es aún mayor por su capacidad para volar. Los crustáceos, que incluyen los artrópodos más grandes, están restringidos a los hábitats húmedos, generalmente acuáticos, y respiran por medio de branquias.

Los gusanos redondos pseudocelomados (Filum Nematoda) poseen boca y ano separados, y una capa cuticular que mudan.

Las estrellas de mar, los erizos de mar y los pepinos de mar (Filum Echinodermata) son un grupo exclusivamente marino. Al igual que otros invertebrados y cordados complejos, las larvas de los equinodermos tienen simetría bilateral; sin embargo, los adultos muestran simetría radial. Esto, además de un sistema nervioso primitivo que carece de cerebro, los adapta a una existencia relativamente sedentaria. El cuerpo de los equinodermos está sostenido por un esqueleto interno inanimado que proyecta extensiones a través de la piel. El sistema vascular acuífero, que interviene en la locomoción, alimentación y respiración, es una característica exclusiva de los equinodermos.

Los cordados (Filum Chordata) incluye dos grupos de invertebrados, los anfioxos y tunicados, así como a los vertebrados.

Términos clave

cefalización *423*
celoma *423*
cordón nervioso *430*
deuterostomía *423*
ectodermo *422*
endodermo *422*
endoesqueleto *442*
esqueleto hidrostático *430*
exoesqueleto *436*
ganglio *430*
gemación *424*
hemoceloma *433*
hermafrodita *430*
invertebrado *424*
larva *438*
mesodermo *422*
metamorfosis *438*
mudar *436*
ojo compuesto *437*
parásito *429*
protostomía *423*
pseudoceloma *423*
pupa *438*
segmentación *430*
simetría bilateral *422*
simetría radial *421*
sistema circulatorio abierto *433*
sistema circulatorio cerrado *430*
tejido *421*
vertebrado *424*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Los animales con simetría bilateral tienen _____ capas de tejido embrionario, conocidas como _____ y _____. Los animales con simetría radial tienen _____ capas de tejido; carecen de la capa _____.
2. Los animales que tienen un extremo anterior y uno posterior se dice que son _____. El extremo anterior de dichos animales con frecuencia contiene estructuras que se usan para _____ y _____. Los animales celomados presentan una cavidad _____ completamente revestida con tejidos derivados del _____.
3. Los lofotrocozoos y ecdisozoos (animales que mudan) son dos grandes clados de animales que presentan desarrollo _____. El otro tipo principal de desarrollo que se encuentra en los animales bilaterales se conoce como desarrollo _____ y está presente en _____ y _____.
4. Los animales que carecen de espina dorsal se describen como _____; los que poseen espina dorsal son _____. La gran mayoría de los todos los animales caen, ¿en cuál de estos dos grupos? _____. Los únicos animales que carecen de tejidos son _____, cuyos cuerpos parecen una colonia de _____. Las anémonas de mar y los corales son _____. Las lombrices del corazón y las sanguijuelas son _____.
5. Los tres grandes grupos dentro de los moluscos son las almejas y vieiras de dos conchas llamados _____, los caracoles y babosas que se arrastran en un pie llamados _____; y los calamares y pulpos con tentáculos llamados _____. Los miembros del filum más grande de animales se llaman _____. Tres grupos importantes dentro de este filum son los _____ de seis patas, con frecuencia voladores; las arañas y ácaros de ocho patas llamados _____, y los _____ principalmente acuáticos.
6. Los fila que integran animales con cuerpos segmentados incluyen _____ y _____. En un sistema _____, la sangre está confinada a vasos sanguíneos. En un sistema _____, la sangre baña los órganos internos dentro de una cavidad llamada _____.
7. Para cada una de las siguientes estructuras distintivas, menciona el grupo animal en el que se encuentra: manto: _____; cnidocito: _____; sistema vascular acuoso: _____; extremidades articulados pareados: _____.

Preguntas de repaso

1. Elabora una lista de las características que distinguen a cada uno de los fila explicados en este capítulo, y da un ejemplo de cada uno.
2. Describe brevemente cada una de las siguientes adaptaciones y explica su importancia adaptativa: simetría bilateral, cefalización, sistema circulatorio cerrado, celoma, simetría radial, segmentación.
3. Describe y compara los aparatos respiratorios en los tres principales grupos de artrópodos.
4. Describe las ventajas y desventajas del exoesqueleto de los artrópodos.
5. Indica en cuál de los tres principales grupos de moluscos se presenta cada una de las siguientes características:
   a. dos conchas
   b. una rádula
   c. tentáculos
   d. algunos miembros sésiles
   e. los cerebros más desarrollados
   f. numerosos ojos
6. Menciona tres funciones del sistema vascular acuífero de los equinodermos.
7. La simetría radial es una adaptación, ¿a qué modo de vida? ¿Y la simetría bilateral?

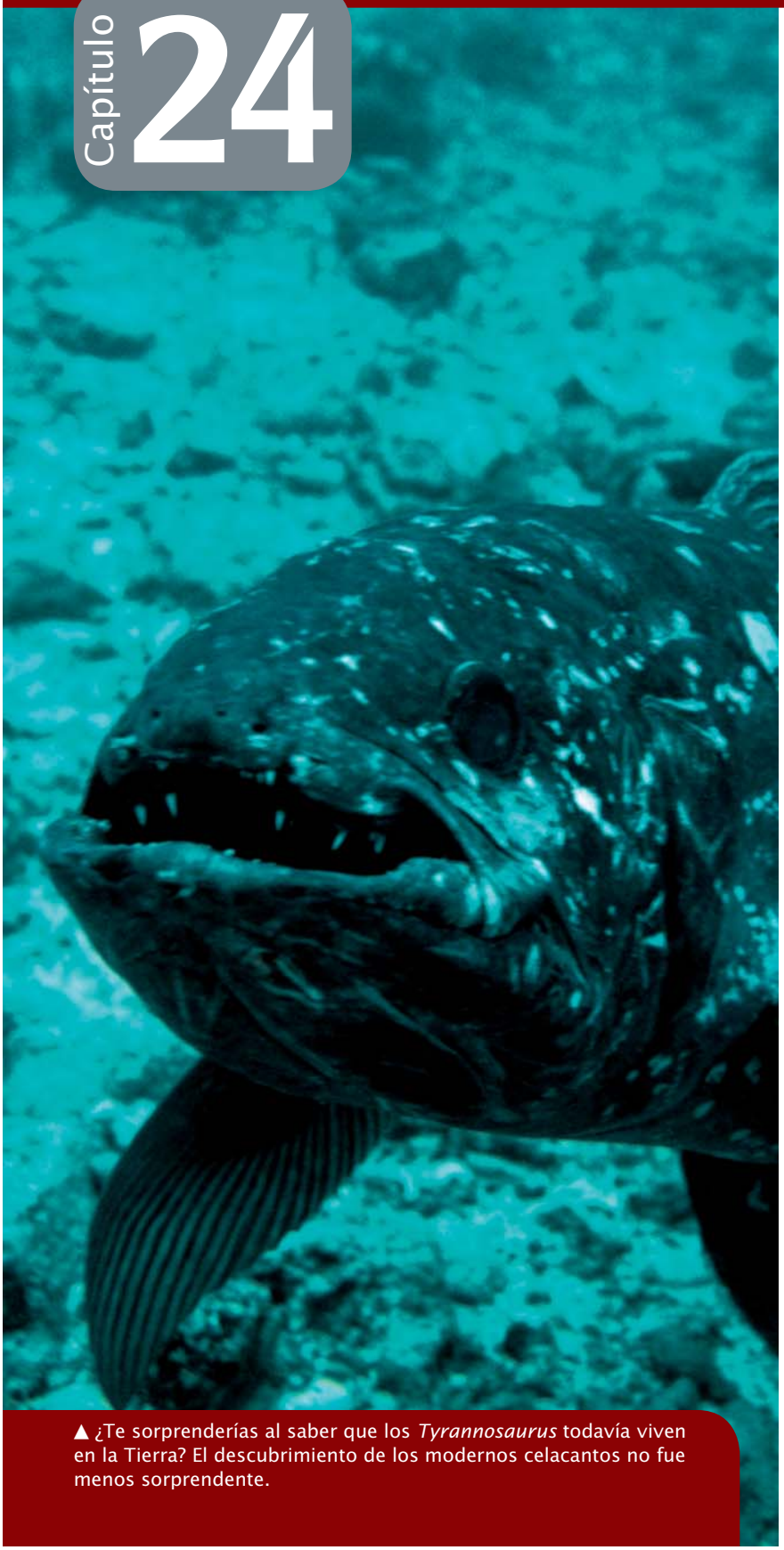
Aplicación de conceptos

1. **BioÉtica** Los insectos son el grupo más grande de animales sobre la Tierra. La diversidad de los insectos es mayor en los trópicos, donde la destrucción del hábitat y la extinción de las especies ocurre a un ritmo alarmante. ¿Qué argumentos biológicos, económicos y éticos utilizarías para persuadir a las personas y a los gobiernos para conservar esta diversidad biológica?
2. Explica cuando menos tres formas en que la capacidad para volar contribuyó al éxito y la diversidad de los insectos.
3. Discute y defiende los atributos que usarías para definir el éxito biológico entre los animales. ¿Los seres humanos son un éxito biológico según esos criterios? ¿Por qué?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Diversidad animal II: vertebrados

Capítulo 24



▲ ¿Te sorprenderías al saber que los *Tyrannosaurus* todavía viven en la Tierra? El descubrimiento de los modernos celacantos no fue menos sorprendente.

Estudio de caso

Historia de un pez

EL 22 DE DICIEMBRE DE 1938, Marjorie Courtney-Latimer recibió una llamada telefónica que la llevaría a uno de los descubrimientos más espectaculares en la historia de la biología. La llamada era de un pescador de la localidad a quien Courtney-Latimer, la curadora de un pequeño museo en Sudáfrica, había encargado que reuniera algunos especímenes de peces para el museo. Su bote acababa de regresar de un viaje y esperaba en el muelle de la población. Courtney-Latimer se dirigió al muelle donde estaba anclado el bote y empezó a buscar entre los pescados que estaban colocados sobre la cubierta. Más tarde, ella escribiría lo siguiente: "Observé una aleta azul que sobresalía del montón de pescados. Saqué el ejemplar y ¡qué sorpresa, era el pescado más hermoso que jamás hubiera visto!" Además de su belleza, el pescado presentaba características extrañas, incluidas aletas gruesas y lobulares, a diferencia de las aletas de cualquiera otra especie viva.

Courtney-Latimer no reconoció al extraño pescado, pero sabía que era inusual. Trató de encontrar un sitio para refrigerarlo, pero en esta población tan pequeña no pudo encontrar un comercio que tuviera un refrigerador grande y que quisiera guardarlo. Al final, sólo pudo salvar la piel. Sin desánimo, realizó algunos dibujos del ejemplar y los utilizó para tratar de identificarlo. Para su sorpresa, la criatura no se parecía a ninguna otra especie conocida que habitara en aguas sudafricanas, pero se parecía a los miembros de una familia de peces conocidos como celacantos. El único problema con esta evaluación era que los celacantos eran reconocidos sólo como fósiles. Los fósiles más primitivos de celacantos se encontraron en rocas que tenían 400 millones de años de antigüedad y, como todos sabían, ¡este grupo se había extinguido hacía unos 80 millones de años!

Un tanto desconcertada, Courtney-Latimer envió sus dibujos a J.L.B. Smith, un ictiólogo de la Universidad de Rhodes. Smith se asombró al ver los dibujos y más tarde escribió: "Parecía como si una bomba hubiera estallado en mi cerebro". Aunque amargamente desilusionado de que los huesos y los órganos internos del ejemplar se hubieran perdido, Smith solicitó ver la piel conservada en refrigeración. Finalmente, confirmó la asombrosa noticia de que los celacantos todavía nadaban en las aguas de la Tierra.

De un vistazo

Estudio de caso Historia de un pez

24.1 ¿Cuáles son las características distintivas de los cordados?

Todos los cordados comparten cuatro estructuras distintivas

24.2 ¿Cuáles clados constituyen a los cordados?

Los anfioxos son organismos marinos que se alimentan por filtración
Los tunicados incluyen ascidias y sálpidos marinos
Los craneados tienen cráneo
Estudio de caso continuación Historia de un pez

24.3 ¿Cuáles son los principales grupos de vertebrados?

Algunas lampreas son parásitos de los peces
Los peces cartilaginosos son depredadores marinos
Los peces con aletas radiadas son los vertebrados más diversos
Los celacantos y los peces pulmonados tienen aletas lobuladas
Los anfibios tienen una doble vida
Los reptiles están adaptados para la vida en tierra firme
Guardián de la Tierra Ranas en peligro
Los mamíferos amamantan a su descendencia
Estudio de caso otro vistazo Historia de un pez

24.1 ¿CUÁLES SON LAS CARACTERÍSTICAS DISTINTIVAS DE LOS CORDADOS?

Los seres humanos son miembros del Filum Chordata (**FIGURA 24-1**), que incluye no sólo a los demás animales óseos, como las aves y los monos, sino también a los tunicados (ascidias) y a pequeñas criaturas con forma de pez llamados anfioxos. ¿Qué características comparten los seres humanos con estas criaturas que parecen tan diferentes?

Todos los cordados comparten cuatro estructuras distintivas

Todos los cordados presentan desarrollo de deuterostoma (que es también una característica de los equinodermos; *véanse* las páginas 423-424) y además están unidos por cuatro características que todos poseen en cierta etapa de su vida: un cordón nervioso dorsal, un notocordio, hendiduras branquiales faríngeas y una cola post-anal.

Cordón nervioso dorsal

El **cordón nervioso** de los cordados está sobre el aparato digestivo, que se extiende a lo largo de la porción dorsal (superior) del cuerpo. En contraste, los cordones nerviosos de los demás animales están en posición ventral, debajo del tubo digestivo (*véase* la figura 23-11). El cordón nervioso de un cordado es hueco, su centro está lleno con fluido en lugar de tejido nervioso. Durante el desarrollo embrionario de los cordados, el cordón nervioso desarrolla un engrosamiento en su extremo anterior que se convierte en el cerebro.

Notocordio

El **notocordio** es un cilindro rígido pero flexible que se extiende a lo largo del cuerpo, situado entre el tubo digestivo y el cordón nervioso. Brinda sostén al cuerpo y un punto de sujeción para los músculos. En muchos cordados, el notocordio está presente sólo durante las etapas tempranas del desarrollo y desaparece cuando se forma el esqueleto.

Hendiduras branquiales faríngeas

Las **hendiduras branquiales faríngeas** están situadas en la faringe (la cavidad que está detrás de la boca). En algunos cordados las hendiduras forman aberturas funcionales para branquias (órganos para el intercambio de gases en el agua); en otros sólo aparecen como surcos durante una etapa temprana del desarrollo.

Cola post-anal

La **cola post-anal** es una extensión posterior del cuerpo de un cordado que se extiende más allá del ano y contiene tejido muscular y la porción más distal del cordón nervioso. Otros animales carecen de este tipo de cola.

Esta lista de estructuras características de los cordados podría parecer extraña porque, aunque los seres humanos son cordados, a primera vista parecería que carecen de todas las características, con excepción del cordón nervioso. Pero las relaciones evolutivas a veces se ven con más claridad durante las etapas tempranas del desarrollo, y es durante la vida embrionaria que el ser humano desarrolla, y posteriormente pierde, el notocordio, las hendiduras branquiales y la cola (**FIGURA 24-2**).

24.2 ¿CUÁLES CLADOS CONSTITUYEN A LOS CORDADOS?

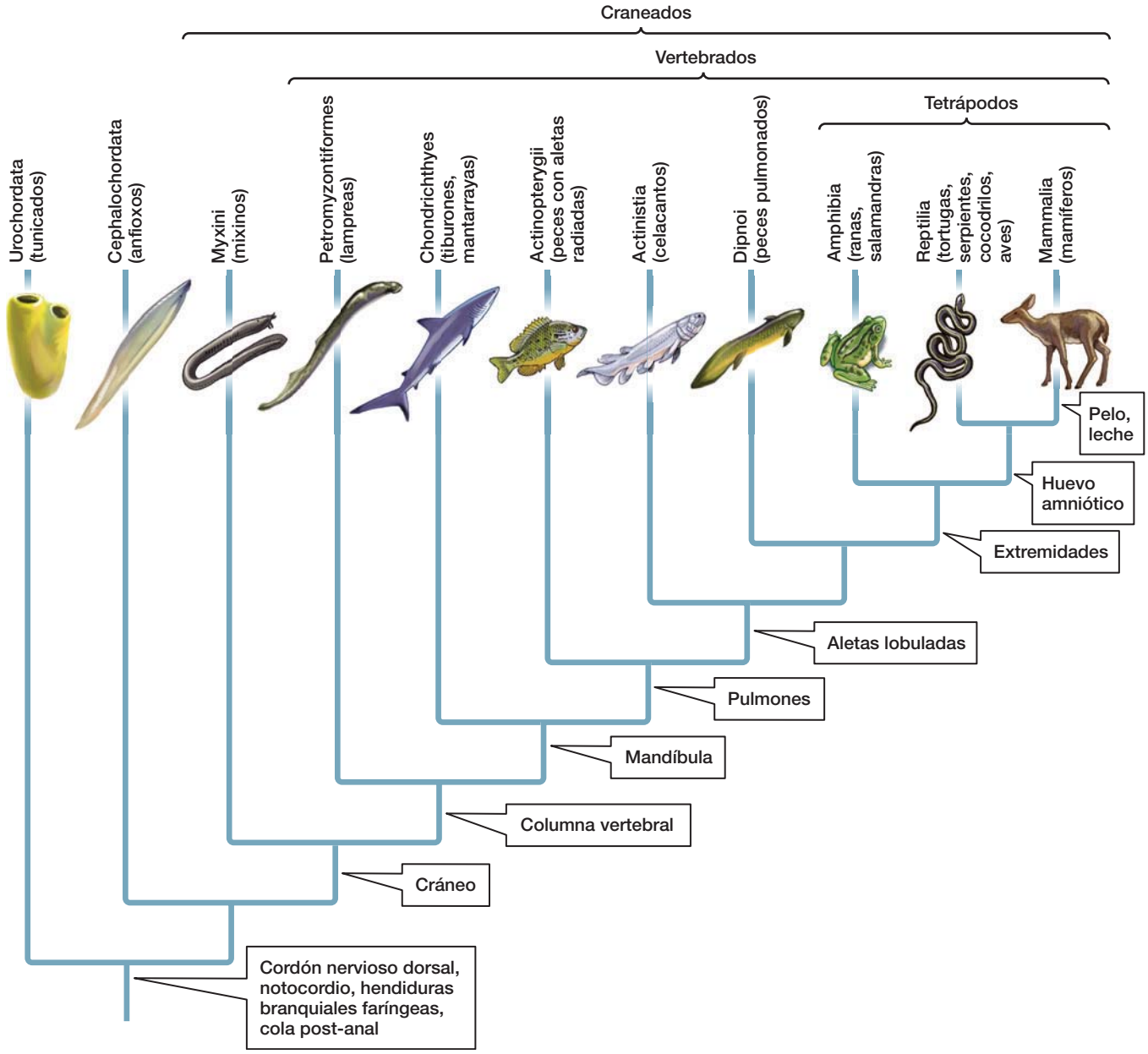
Los cordados comprenden tres clados (grupos evolutivos que incluyen a todos los descendientes de un ancestro común): anfioxos, tunicados y craneados.

Los anfioxos son organismos marinos que se alimentan por filtración

Las 25 especies de anfioxos (*Cephalochordata*) forman un grupo de cordados invertebrados. Los anfioxos son pequeños (aproximadamente 5 cm de longitud) semejantes a los peces, que conservan las cuatro características de los cordados cuando son adultos (**FIGURA 24-3a**). Un anfioxo adulto pasa la mayor parte de su tiempo medio enterrado en el fondo marino arenoso, y sólo expone la parte anterior de su cuerpo. El movimiento de cilios en la faringe lleva agua de mar hacia la boca del anfioxo. A medida que el agua pasa a través de las hendiduras branquiales faríngeas, una película de moco filtra pequeñas partículas alimentarias del agua marina, que una vez capturadas son transportadas hacia el tubo digestivo de los anfioxos.

Los tunicados incluyen ascidias y sálpidos marinos

Los tunicados (*Urochordata*) forman un grupo más grande de cordados invertebrados marinos. Los tunicados son pequeños, con longitudes que varían desde algunos milímetros hasta 30 centímetros, e incluye animales con forma de vasija conocidos como



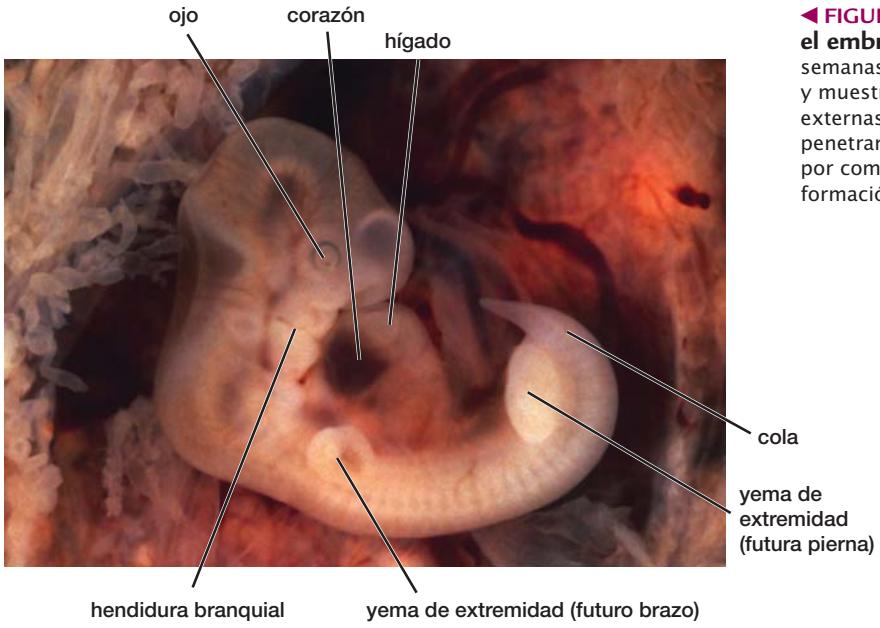
▲ **FIGURA 24-1 Árbol evolutivo de los cordados** Los cuadros de diálogo indican los puntos donde aparecen por primera vez las características distintivas.

ascidias o chorros marinos, que son sésiles y se alimentan por filtración (**FIGURA 24-3b**). Gran parte del cuerpo de una ascidia está ocupado por su faringe, que es semejante a una canasta perforada por hendiduras branquiales y revestida con moco. El agua entra al cuerpo de la ascidia a través de un *sifón de ingreso*, pasa al interior de la parte alta de la canasta faríngea, se desplaza a través de las hendiduras branquiales y abandona el cuerpo a través de un *sifón de salida*. Las partículas alimentarias quedan atrapadas en el revestimiento mucoso de la canasta.

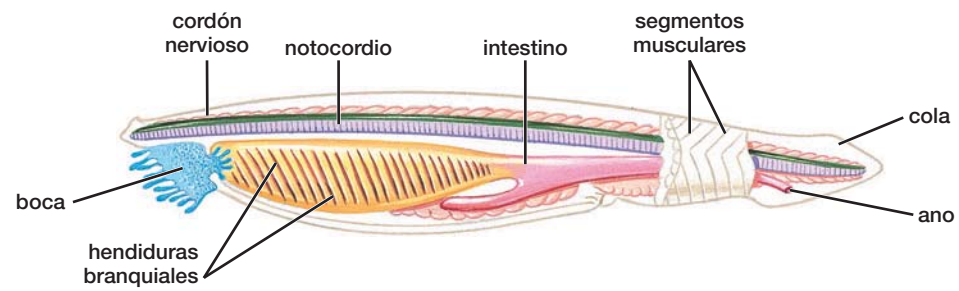
Las ascidias adultos son sésiles, viven unidas firmemente a una superficie. Su capacidad para desplazarse está limitada a forzadas contracciones de sus cuerpos con forma de saco, que pueden enviar un chorro de agua de mar hacia el rostro de quien tire de ellas para alejarla de su hábitat; de ahí su nombre en inglés: *"sea squirt"* (chorro marino). Aunque las ascidias adultos permanecen inmóviles, sus larvas nadan activamente y poseen las cuatro características cordadas (*véase* la figura 24-3b, izquierda). Algunos tunicados permanecen móviles a lo largo de su vida. Por ejemplo, los tunicados con forma de barril conocidos como sálpidos viven en mar abierto y se desplazan mediante la contracción de una banda muscular que los circunda, lanzando un chorro de agua por el dorso del animal, que lo impulsa hacia adelante.

Los craneados tienen cráneo

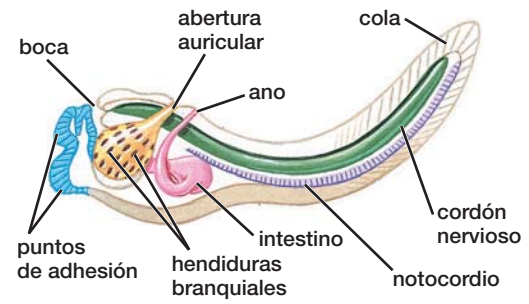
Los **craneados** incluyen a todos los cordados que tienen un cráneo que encierra el cerebro. El cráneo puede estar formado de hueso o **cartílago**, un tejido que parece hueso pero es más flexible. Los primeros craneados conocidos, cuyos fósiles se encontraron en rocas con una antigüedad de 530 millones de años, parecen anfioxos pero tienen cerebro, cráneo y ojos. Sin embargo, las bocas de los primeros animales craneados carecían de mandíbulas (elementos esqueléticos móviles que participan en la estructura de la abertura



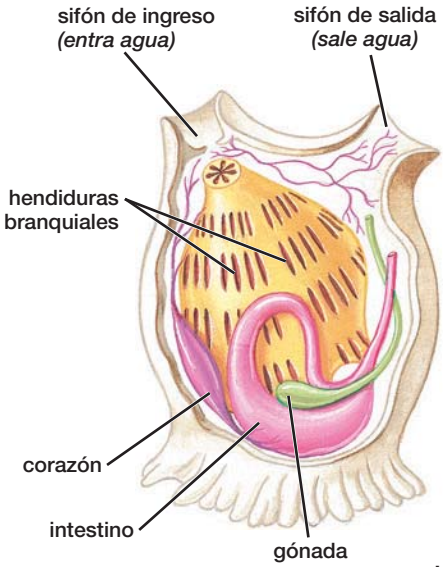
◀ **FIGURA 24-2 Características de los cordados en el embrión humano** Este embrión humano de cinco semanas mide aproximadamente un centímetro de longitud y muestra claramente una cola y hendiduras branquiales externas (más correctamente llamados surcos, pues no penetran la pared corporal). Aunque la cola desaparecerá por completo, los surcos branquiales contribuyen a la formación de la mandíbula inferior.



(a) Anfioxo



larva



adulto

(b) Tunicado

▲ **FIGURA 24-3 Cordados invertebrados** **(a)** Un anfioxo, un cordado invertebrado con forma de pez. El organismo adulto presenta todas las características propias de los cordados. **(b)** Esta larva de asicidia (izquierda) también presenta todas las características de los cordados. La ascidia adulto (un tipo de tunicado, centro) ha perdido su cola y el notocordio, y adopta una vida sedentaria, como se muestra en la fotografía (derecha).

bucal). En la actualidad, los craneados incluyen los mixinos y los **vertebrados**, animales en los que el notocordio embrionario se sustituye durante el desarrollo con una espina dorsal, o **columna vertebral**, formada de hueso o cartílago. La **Tabla 24-1** resume algunas características de los grupos de craneados que se describen en el resto del capítulo.

Los mixinos son residentes resbaladizos del lecho marino

Al igual que los ancestros de los craneados, los mixinos (*Myxini*) carecen de mandíbulas. En vez de ello, usan una estructura con dientes parecida a una lengua, para moler y desgarrar el alimento. El cuerpo de los mixinos es rígido debido al notocordio, pero su esqueleto se limita a unos cuantos elementos cartilaginosos, uno de los cuales forma un cráneo rudimentario. Puesto que los mixinos carecen de elementos esqueléticos que rodean al cordón nervioso para formar una columna vertebral, la mayoría de los sistemáticos no los consideran como vertebrados. En vez de ello, los mixinos representan al grupo craneado que está más estrechamente relacionado con los vertebrados.

Las aproximadamente 20 especies de mixinos son exclusivamente marinos (**FIGURA 24-4**). Respiran utilizando branquias, tienen un corazón de dos cámaras y son ectodermos, es decir, dependen del calor del exterior para regular su temperatura corporal. (Las branquias, corazones de dos cámaras y ectodermia también se encuentran en todos los peces vertebrados.) Los mixinos viven cerca del lecho marino, donde suelen excavar para enterrarse y se alimentan principalmente de gusanos. Sin embargo, también atacan con avidez a los peces muertos o moribundos, y usan sus dientes para horadar el cuerpo de su presa y consumir los órganos internos blandos.

Los pescadores observan a los mixinos con mucho desagrado porque secretan grandes cantidades de baba como defensa contra los depredadores. Pese a su bien ganada reputación de "bolas de mucilago", los mixinos son buscados ávidamente por muchos pescadores comerciales porque la industria peletera de ciertas partes el mundo constituye un mercado para la piel de mixino. La mayoría de los objetos de piel que se venden como si fueran de "piel de anguila" en realidad se elaboran con piel de mixino curtida.

Los vertebrados tienen espina dorsal

La espina dorsal o columna vertebral de un vertebrado sostiene al cuerpo, ofrece sitios de sujeción para los músculos, y protege a la delicada médula espinal y al cerebro. También es parte de un esqueleto interno vivo que crece y repara por sí mismo. Debido a que este esqueleto interno brinda sostén sin tener el peso de una armadura como el del exoesqueleto de los artrópodos, esto permitió a los vertebrados alcanzar gran tamaño y movilidad.

▲ **FIGURA 24-4 Mixino** Los mixinos habitan en madrigueras compartidas en el lodo y se alimentan de gusanos.

La historia temprana de los vertebrados se caracterizó por la presencia de extraños peces sin mandíbulas ahora extintos, muchos de los cuales estaban protegidos por placas óseas a manera de armadura. Hace aproximadamente 425 millones de años, los peces sin mandíbulas originaron un grupo de peces que poseía una importante estructura novedosa: la mandíbula que les permitía capturar, desgarrar o triturar su comida, lo que les facilitó explotar una gama mucho más amplia de fuentes alimentarias de las que podían aprovechar los peces sin mandíbulas. En la actualidad, la mayoría de los vertebrados tienen mandíbulas.

Los vertebrados cuentan con otras adaptaciones que han contribuido a su invasión exitosa de casi todos los hábitats. Una de estas adaptaciones es contar con extremidades pares, que aparecieron primero como aletas en los peces y sirvieron como estabilizadores para nadar. Durante millones de años, algunas aletas se modificaron por selección natural hasta convertirse en patas, las cuales permitieron a los animales arrastrarse en tierra firme, y posteriormente en alas que les permitieron volar. Otra adaptación que contribuyó al éxito de los vertebrados es el aumento en tamaño y complejidad de su cerebro y sus estructuras sensoriales, lo que les concedió percibir detalladamente el ambiente y responder a éste en una gran variedad de formas.

Tabla 24-1 Comparación de grupos craneados

Grupo	Fecundación	Respiración	Cámaras cardiacas	Regulación temperatura corporal
Mixinos (Myxini)	Externa	Branquias	Dos	Ectotérmico
Lampreas (Petromyzontiformes)	Externa	Branquias	Dos	Ectotérmico
Peces cartilaginosos (Chondrichthyes)	Interna	Branquias	Dos	Ectotérmico
Peces con aletas radiadas (Actinopterygii)	Externa	Branquias	Dos	Ectotérmico
Celacantos (Actinistia)	Interna	Branquias	Dos	Ectotérmico
Peces pulmonados (Dipnoi)	Externa	Branquias y pulmones	Dos	Ectotérmico
Anfibios (Amphibia)	Externa o interna[1]	Piel, branquias y pulmones	Tres	Ectotérmico
Reptiles (Reptilia)	Interna	Pulmones	Tres[2]	Ectotérmico[3]
Mamíferos (Mammalia)	Interna	Pulmones	Cuatro	Ectotérmico

[1]Externa en la mayoría de ranas y sapos; interna en cecilias y salamandras.
[2]Excepto por aves y cocodrilos, que tienen cuatro cámaras.
[3]Excepto por aves, que son endotérmicas.

Estudio de caso continuación

Historia de un pez

En los años posteriores al descubrimiento de Courtney-Latimer y de que los celacantos no estaban extintos, los científicos tuvieron oportunidad de investigar la anatomía de la criatura. El cuerpo de los celacantos vivos tiene algunas características inusuales. Por ejemplo, los celacantos adultos conservan un notocordio, la barra que brinda rigidez al cuerpo que la mayoría de los otros vertebrados pierden durante el desarrollo embrionario. Además, el cerebro de un celacanto es muy pequeño en relación con su tamaño corporal. El cerebro de un celacanto de 40 kilogramos sólo pesa de 1 a 2 gramos. El diminuto cerebro ocupa menos de 2% del espacio en la cavidad craneal; el resto está lleno con grasa. Aunque la evolución de cerebros grandes pudo contribuir a la dispersión y diversificación de muchos grupos de vertebrados, los celacantos demuestran que un cerebro pequeño no necesariamente evita el éxito evolutivo.

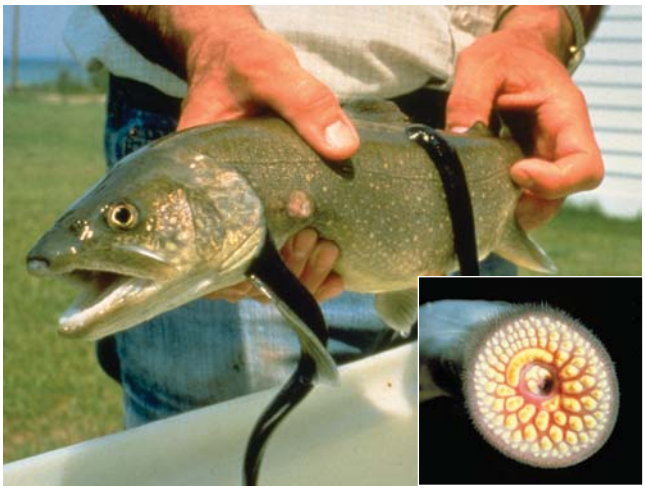
24.3 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPALES GRUPOS DE VERTEBRADOS?

En la actualidad, los vertebrados incluyen lampreas, peces cartilaginosos, peces con aletas radiadas, celacantos, peces pulmonados, anfibios, reptiles y mamíferos.

Algunas lampreas son parásitos de los peces

Como los mixinos, las lampreas (*Petromyzontiformes*) no tienen mandíbulas. Una lamprea se reconoce por la gran ventosa redonda que rodea su boca y por la única ventana nasal en la parte superior de la cabeza. El cordón nervioso de una lamprea está protegido por segmentos de cartílago, por lo que las lampreas se consideran como verdaderos vertebrados. Viven tanto en agua dulce como salada, pero las formas marinas deben regresar al agua dulce para desovar.

Algunas especies de lampreas son parásitas. La lamprea parásita usa su boca dentada para adherirse a un pez más grande (FIGURA 24-5). Mediante los dientes raspadores de su lengua, la lamprea hace un orificio en la pared corporal de su huésped, a través del cual succiona sangre y líquidos corporales. A partir de la década de 1920, las lampreas se dispersaron por los Grandes Lagos de Estados Unidos, donde, en ausencia de depredadores eficientes, se multiplicaron considerablemente y redujeron en gran medida las poblaciones de peces comerciales, incluida la trucha. Rigurosas medidas para controlar la población de lampreas permitió cierta recuperación de las otras poblaciones de peces que habitan en los Grandes Lagos de Norteamérica.



▲ **FIGURA 24-5 Lampreas** Algunas lampreas son parásitas, y se adhieren a los peces con sus bocas parecidas a ventosas y recubiertas con dientes raspadores (imagen en recuadro).

Los peces cartilaginosos son depredadores marinos

Los peces cartilaginosos (*Chondrichthyes*) incluyen 625 especies marinas, entre ellas los tiburones, las rayas y las mantarrayas (FIGURA 24-6). A diferencia de los mixinos y lampreas (pero al igual que todos los demás vertebrados), los peces cartilaginosos tienen mandíbulas. Son elegantes depredadores cuyo esqueleto está formado completamente de cartílago. Su cuerpo está protegido por una piel áspera con unas diminutas escamas. Aunque algunos deben nadar para que el agua circule por sus branquias, la mayoría puede bombear agua a través de ellas. En contraste con la fecunda-

(a) Tiburón

(b) Mantarraya

▲ **FIGURA 24-6 Peces cartilaginosos** **(a)** Un tiburón tigre muestra varias hileras de dientes. Conforme los dientes más externos se van perdiendo, son sustituidos por los nuevos que se forman detrás. Tanto los tiburones como las rayas carecen de vejiga natatoria y tienden a hundirse hacia el fondo cuando dejan de nadar. **(b)** La mantarraya tropical de manchas azules nada mediante gráciles ondulaciones de las extensiones laterales de su cuerpo.

ción externa que caracteriza la reproducción en la mayoría de los demás peces, los peces cartilaginosos tienen fecundación interna, en la que un macho deposita espermatozoides directamente en el aparato reproductor de una hembra. Algunos peces cartilaginosos son muy grandes. Un tiburón ballena, por ejemplo, puede crecer hasta alcanzar más de 14 metros de longitud, y una mantarraya puede medir más de 6 metros de ancho.

Aunque algunos tiburones se alimentan filtrando el plancton (diminutos animales y protistas del agua), la mayoría son depredadores que buscan presas mayores como otros peces, mamíferos marinos, tortugas de mar, cangrejos o calamares marinos. Muchos tiburones atacan a su presa con sus poderosas mandíbulas que contienen varias hileras de dientes tan filosos como una navaja; las hileras posteriores se mueven hacia delante a medida que pierden los dientes frontales por la edad y por el uso (*véase* la figura 24-6a).

La mayoría de los tiburones evitan al hombre, pero los grandes ejemplares de algunas especies resultan peligrosos para los nadadores y buzos. Sin embargo, los ataques de tiburón a los seres humanos son raros. Es 30 veces más probable que un residente de Estados Unidos muera por la acción de un relámpago (rayo) que por el ataque de un tiburón, y es más probable que una persona en la playa muera ahogada que por la mordedura de un tiburón. No obstante, los ataques de tiburones sí ocurren. Durante 2008, por ejemplo, se documentaron 59 ataques en todo el mundo, cuatro de ellos mortales.

Las rayas látigo y las mantarrayas habitan principalmente en el lecho marino, tienen el cuerpo plano, aletas en forma de alas y una cola delgada (*véase* la figura 24-6b). La mayoría de las rayas látigo y mantarrayas se alimentan de animales invertebrados. Algunas especies se defienden por medio de una espina situada cerca de la cola, con la cual pueden provocar heridas graves, mientras que otras generan una potente descarga eléctrica capaz de paralizar a la presa.

Los peces con aletas radiadas son los vertebrados más diversos

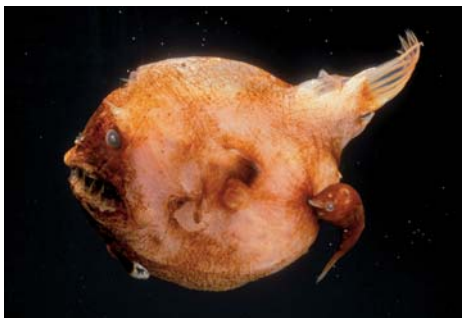
Así como el sesgo del tamaño hace que los seres humanos pasen por alto los grupos de invertebrados más diversos, el sesgo del hábitat hace que pasen por alto a los vertebrados más diversos. Los vertebrados más variados y abundantes no son las aves ni los mamíferos predominantemente terrestres. Los vertebrados que ocupan el primer lugar en diversidad pertenecen a los señores de los océanos y aguas dulces, los peces con aletas radiadas (*Actinopterygii*). Se han identificado aproximadamente 24 mil especies y los científicos estiman que quizá exista el doble de esa cantidad, incluidas muchas especies que habitan en aguas profundas y en lugares remotos. Los peces con aletas radiadas se encuentran en casi todo hábitat acuático, tanto de agua dulce como de agua salada.

Los peces con aletas radiadas se distinguen por la estructura de sus aletas, las cuales están formadas por redes de piel sostenidas por espinas óseas. Además, los peces con aletas radiadas tienen un esqueleto formado por huesos, una característica que comparten con los peces de aletas lobulares y los vertebrados con extremidades que estudiarás más adelante en este capítulo. La piel de los peces con aletas radiadas está cubierta con escamas entretejidas que les brindan protección y flexibilidad al mismo tiempo. La mayoría de los peces con aletas radiadas tienen vejiga natatoria, una especie de globo interno que les permite flotar sin ningún esfuerzo a cualquier nivel en el agua. La vejiga natatoria evolucionó a partir de los pulmones, que estaban presentes (junto con las branquias) en los antepasados de los modernos peces con aletas radiadas.

Los peces con aletas radiadas incluyen no sólo un gran número de especies, sino también a una amplia variedad de formas y modos de vida (**FIGURA 24-7**). Esta gama comprende formas que van desde las anguilas (como serpientes) hasta los lenguados planos; desde los ejemplares lentos que se alimentan en el fondo

▼ FIGURA 24-7 Diversidad de peces con aletas radiadas Los peces con aletas radiadas han colonizado casi todo hábitat acuático. **(a)** Esta hembra de pejesapo de aguas profundas atrae a sus presas con un señuelo vivo que se extiende inmediatamente arriba de su boca. A los casi dos mil metros de profundidad donde habitan los pejesapos, la luz no penetra y en consecuencia los colores no son necesarios. Los machos de pejesapos de aguas profundas son extremadamente pequeños y se adhieren a la hembra como parásitos permanentes, siempre a su disposición para fecundar los huevecillos. Se observa un macho parásito adherido a esta hembra. **(b)** Esta anguila morenida verde tropical vive en las grietas de las rocas. **(c)** El caballito de mar tropical se ancla con su cola prensil (adaptada para sujetarse) mientras se alimenta de pequeños crustáceos.

PREGUNTA En relación con la regulación del agua (es decir, la conservación de la cantidad adecuada de agua en el cuerpo), ¿cómo difiere el desafío que enfrenta un pez de agua dulce del que debe enfrentar un pez de agua salada?



(a) Lophiforme

(b) Anguila morenida verde

(c) Caballito de mar

del mar hasta los veloces depredadores de forma aerodinámica que cazan en mar abierto; desde los peces de brillantes colores que habitan en los arrecifes, hasta los traslúcidos y luminiscentes habitantes de las profundidades marinas; desde los animales que pesan casi 1,350 kg, hasta el pequeño pez infantil robusto, *Schindleria brevipinguis*, que pesa un miligramo.

Los peces con aletas radiadas son una fuente de alimento extremadamente importante para los seres humanos. Por desgracia, el apetito por estos peces, combinado con los cada vez más efectivos métodos de alta tecnología para su localización y captura, ha causado un efecto devastador sobre sus poblaciones. Las poblaciones de casi todas las especies de peces con aletas radiadas económicamente importantes han disminuido de manera drástica. Los grandes peces depredadores, como el atún y el bacalao, han sido severamente afectados; las poblaciones actuales de estas especies contienen menos de 10% del número presente antes de que comenzara la pesca comercial. Si continúa la pesca excesiva, las existencias de peces con toda seguridad sufrirán un colapso. La solución a este problema, pescar menos peces, es sencilla en teoría pero muy difícil de implementar en la práctica, debido a factores tanto económicos como políticos.

Los celacantos y los peces pulmonados tienen aletas lobuladas

Aunque casi todos los peces con esqueleto óseo pertenecen al grupo de los que tienen aletas radiadas, algunos peces óseos son miembros de otros dos grupos, los celacantos (*Actinistia*) y los pulmonados (*Dipnoi*). Los celacantos se estudian un poco más en el Estudio de caso de este capítulo (consulta la fotografía de apertura del capítulo). Es posible encontrar a las seis especies de peces pulmonados en hábitats de agua dulce en África, América del Sur y Australia (**FIGURA 24-8a**). Los peces pulmonados tienen tanto branquias como pulmones. Tienden a vivir en aguas estancadas con escasa cantidad de oxígeno, y sus pulmones les permiten complementar su suministro de oxígeno al respirar aire directamente. Los peces pulmonados de varias especies pueden sobrevivir incluso si el estanque donde habitan se seca por completo. Se entierran en el lodo y forman un aislamiento en una cámara con un revestimiento mucoso (**FIGURA 24-8b**). Ahí, respiran por medio de sus pulmones y su tasa metabólica declina drásticamente. Cuando regresan las lluvias y el estanque se reabastece de agua, los peces pulmonados salen de su madriguera y reanudan su modo de vida subacuática normal.

A los peces pulmonados y celacantos en ocasiones se les conoce como peces de aletas *lobuladas*, porque los miembros de ambos grupos tienen aletas que contienen huesos con forma de barra rodeada por una gruesa capa de músculo. Este rasgo compartido indica ascendencia compartida de los grupos, aunque los dos linajes han estado evolutivamente separados durante cientos de millones de años.

Además de los celacantos y los peces pulmonados, muchos otros linajes de peces con aletas lobuladas surgieron temprano en la historia evolutiva de los peces con mandíbulas. Los miembros de uno de estos otros linajes evolucionaron aletas carnosas modificadas, las cuales, en una emergencia, podían usar como patas, lo que permitía al pez arrastrarse desde un estanque casi seco a otro que tuviera más agua. Este linaje dejó descendientes que sobreviven en la actualidad. Dichos sobrevivientes son los tetrápodos: anfibios, reptiles y mamíferos. En lugar de aletas, tienen extremidades que pueden sostener su peso en tierra y dedos (o artejos) al final de dichas extremidades.

Los anfibios tienen una doble vida

Los primeros tetrápodos que realizaron la primera invasión de vertebrados hacia tierra firme eran anfibios. En la actualidad, las 6,300 especies de anfibios (*Amphibia*) se ubican en el límite entre la existencia acuática y la terrestre (**FIGURA 24-9**). Las extremidades de los anfibios muestran diversos grados de adaptación al movimiento sobre tierra, desde las salamandras que se arrastran con el vientre pegado al suelo, hasta los largos saltos de las ranas. Un corazón de tres cámaras (en contraste con el corazón de dos cámaras de los peces) hace circular la sangre con más eficiencia, y la mayoría de las formas adultas tienen pulmones en vez de branquias. Sin embargo, los pulmones de los anfibios están poco desarrollados y necesitan el complemento aportado por la piel, la cual sirve como órgano respiratorio adicional. Esta función respiratoria exige que la piel se conserve húmeda, una limitante que restringe considerablemente la variedad de ecosistemas terrestres para los anfibios.

(a) Pez pulmonado

(b) Encerrado en un surco

▲ **FIGURA 24-8 Los peces pulmonados tienen aletas lobulares** Entre los peces, **(a)** los peces pulmonados son el grupo más estrechamente emparentado con los vertebrados terrestres. **(b)** Los peces pulmonados pueden esperar durante largos periodos secos enterrados en su madriguera de lodo.

(a) Renacuajo

(b) Rana

(c) Salamandra

(d) Cecilia

▲ **FIGURA 24-9 Anfibio significa "con vida doble"** La vida doble de los anfibios se ilustra con la transición de una rana toro desde **(a)** un renacuajo larvario totalmente acuático a **(b)** un adulto que lleva una vida semiterrestre. **(c)** La salamandra roja vive exclusivamente en hábitats húmedos en el este de Estados Unidos. **(d)** Las cecilias o cecílidos son anfibios sin patas, que viven principalmente en madrigueras.

PREGUNTA ¿Qué ventajas obtienen los anfibios a partir de su "doble vida"?

Muchos anfibios también están atados a los hábitats húmedos por su comportamiento de apareamiento, que necesita del agua. Por ejemplo, como en la mayoría de los peces, la fecundación en las ranas y sapos es externa y ocurre en el agua, donde los espermatozoides pueden nadar en dirección a los óvulos. Éstos deben mantenerse húmedos, porque están protegidos sólo por una cubierta gelatinosa que los hace vulnerables ante la pérdida de agua por evaporación. Las diferentes especies de anfibios mantienen sus huevos húmedos en distintas formas, pero muchas especies simplemente los depositan en el agua. En algunas especies de anfibios, los óvulos fecundados se desarrollan hasta llegar a ser larvas acuáticas como los renacuajos de algunas ranas y sapos. Estas larvas acuáticas experimentan una transformación dramática hacia adultos semiterrestres, una metamorfosis que da a los anfibios su nombre, que en griego significa "doble vida". Su delgada piel permeable y su doble vida hace a los anfibios particularmente vulnerables a la contaminación y a la degradación ambiental, como se describe en "Guardián de la Tierra: Ranas en peligro", de las páginas 456-457.

Ranas y sapos están adaptados para saltar

Las ranas y sapos son el grupo más diverso de los anfibios, con 5,600 especies. Las ranas y sapos adultos se mueven mediante saltos, y sus cuerpos están bien adaptados para este modo de locomoción. Sus patas traseras son muy largas en relación con su tamaño corporal (mucho más largas que sus patas delanteras) y no tienen cola. Los nombres "rana" o "sapo" no describen grupos evolutivos distintos, más bien se usan de manera informal para distinguir dos combinaciones de características que son comunes entre los miembros de esta rama de los anfibios. En general, las ranas tienen piel húmeda lisa, viven en o cerca del agua, y tienen largas patas traseras adecuadas para saltar; los sapos tienen piel rugosa más seca, viven en tierra y tienen patas traseras más cortas adecuadas para brincar. Muchas ranas y sapos (y otros anfibios) contienen sustancias tóxicas que los hacen desagradables para los depredadores. En algunas especies, como la rana dardo venenosa dorada de América del Sur (*véase* la figura 27-7), el químico protector es extremadamente tóxico. La toxina de una sola rana dardo venenosa dorada podría matar a varios adultos humanos.

La mayoría de las salamandras tienen cola

La mayoría de las salamandras tienen un cuerpo parecido al de las lagartijas: delgado, con cuatro patas de aproximadamente el mismo tamaño y una larga cola (**FIGURA 24-9c**). Sin embargo, algunas salamandras sólo tienen pequeñas patas vestigiales; los miembros de dichas especies pueden tener una apariencia parecida a la anguila.

(a) Serpiente

(b) Lagarto

(c) Tortuga

▲ **FIGURA 24-10 Diversidad de los reptiles (distintos a las aves)** **(a)** La serpiente reina escarlata tiene un patrón de colores muy semejante al de la venenosa serpiente coralillo, de manera que sus posibles depredadores la evitan. Este mimetismo ayuda a la inofensiva serpiente reina escarlata a eludir a los depredadores. **(b)** La apariencia externa del caimán americano, que habita en las zonas pantanosas del sur de Estados Unidos, es casi idéntica a la de los lagartos fósiles de 150 millones de años de antigüedad. **(c)** Las tortugas de las islas Galápagos, en Ecuador, llegan a vivir más de 100 años.

La mayoría de las más o menos 550 especies de salamandras viven en tierra, con frecuencia en lugares húmedos y protegidos, como debajo de rocas o troncos en el suelo boscoso. Pero los miembros de algunas especies son completamente acuáticos y pasan toda su vida en el agua. Incluso los miembros de las especies terrestres por lo general se mueven hacia lagos o corrientes para reproducirse. En casi todas las especies de salamandra, los huevos eclosionan en larvas acuáticas que usan branquias externas para respirar. En algunas especies, las larvas no pasan por metamorfosis, y en vez de ello conservan la forma larvaria incluso como adultos.

De manera exclusiva entre los vertebrados, las salamandras pueden regenerar las extremidades perdidas. Esta capacidad ha llamado la atención de investigadores interesados en la medicina regenerativa, que busca tratamientos que permitan a los cuerpos humanos reparar o regenerar tejidos y órganos dañados. Los investigadores esperan que la mayor comprensión de los mecanismos mediante los cuales se regeneran las extremidades de las salamandras conduzca a tratamientos efectivos en los seres humanos.

Los cecílidos no tienen patas y son anfibios de madrigueras

Las cecilias (o cecílidos) forman un pequeño grupo (175 especies) de anfibios sin patas que viven en regiones tropicales. A primera vista, la apariencia de una cecilia recuerda a la de una lombriz de tierra, aunque las especies más grandes, que pueden alcanzar hasta 1.5 metros de longitud, pueden confundirse con una serpiente (**FIGURA 24-9d**). La mayoría de los cecílidos son animales de madriguera que viven bajo tierra, aunque algunas especies son acuáticas. Los cecílidos tienen ojos, pero son muy pequeños y con frecuencia están cubiertos con piel. Como resultado, la visión de las cecilias probablemente es limitada para detectar la luz.

Los reptiles están adaptados para la vida en tierra firme

Los reptiles (*Reptilia*) incluyen lagartijas, lagartos, serpientes, cocodrilos, tortugas y aves (**FIGURA 24-10**). Los reptiles evolucionaron a partir de un ancestro anfibio hace alrededor de 250 millones de años. Un grupo de reptiles primitivos, los dinosaurios, dominó la Tierra durante cerca de 150 millones de años.

Los reptiles tienen escamas y huevos con cascarón

Algunos reptiles, particularmente los que habitan en los desiertos, como las tortugas y los lagartos, son completamente independientes de sus orígenes acuáticos. Esta independencia la lograron mediante una serie de adaptaciones, de las cuales tres son especialmente notables: (1) los reptiles evolucionaron una piel dura y escamosa que impide la pérdida de agua y protege el cuerpo. (2) Los reptiles evolucionaron fecundación interna, en la cual el macho deposita espermatozoides dentro del cuerpo de la hembra. (3) Los reptiles evolucionaron un **huevo amniótico** con cascarón que puede enterrarse en arena o tierra, lejos del agua. El cascarón evita que el huevo se seque en tierra. Una membrana interna, el **amnios**, encierra al embrión en el medio acuoso que requiere todo animal en desarrollo (**FIGURA 24-11**).

Además de estas características, los reptiles tienen pulmones más eficientes que los anfibios, y no usan su piel como órgano respiratorio. El sistema circulatorio de los reptiles incluye corazones de tres o (en aves, lagartos y cocodrilos) cuatro cámaras que segregan sangre oxigenada y desoxigenada de un modo más eficiente que los corazones anfibios. El esqueleto de los reptiles incluye características que brindan mejor sostén y movimientos más eficientes sobre tierra firme que los ofrecidos por los esqueletos anfibios.

▲ **FIGURA 24-11 El huevo amniótico** Un cocodrilo lucha por liberarse de su huevo. El huevo amniótico encapsula al embrión en desarrollo en una membrana llena de líquido (el amnios) para garantizar que el desarrollo ocurra en un medio acuoso, incluso si el huevo está lejos del agua.

Guardián de la Tierra

Ranas en peligro

Las ranas y los sapos han habitado los estanques y pantanos de la Tierra durante cerca de 150 millones de años, y de algún modo sobrevivieron a la catástrofe del cretácico que provocó la extinción de los dinosaurios y de tantas otras especies hace alrededor de 65 millones de años. Sin embargo, su longevidad evolutiva no parece protegerlos de los cambios ambientales generados por las actividades humanas. Durante las dos últimas décadas, los herpetólogos (los biólogos que estudian los reptiles y anfibios) de todo el mundo documentaron una alarmante reducción de las poblaciones de anfibios. Miles de especies de ranas, sapos y salamandras están experimentando una impresionante disminución y muchas se han extinguido.

Éste es un fenómeno mundial; se han reportado fuertes descensos en las poblaciones en todo el planeta (**FIGURA E24-1**). Los sapos de Yosemite y las ranas de patas amarillas están desapareciendo de las montañas de California. Las salamandras tigre prácticamente se han exterminado en las montañas Rocallosas de Colorado. Las ranas leopardo, antes abundantes en toda América del Norte, se han convertido en una rareza en Estados Unidos. La tala inmoderada y el desarrollo de las actividades de los seres humanos han destruido los hábitats de los anfibios, desde el noroeste del Pacífico hasta el trópico, pero incluso los anfibios de las zonas protegidas están muriendo. En el Parque Nacional Península del Cabo en Sudáfrica, la única población restante de rana fantasma de Rose se redujo de manera dramática y la especie ahora está en grave peligro de extinción. La rana de incubación gástrica de Australia fascinaba a los biólogos porque se tragaba sus huevos, los incubaba en el estómago y más tarde regurgitaban crías totalmente formadas. Esta especie era abundante y parecía estar a salvo en un parque nacional. De improviso, en 1980, la rana de incubación gástrica desapareció y no se le ha visto desde entonces.

Las causas de la disminución mundial en la diversidad de los anfibios no se conocen con certeza, pero los investigadores descubrieron recientemente que las ranas y los sapos de muchos lugares están sucumbiendo ante una infección por un hongo patógeno. El hongo se ha encontrado en la piel de ranas muertas y moribundas en localidades muy distantes unas de otras, como Australia, América Central y el oeste de Estados Unidos. En esos lugares, el descubrimiento del hongo coincidió con la mortandad masiva de ranas y sapos, y la mayoría de los herpetólogos están de acuerdo en que el hongo es el causante de las muertes.

No obstante, parece poco probable que el hongo por sí solo sea el responsable de la disminución mundial de los anfibios. Para empezar, se ha registrado mortandad en lugares donde no se ha encontrado el hongo. Además, muchos herpetólogos piensan que la epidemia fúngica no habría surgido si ranas y sapos no hubieran estado debilitados previamente por otras causas. Así que, si no es el hongo por sí solo la causa de todo el daño, ¿cuáles son las otras causas posibles de la disminución de los anfibios? De todas las causas, la más probable tiene que ver con la modificación de la biosfera, la parte de la Tierra que sustenta la vida, provocada por los seres humanos.

La destrucción de los hábitats, en especial el drenado de los humedales, que son idóneos para la vida de los anfibios, es una de las principales causas de la disminución. Los anfibios también son muy vulnerables a las sustancias tóxicas del ambiente. Por ejemplo, los investigadores descubrieron que las ranas expuestas a cantidades mínimas de atrazina, un herbicida que se utiliza comúnmente y que se encuentra virtualmente en todos los cuerpos de agua dulce de Estados Unidos, sufrieron severos daños en sus tejidos reproductores. La biología singular de los anfibios los hace especialmente vulnerables a los tóxicos en el ambiente. El cuerpo de los anfibios en todas sus etapas de la vida está protegido sólo por una capa delgada y permeable de piel que los contaminantes pueden penetrar con facilidad. Para empeorar las cosas, la doble vida de muchos anfibios expone su piel permeable a una gran variedad de hábitats acuáticos y

Lagartos y serpientes comparten una herencia evolutiva común

Los lagartos y las serpientes, en conjunto, forman un linaje distinto que incluye cerca de 6,800 especies. El ancestro común de serpientes y lagartos tenía extremidades, las cuales subsisten en la mayoría de los lagartos, pero que se perdieron en las serpientes. El ancestro con extremidades de las serpientes se conoce por los remanentes de huesos de las extremidades traseras que están presentes en algunas especies de serpientes.

La mayoría de los lagartos son depredadores pequeños que comen insectos u otros invertebrados pequeños, pero algunas especies son bastante grandes. El dragón de Komodo, por ejemplo, puede llegar a medir 3 metros de longitud y pesar casi 90 kilogramos. Este lagarto gigante vive en Indonesia y tiene poderosas mandíbulas y dientes de 2.5 centímetros que le permiten atacar animales grandes, como ciervos, cabras y cerdos. Sin embargo, el dragón de Komodo no depende sólo de sus dientes para matar a su presa. También produce un poderoso veneno que fluye desde una glándula en su mandíbula hasta la herida de una víctima a la que muerde. Si un animal mordido por un dragón de Komodo no muere de inmediato, el veneno se asegura de que probablemente morirá muy pronto después del ataque. El dragón simplemente espera con paciencia a que muera la presa herida.

La mayoría de las serpientes son activos depredadores carnívoros y tienen varias adaptaciones que les ayudan a conseguir el alimento. Por ejemplo, muchas serpientes tienen órganos sensoriales especiales que les ayudan a seguir la huella de las víctimas al detectar las pequeñas diferencias de temperatura entre el cuerpo de la presa y el entorno. Algunas especies de serpientes inmovilizan a la presa al inyectarle veneno que pasa a través de sus colmillos huecos. Las serpientes también tienen una articulación mandibular distintiva que les permite distender las mandíbulas para que la serpiente pueda engullir presas incluso más grandes que su cabeza.

Lagartos y cocodrilos se han adaptado a la vida terrestre

Los crocodilianos, como se conocen en conjunto las 21 especies de lagartos y cocodrilos, se encuentran en aguas costeras y de tierra dentro de las regiones más calientes de la Tierra. Están bien adaptados al modo de vida acuático, con ojos y fosas nasales ubicados sobre la cabeza, de modo que pueden permanecer sumergidos durante mucho tiempo mientras la porción más alta de la cabeza sobresale de la superficie del agua. Los crocodilianos tienen fuertes

terrestres, y por consiguiente a una gran diversidad de toxinas ambientales.

Los huevos de los anfibios también pueden resultar dañados por la luz ultravioleta (UV), de acuerdo con las investigaciones realizadas por Andrew Blaustein, un ecólogo de la Oregon State University (Universidad Estatal de Oregon). Blaustein demostró que los huevos de algunas especies de ranas del noroeste del Pacífico son sensibles a la luz ultravioleta y que las especies más sensibles son las que están disminuyendo de manera más drástica. Por desgracia, muchas regiones de la Tierra están sujetas a niveles cada vez más intensos de radiación UV, porque los contaminantes atmosféricos han provocado el adelgazamiento de la capa protectora de ozono.

Otra tendencia inquietante que se observa entre las ranas y los sapos es el aumento de la incidencia de individuos con deformaciones grotescas. Los investigadores de la Environmental Protection Agency, EPA (Agencia de Protección Ambiental) de Estados Unidos, demostraron recientemente que las ranas en desarrollo expuestas a niveles naturales actuales de luz UV crecían con las extremidades deformadas con más frecuencia que las que estaban protegidas contra los rayos UV. Otros investigadores demostraron que las deformidades son más frecuentes en las ranas expuestas a bajas concentraciones de los pesticidas de uso común. Además, hay creciente evidencia que sugiere que algunas deformidades (especialmente la más común, la aparición de una extremidad adicional) son causadas por infecciones parasitarias durante el desarrollo embrionario. Muchas ranas con una extremidad adicional están infectadas con un gusano plano parásito, y los investigadores han demostrado que los renacuajos infectados experimentalmente con gusanos planos se desarrollaron hasta convertirse en adultos deformes. ¿Por qué los parásitos, que han coexistido tanto tiempo con las ranas, súbitamente comenzaron a causarles tantas deformaciones? Una explicación probable es que la exposición a la radiación UV, y a los pesticidas y herbicidas, ha debilitado la respuesta inmunitaria de las ranas. Un sistema inmunitario comprometido deja a un renacuajo en desarrollo más vulnerable a las infecciones parasitarias.

▲ **FIGURA E24-1 Anfibios en peligro** El sapo corroboree está desapareciendo rápidamente de su nativa Australia. La delgada piel, permeable al agua y a los gases, de ranas y sapos (el recubrimiento gelatinoso alrededor de sus huevos), los hace vulnerables a los contaminantes del aire y del agua.

Muchos científicos piensan que las dificultades por las que atraviesan los anfibios son indicio de un deterioro general de la capacidad del planeta para sustentar la vida. Según este razonamiento, los muy sensibles anfibios están advirtiendo de forma temprana acerca de la degradación ambiental que terminará por afectar también a los organismos más resistentes. Igualmente preocupante es la observación de que los anfibios no sólo son indicadores sensibles de la salud de la biosfera, sino también son componentes importantísimos de muchos ecosistemas. Ellos pueden mantener bajo control las poblaciones de insectos, y a la vez servir como alimento a carnívoros más grandes. Su disminución trastornará aún más el equilibrio de estas delicadas comunidades.

mandíbulas y dientes cónicos que utilizan para triturar y matar peces, aves, mamíferos, tortugas y anfibios para alimentarse.

El cuidado paternal está muy arraigado en los crocodilianos, ya que la hembra entierra los huevos en nidos de lodo. Los padres vigilan el nido hasta que las crías rompen el cascarón, y luego transportan en sus bocas a los juveniles recién nacidos, para llevarlos a un lugar seguro dentro del agua. Las crías permanecen con la madre durante varios años.

Las tortugas tienen caparazones protectores

Las 240 especies de tortugas ocupan una diversidad de hábitats, incluidos desiertos, arroyos, estanques y océanos. Esta variedad de hábitats ha impulsado una diversidad de adaptaciones, pero todas las tortugas están protegidas por un caparazón duro que está fusionado con las vértebras, costillas y clavículas. Las tortugas carecen de dientes, pero en su lugar evolucionaron un pico córneo. Éste lo utilizan para comer varios alimentos; algunas tortugas son carnívoras, otras son herbívoras y otras más son carroñeras. La tortuga más grande, la tortuga gigante, habita en los océanos y puede crecer hasta alcanzar dos metros o más de longitud; se alimenta principalmente de medusas. Las tortugas gigantes y otras tortugas marinas deben regresar a tierra firme para desovar, y a menudo realizan migraciones extraordinariamente largas para llegar a las playas donde entierran los huevos en la arena.

Las aves son reptiles con plumaje

Un grupo muy característico de reptiles es el de las aves (**FIGURA 24-12**). Aunque las 9,600 especies de aves tradicionalmente se han clasificado como un grupo aparte de los reptiles, los biólogos han demostrado que las aves son en realidad un subconjunto de los reptiles (*véase* la página 349 para una explicación más completa). Las primeras aves aparecieron en el registro fósil hace aproximadamente 150 millones de años (**FIGURA 24-13**) y se diferencian de otros reptiles por el plumaje, que en esencia es una versión enormemente especializada de las escamas corporales de los reptiles. Las aves modernas conservan escamas en sus patas, un testimonio de la ascendencia que comparten con el resto de los reptiles.

En la anatomía y fisiología de las aves predominan las adaptaciones que les permiten volar. En particular, las aves son excepcionalmente ligeras en relación con su tamaño. Sus huesos huecos reducen el peso del esqueleto del ave, y muchos huesos presentes en otros reptiles se perdieron en el curso de la evolución o se fundieron con otros huesos. Los órganos reproductores se reducen considerablemente durante los periodos cuando no hay

(a) Colibrí

(b) Fragata

(c) Avestruz

▲ **FIGURA 24-12 Diversidad de las aves** **(a)** El delicado colibrí bate sus alas aproximadamente 60 veces por segundo y pesa alrededor de cuatro gramos. **(b)** Este joven pájaro fragata, un piscívoro de las islas Galápagos, ya casi no cabe en su nido. **(c)** El avestruz, la más grande de todas las aves, pesa más de 135 kilogramos; sus huevos pesan más de 1.5 kilogramos.

PREGUNTA Aunque el ancestro de todas las aves podía volar, muchas especies de aves, como el avestruz, no pueden. ¿Por qué supones que la incapacidad de volar evolucionó de forma repetida entre las aves?

▲ **FIGURA 24-13 Archaeopteryx, el ave conocida más antigua** Un *Archaeopteryx* se conserva en esta piedra caliza de 150 millones de años de antigüedad. Las plumas, una característica única de las aves, se distinguen con toda claridad; pero también son evidentes rasgos característicos de los ancestros de las aves: a diferencia de un ave moderna, el *Archaeopteryx* tenía dientes, una cola y garras en sus extremidades posteriores.

apareamiento, y las aves hembras tienen un solo ovario, con lo cual su peso es aún menor. Las plumas constituyen extensiones ligeras de las superficies de alas y cola que brindan la sustentación y el control necesarios para el vuelo; las plumas también brindan al cuerpo una protección ligera y aislamiento térmico. El sistema nervioso de las aves satisface las exigencias especiales del vuelo con una extraordinaria coordinación y equilibrio, que se combina con la agudeza visual.

Las aves también pueden mantener temperaturas corporales suficientemente elevadas para permitir que sus músculos y procesos metabólicos trabajen con máxima eficiencia, lo que suministra la potencia necesaria para volar, cualquiera que sea la temperatura exterior. Esta capacidad fisiológica para mantener la temperatura interna, que por lo regular es más alta que la ambiental, es característica tanto de aves como de mamíferos, que en consecuencia a veces se les describe como de sangre caliente o endotérmicos.

En contraste, la temperatura corporal de los animales ectotérmicos (de sangre fría; invertebrados, peces, anfibios y reptiles distintos a las aves) varía con la temperatura ambiental, aunque dichos animales ejercen cierto control sobre su temperatura corporal por medio de su comportamiento (por ejemplo, tomando el sol o buscando la sombra).

Los animales de sangre caliente como las aves tienen una alta tasa metabólica, la cual aumenta su demanda de energía y requiere una oxigenación eficiente de los tejidos. Por consiguiente, las aves deben comer con frecuencia y poseen adaptaciones circulatorias y respiratorias que ayudan a satisfacer la necesidad de eficiencia. El corazón de las aves tiene cuatro cámaras, lo que evita la mezcla de sangre oxigenada con la desoxigenada. El aparato respiratorio de las aves se complementa con sacos de aire que aportan una dotación continua de aire oxigenado a los pulmones, aun cuando el ave exhale.

¿Te has preguntado...?

cuáles vertebrados han ido al espacio?

Los seres humanos han caminado en la Luna y ahora viajan de manera casi rutinaria en órbita alrededor de la Tierra. Pero antes de que se hubiera lanzado por primera ocasión a una persona al espacio, se enviaron a otros animales, para asegurarse de que un cuerpo vertebrado podría sobrevivir a tales viajes. En las décadas de 1940 y 1950 se enviaron al espacio monos *M. rhesus*, ratones y perros, como pasajeros a bordo de misiles. El primer ser vivo en orbitar la Tierra fue Laika, una perra que estuvo a bordo del satélite soviético *Sputnik 2* durante su histórico viaje en noviembre de 1957. En las décadas siguientes, el equipo de viajeros espaciales vertebrados creció para incluir docenas de cerdos, monos y ratones, así como gatos, ratones, chimpancés y varias especies de tortugas, ranas, peces y salamandras. Muchos de estos viajeros animales, en especial en los primeros días de los viajes espaciales, no sobrevivieron a la experiencia. Sin embargo, sin sus sacrificios, el viaje al espacio del ser humano no habría sido posible.

Los mamíferos amamantan a su descendencia

Una rama del árbol evolutivo de los tetrápodos dio origen a un grupo que desarrolló pelo y divergió para constituir a los mamíferos (*Mammalia*). Éstos aparecieron por primera vez hace aproximadamente 250 millones de años, pero no se diversificaron ni llegaron a predominar en la Tierra sino hasta que se extinguieron los dinosaurios hace cerca de 65 millones de años. En la mayoría de los mamíferos, el pelaje protege y aísla al cuerpo caliente. Al igual que las aves, lagartos y cocodrilos, los mamíferos tienen un corazón de cuatro cámaras que incrementa la cantidad de oxígeno que llega a los tejidos. Como sus patas evolucionaron para correr y no para reptar, los mamíferos son veloces y ágiles.

Los mamíferos se llaman así porque producen leche por medio de las **glándulas mamarias** que utilizan todas las hembras de esta clase para amamantar a sus crías. Además de estas glándulas únicas, el cuerpo de los mamíferos tiene glándulas sudoríparas, odoríferas y sebáceas (productoras de aceite), ninguna de las cuales se encuentra en otros vertebrados. El sistema nervioso de los mamíferos ha contribuido de manera significativa a su éxito de este filum, al hacer posible su adaptación conductual a los cambios ambientales. El cerebro de los mamíferos está más desarrollado que en cualquier otro grupo de vertebrados, lo que les confiere curiosidad inigualable y capacidades para el aprendizaje. Su cerebro tan desarrollado permite a los mamíferos alterar su comportamiento con base en la experiencia, lo que les ayuda a sobrevivir en un entorno cambiante. Los periodos relativamente largos de cuidado paternal después del nacimiento permiten a algunos mamíferos aprender bastante bajo la guía de los progenitores. Los seres humanos y otros primates son buenos ejemplos de ello. De hecho, el gran cerebro de los seres humanos ha sido el factor principal que los ha conducido al dominio del planeta Tierra.

Las 4,600 especies de mamíferos incluyen tres grandes linajes evolutivos: monotremas, marsupiales y mamíferos placentarios.

Los monotremas son mamíferos que ponen huevos

A diferencia de otros mamíferos, los **monotremas** ponen huevos en lugar de dar a luz a crías vivas. Este grupo incluye sólo tres especies: el ornitorrinco y dos especies de animales con púas que se alimentan de hormigas, conocidos también como equidnas (FIGURA 24-14). Los monotremas se encuentran sólo en Australia (el ornitorrinco y el equidna de nariz corta) y en Nueva Guinea (el equidna de nariz larga).

Los equidnas son terrestres y se alimentan de insectos o lombrices que encuentran al escarbar la tierra. Los ornitorrincos buscan alimento en el agua y se sumergen en ella para atrapar pequeños vertebrados e invertebrados. El cuerpo del ornitorrinco está bien adaptado a este modo de vida acuático, con una forma hidrodinámica, patas membranosas, una cola ancha y un hocico carnoso como de pato que le sirve para localizar el alimento.

Los huevos de los monotremas tienen cascarón con aspecto parecido al del cuero, y la madre los incuba de 10 a 12 días. Los equidnas tienen una bolsa especial para incubar los huevos, pero los huevos del ornitorrinco se incuban entre la cola de la madre y su abdomen. Los monotremas recién nacidos son pequeños e indefensos y se alimentan de la leche que secreta la madre. Sin embargo, los monotremas carecen de pezones. La leche que producen las glándulas mamarias escurre de los conductos del abdomen de la madre y moja la piel que está alrededor de ellos; entonces las crías lamen la leche.

La diversidad de los marsupiales alcanza su punto máximo en Australia

En todos los mamíferos, excepto en los monotremas, los embriones se desarrollan en el útero, un órgano muscular que está en el aparato reproductor femenino. El revestimiento del útero se combina con membranas derivadas del embrión para formar la **placenta**, una estructura que permite el intercambio de gases, nutrimentos y desechos entre los sistemas circulatorios de la madre y del embrión.

En los **marsupiales**, el embrión se desarrolla dentro del útero, pero sólo durante un breve periodo. Las crías de los marsupiales nacen en una etapa inmadura de desarrollo. Inmediatamente después del nacimiento, reptan hacia un pezón, lo sujetan firmemente y se nutren de la leche para completar su desarrollo. En la mayoría de las especies de marsupiales, mas no en todas, el desarrollo postnatal tiene lugar dentro de una bolsa protectora.

Solamente una especie de marsupiales, la zarigüeya de Virginia, es nativa de América del Norte. La mayoría de las 275

(a) Ornitorrinco

(b) Equidna (hormiguero espinoso)

▲ FIGURA 24-14 **Monotremas** **(a)** Los monotremas, como este ornitorrinco, ponen huevos coriáceos (es decir, con aspecto de cuero) parecidos a los de los reptiles. Los ornitorrincos viven en madrigueras que excavan a orillas de ríos, lagos o arroyos. **(b)** Las extremidades cortas y garras gruesas de los equidnas (también conocidos como "hormigueros espinosos") les ayudan a desenterrar insectos y lombrices con los que se alimentan. Las duras espinas que cubren el cuerpo de estos animales son en realidad pelaje modificado.

(a) Wallaby

(b) Wombat

(c) Demonio de Tasmania

▲ **FIGURA 24-15 Marsupiales** **(a)** Los marsupiales, como el wallaby, dan a luz a crías extremadamente inmaduras, que se desarrollan dentro de la bolsa protectora de la madre. **(b)** El wombat es un marsupial que vive en madriguera, cuya bolsa se abre hacia la parte posterior del cuerpo para evitar que entre el polvo y los desechos al cavar el túnel de su madriguera. Uno de los depredadores del wombat **(c)** es el demonio de Tasmania, el marsupial carnívoro más grande.

(a) Ballena

(b) Murciélago

(c) Guepardo

(d) Orangután

◀ **FIGURA 24-16 Diversidad de los mamíferos placentarios** **(a)** Esta ballena jorobada le da un impulso a su cría. **(b)** Un murciélago, el único mamífero que realmente es capaz de volar, se orienta de noche mediante una especie de sonar. Sus largas orejas le ayudan a percibir los ecos de sus agudos chillidos que rebotan en los objetos cercanos. **(c)** Los mamíferos deben su nombre a las glándulas mamarias con las que las hembras alimentan a sus crías, como esta madre guepardo. **(d)** Los orangutanes son simios inteligentes y agradables que habitan los bosques pantanosos de ciertas regiones del trópico y están en peligro de extinción, debido a la caza de que son objeto y a la destrucción de su hábitat.

especies de marsupiales se encuentran en Australia, donde los marsupiales, como los canguros, han llegado a ser el emblema de esta isla continente. Los canguros son los marsupiales más grandes y llamativos de Australia; la especie más grande, el canguro rojo, puede alcanzar una altura de más de dos metros y es capaz de dar saltos de nueve metros de longitud cuando se desplaza con máxima rapidez. Aunque los canguros son quizá los marsupiales más conocidos, el grupo abarca especies con una gama de tamaños, formas y modos de vida, incluidos koalas, wombats y demonios de Tasmania (**FIGURA 24-15**).

Los mamíferos placentarios habitan en tierra, aire y mar

La mayoría de las especies de mamíferos son **placentarias**, y se llaman así porque su placenta es mucho más compleja que la de los marsupiales. Comparados con los marsupiales, los mamíferos placentarios conservan a sus crías en el útero durante periodos mucho más prolongados, de manera que las crías completan su desarrollo embrionario antes de nacer.

Los mamíferos placentarios evolucionaron en una extraordinaria diversidad de formas. Murciélagos, topos, impalas, ballenas, focas, monos y guepardos ejemplifican la radiación de los mamíferos hacia casi todos los hábitats, con cuerpos perfectamente adaptados a sus diversos modos de vida (**FIGURA 24-16**). Los grupos más grandes de mamíferos placentarios, en términos de número de especies, son los murciélagos y los roedores.

Los roedores representan casi 40% de todas las especies de mamíferos. La mayoría de las especies de roedores son ratas o ratones, pero el grupo también incluye ardillas, cricetos, cobayas, puercos espín, castores, marmotas, tamias (ardillas listadas) y arvicolinos (ratones de campo). El roedor más grande, el capibara, se encuentra en América del Sur y puede llegar a pesar hasta 50 kilogramos. La carne de capibara se consume bastante en América del Sur, en su mayor parte como producto de la caza, pero cada vez más a partir de animales criados en ranchos.

Cerca de 20% de las especies de mamíferos son murciélagos, los únicos mamíferos que evolucionaron alas y capacidad para volar. Los murciélagos son nocturnos y durante el día descansan en cuevas, hendiduras de rocas, árboles o incluso en las casas de los seres humanos. La mayoría de las especies de murciélagos evolucionaron adaptaciones para alimentarse de un tipo de alimento en particular. Algunos comen frutas; otros se alimentan del néctar de las flores que se abren durante la noche. La mayoría de los murciélagos son depredadores, incluidas las especies que cazan ranas, peces e incluso otros murciélagos. Algunas especies (los vampiros) subsisten por completo de la sangre que chupan de incisiones que hacen en la piel de los mamíferos o aves cuando están dormidos. Sin embargo, la mayoría de los murciélagos depredadores se alimentan de insectos voladores, a los que detectan mediante ecolocalización. En la ecolocalización, el murciélago emite pulsos cortos de sonido con alta frecuencia (demasiado agudas para el oído humano). Los sonidos rebotan en los objetos que hay alrededor y producen eco, que el murciélago escucha y utiliza para identificar y localizar a sus presas.

Estudio de caso otro vistazo

Historia de un pez

Después del descubrimiento del celacanto por parte de Marjorie Courtney-Latimer, J.L.B. Smith se dedicó a buscar más especímenes de celacanto en las aguas de Sudáfrica. No encontró ninguno, sino hasta 1952, cuando unos pescadores de la isla Comoros, al leer los volantes que ofrecían una recompensa a quien encontrara un celacanto, se pusieron en contacto con Smith para darle la noticia de que tenían un ejemplar. Smith voló de inmediato a Comoros, y se dice que lloró de alegría cuando tomó entre sus manos el ejemplar de celacanto de 40 kilogramos que lo esperaba.

Desde entonces, los pescadores han atrapado cerca de 200 celacantos, en su mayoría en aguas de la isla Comoros, aunque también alrededor del cercano Madagascar y frente a las costas de Mozambique y Sudáfrica. Los científicos pensaban que el hábitat de este pez estaba restringido a una zona relativamente pequeña del océano Índico occidental; por tanto se generó un verdadero revuelo cuando algunos ejemplares se descubrieron en Indonesia, a unos 9,600 kilómetros de distancia. Las pruebas de ADN mostraron que estos celacantos indonesios eran miembros de una segunda especie.

Aunque los especímenes de celacantos han revelado bastante información acerca de su anatomía, su hábitat y su comportamiento todavía permanecen en el misterio. Las observaciones de las investigaciones submarinas sugieren que los celacantos pasan mucho tiempo metidos en cuevas y debajo de formaciones rocosas a profundidades de entre 100 y 400 metros. La localización por radio sugiere que pueden aventurarse a salir a mar abierto por las noches, probablemente en busca de alimento. Casi todos los ejemplares observados (o atrapados) miden cuando menos 90 cm de longitud, lo cual sugiere que los especímenes juveniles deben viajar a lugares muy retirados de las poblaciones principales de adultos para poder madurar, aunque todavía no se descubren dichos lugares.

Las poblaciones conocidas de celacantos son pequeñas y consisten de unos cuantos cientos de individuos, pero al parecer esta cifra va en declive. Parte de esta reducción se debe a la pesca, aunque los celacantos se capturan básicamente por accidente, cuando los pescadores buscan especies de mayor aceptación comercial. Los esfuerzos de conservación desplegados en Sudáfrica y en Comoros se enfocan principalmente a introducir métodos de pesca que reduzcan las probabilidades de capturar celacantos por accidente.

Considera esto

Muchos relatos acerca de los celacantos se refieren a ellos como "fósiles vivientes", un término que también se aplica a lagartos, árboles ginkgo, cangrejos herradura (cacerolitas de mar) y otras especies cuya apariencia moderna es semejante a la de los fósiles. Esta designación de fósiles vivientes significa que estos organismos evolucionaron muy poco durante un periodo muy largo. ¿Piensas que ésta es una afirmación precisa? ¿Es correcto decir que los "fósiles vivientes" han evolucionado más lentamente o han sufrido menos cambios evolutivos que otras especies?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

24.1 ¿Cuáles son las características distintivas de los cordados?

Todos los cordados poseen un notocordio, un cordón nervioso dorsal hueco, hendiduras branquiales faríngeas y una cola post-anal en alguna etapa de su desarrollo.

24.2 ¿Cuáles clados constituyen a los cordados?

El Filum Chordata incluye tres clados: anfioxos, tunicados y craneados. Los anfioxos son invertebrados que se alimentan mediante filtración y viven parcialmente enterrados en lechos marinos arenosos. Los tunicados también son invertebrados que se alimentan mediante filtración e incluyen las ascidias sésiles y las salpas móviles. Los craneados incluyen a todos los animales con cráneo: mixinos y vertebrados. Los mixinos son craneados sin mandíbula, parecidos a anguilas, que carecen de columna vertebral y, en consecuencia, no son vertebrados.

24.3 ¿Cuáles son los principales grupos de vertebrados?

Las lampreas son animales vertebrados sin mandíbulas; las especies de lampreas más conocidas son parásitos de los peces.

La mayoría de los anfibios tienen pulmones simples para respirar aire. La mayoría están confinados a hábitats terrestres relativamente húmedos debido a su necesidad de conservar húmeda su piel, a que su fecundación es externa, y a que sus huevos y larvas se desarrollan en el agua.

Los reptiles, con pulmones bien desarrollados, piel seca cubierta con escamas relativamente impermeables, fecundación interna y huevos amnióticos que tienen su propia dotación de agua, están bien adaptados a los hábitats terrestres más secos. Un grupo de reptiles, las aves, tienen adaptaciones adicionales, como una elevada temperatura corporal, que permiten que los músculos respondan con rapidez sin importar la temperatura ambiental. El cuerpo de las aves está diseñado para volar, ya que tienen plumaje, huesos ligeros, sistema circulatorio y aparato respiratorio eficientes, y ojos bien desarrollados.

Los mamíferos tienen pelaje aislante y (excepto por los mamíferos monotremas) dan a luz a crías vivas que se alimentan con leche. El sistema nervioso de los mamíferos es el más complejo del reino animal, lo que les brinda la capacidad para aprender mejor, y les ayuda a adaptarse a los cambios ambientales.

Términos clave

amnios *455*
cartílago *448*
cola post-anal *447*
columna vertebral *450*
cordón nervioso *447*
craneado *448*
glándula mamaria *459*
hendidura branquial faríngea *447*
huevo amniótico *455*
marsupial *459*
monotrema *459*
notocordio *447*
placenta *459*
placentaria *461*
vertebrado *450*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. En los cordados, el cordón nervioso es _____ y corre a lo largo del lado _____ del cuerpo. Durante al menos una etapa de la vida de un cordado, tiene una cola que se extiende más allá de su _____ y su cuerpo se vuelve rígido mediante uno _____ que corre a lo largo de su longitud.
2. Los animales que son cordados mas no vertebrados incluyen _____, _____ y _____. Los craneados son animales que tienen _____. Los animales que son craneados mas no vertebrados incluyen _____.
3. Tanto branquias como pulmones están presentes en los _____ adultos. Tiburones y mantarrayas tienen es queletos internos compuestos por_____. El grupo vertebrado con mayor número de especies es el de _____. Las lampreas tienen dientes pero carecen de _____.
4. Entre los grupos de tetrápodos, el pelo se encuentra en _____; la piel es un órgano respiratorio en _____; los huevos amnióticos con cascarón se encuentran en _____; las larvas acuáticas con branquias se encuentran en _____.
5. Los únicos mamíferos que ponen huevos son _____. Los únicos vertebrados que regeneran las extremidades perdidas son _____. Los únicos mamíferos con capacidad para volar son _____.

Preguntas de repaso

1. Describe brevemente cada una de las siguientes adaptaciones y explica la importancia adaptativa de cada una: columna vertebral, mandíbulas, extremidades, huevo amniótico, plumas, placenta.
2. Elabora una lista con los grupos de vertebrados que presenten las siguientes características:
   a. Esqueleto de cartílago
   b. Corazón con dos cámaras
   c. Huevo amniótico
   d. Sangre caliente
   e. Corazón con cuatro cámaras
   f. Placenta
   g. Pulmones complementados con sacos de aire
3. Menciona cuatro características distintivas de los cordados.
4. Describe las formas en que los anfibios se adaptaron a la vida terrestre. ¿En qué formas los anfibios todavía están restringidos a un ambiente acuoso o húmedo?
5. Menciona las adaptaciones que diferencian a los reptiles de los anfibios y que ayudan a los reptiles a adaptarse a la vida en ambientes terrestres secos.
6. Menciona las adaptaciones de las aves que contribuyen a su capacidad para volar.
7. ¿En qué difieren los mamíferos de las aves y qué adaptaciones comparten?
8. ¿Cómo contribuyó el sistema nervioso de los mamíferos a su éxito?

Aplicación de conceptos

1. ¿Los mixinos son vertebrados o invertebrados? ¿En qué características te basaste para contestar esta pregunta? ¿Es importante que puedas ubicarlos en una categoría u otra? ¿Por qué?
2. ¿La disminución de las poblaciones de anfibios debe preocupar a los seres humanos? ¿Y el incremento de las deformidades en las ranas? ¿Por qué es importante comprender las causas de estos fenómenos?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

UNIDAD 4

Comportamiento y ecología

Quienes tienen posibilidad de observarlos, quedan cautivados por sus brillantes colores y etérea belleza; los arrecifes de coral se hallan entre los ecosistemas más diversos, productivos y frágiles de la Tierra.

Comportamiento animal

Capítulo 25

▲ Tanto el macho de esta mosca escorpión como este humano son excepcionalmente atractivos para las hembras de sus especies. El secreto de su atractivo sexual quizá se halla en que ambos tienen cuerpos muy simétricos.

Estudio de caso

Sexo y simetría

¿QUÉ HACE *SEXY* A UN HOMBRE? De acuerdo con un creciente número de investigaciones hechas al respecto, es su simetría. La preferencia sexual de las hembras por machos simétricos se documentó en primera instancia en insectos. Por ejemplo, el biólogo Randy Thornhill descubrió que la simetría predice con precisión el éxito reproductivo de los machos de las moscas escorpión japonesas (*véase* la fotografía en detalle). En los experimentos y observaciones de Thornhill, los machos más exitosos fueron aquellos cuyas alas izquierda y derecha eran iguales o casi iguales en longitud. Los machos con un ala más larga que la otra tenían menos probabilidad de copular; de hecho, cuanto mayor era la diferencia entre las dos alas, menor era la probabilidad de éxito.

El trabajo de Thornhill con moscas escorpión lo llevó a preguntarse si los efectos de la simetría de los machos también se aplicaban a los seres humanos. Para poner a prueba la hipótesis de que las hembras humanas encuentran más atractivos a los machos simétricos, Thornhill y sus colegas comenzaron por medir la simetría en algunos machos adultos jóvenes. Cada grado de simetría del hombre se valoraba mediante mediciones de la longitud de sus orejas y el ancho de su pie, tobillo, mano, muñeca, codo y oreja. A partir de estas mediciones, los investigadores derivaron un índice que resumía el grado en el que el tamaño de estas características difería entre los lados derecho e izquierdo del cuerpo.

Después, los investigadores reunieron en un panel de observadores a mujeres heterosexuales que no estaban al tanto de la naturaleza del estudio y les mostraron fotografías de los rostros de los hombres medidos. Tal como lo predijo la hipótesis de los investigadores, el panel juzgó a los hombres más simétricos como los más atractivos. Al parecer, para las mujeres el atractivo de un hombre se correlaciona con su simetría corporal.

¿Por qué las hembras preferirían machos simétricos? Considera esta pregunta conforme lees acerca del comportamiento animal.

De un vistazo

Estudio de caso Sexo y simetría

25.1 ¿Cómo difieren los comportamientos innatos de los aprendidos?

Los comportamientos innatos no requieren experiencia previa
Los comportamientos aprendidos se modifican con la experiencia
No hay una distinción clara entre los comportamientos innatos y los aprendidos

25.2 ¿Cómo se comunican los animales?

La comunicación visual es más efectiva a distancias cortas
La comunicación mediante sonidos es efectiva a través de distancias más largas
Los mensajes químicos persisten más tiempo pero son difíciles de variar

Enlaces con la vida diaria Buscadores de minas

La comunicación mediante contacto ayuda a establecer lazos sociales

25.3 ¿Cómo compiten los animales por los recursos?

El comportamiento agresivo ayuda a asegurar los recursos
Las jerarquías de dominio ayudan a controlar las interacciones agresivas
Los animales pueden defender territorios que contienen recursos

25.4 ¿Cómo encuentran pareja los animales?

Las señales codifican el sexo, la especie y la calidad individual

Estudio de caso continuación Sexo y simetría

25.5 ¿Por qué juegan los animales?

Los animales juegan solos o con otros animales
El juego favorece el desarrollo del comportamiento

25.6 ¿Qué tipos de sociedades forman los animales?

La vida en grupo tiene ventajas y desventajas
La socialización varía entre las especies
La formación de grupos con parientes promueve la evolución del altruismo
Las abejas melíferas viven en sociedades con estructura rígida
Las ratas topo lampiñas forman una sociedad compleja de vertebrados

25.7 ¿La biología puede explicar el comportamiento humano?

El comportamiento de los recién nacidos tiene un gran componente innato
Los seres humanos jóvenes adquieren fácilmente el lenguaje
Los comportamientos compartidos por diversas culturas pueden ser innatos
Los seres humanos pueden responder a las feromonas

Estudio de caso continuación Sexo y simetría

Los estudios de gemelos revelan componentes genéticos del comportamiento
La investigación biológica del comportamiento humano es controvertida

Estudio de caso otro vistazo Sexo y simetría

25.1 ¿CÓMO DIFIEREN LOS COMPORTAMIENTOS INNATOS DE LOS APRENDIDOS?

Un **comportamiento** es cualquier actividad observable de un animal viviente. Por ejemplo, una polilla vuela hacia una luz brillante, una abeja vuela hacia una taza de agua azucarada, y una mosca doméstica vuela hacia un trozo de carne en putrefacción. Los pájaros azulejos cantan, los lobos aúllan y las ranas croan. Las cabras montañesas hacen chocar sus cabezas en el ritual del combate; los chimpancés se acicalan mutuamente; las hormigas atacan a una termita que se aproxima a un hormiguero. Los seres humanos bailan, practican deportes y declaran guerras. Si el observador casual ve muchos ejemplos de comportamiento animal cada día, el observador cuidadoso encuentra un número virtualmente ilimitado de comportamientos fascinantes.

Los comportamientos innatos no requieren experiencia previa

Los comportamientos **innatos** se realizan de manera razonablemente completa, incluso la primera vez que un animal con la edad y estado motivacional adecuados encuentra un estímulo particular (por ejemplo, el estado motivacional adecuado para alimentarse sería el hambre). Los científicos pueden demostrar que un comportamiento es innato al privar a un animal de la oportunidad de aprenderlo. Por ejemplo, las ardillas rojas, que en la vida silvestre entierran nueces durante el otoño para recuperarlas en el invierno, pueden criarse desde el nacimiento en una jaula con dieta líquida, lo que les priva de la experiencia en relación con las nueces: excavar o enterrar. No obstante, cuando se le presenten nueces por primera vez, las llevará a una esquina de su jaula y luego realizará movimientos de encubrimiento y golpecitos con las patas delanteras, lo que demuestra que el enterramiento de nueces es un comportamiento innato.

Algunos comportamientos innatos también pueden reconocerse porque ocurren inmediatamente después del nacimiento, antes de que se presente cualquier oportunidad de aprendizaje. Considera, por ejemplo, al cucú común, una especie de ave en la que las hembras ponen sus huevos en los nidos de otras especies de aves para que éstos se conviertan, sin darse cuenta, en sus padres adoptivos. Poco después de que un cucú sale del cascarón, el polluelo realiza el comportamiento innato de arrojar del nido a los huevos (o polluelos); de esta manera elimina a quienes competirían con él por alimento (**FIGURA 25-1**).

Los comportamientos aprendidos se modifican con la experiencia

En muchas circunstancias, la selección natural puede favorecer los comportamientos innatos. Por ejemplo, para el polluelo de la gaviota es una clara ventaja picar el pico de su padre tan pronto como sale del cascarón, porque el picoteo estimula al padre a alimentar al polluelo. Pero en otras circunstancias, los patrones de comportamiento rígidos pueden ser menos útiles. Veamos: si a un macho de tordo alirrojo se le presenta una hembra disecada de tordo, lo más probable es que trate de copular con el ave disecada, un comportamiento que

(a) Un polluelo de cucú arroja un huevo

(b) Un padre adoptivo alimenta a un cucú

▲ **FIGURA 25-1 Comportamiento innato (a)** El polluelo de cucú, a horas de salir del cascarón y antes de que sus ojos se abran, arroja del nido a los huevos de sus padres adoptivos. **(b)** Los padres, en respuesta al estímulo de la gran boca abierta del polluelo de cucú, alimentan al polluelo, sin percatarse de que no está emparentado con ellos.

PREGUNTA El polluelo de cucú se beneficia de su comportamiento innato, pero el padre adoptivo se daña con su respuesta innata al ruego del polluelo de cucú. ¿Por qué la selección natural no ha eliminado este comportamiento innato desventajoso?

obviamente no producirá descendencia. En muchas situaciones, un comportamiento con cierto grado de flexibilidad resulta ventajoso.

La capacidad de hacer cambios en el comportamiento con base en la experiencia se llama **aprendizaje**. Esta definición aparentemente simple abarca una amplia gama de fenómenos. A partir del aprendizaje, un sapo evita insectos con mal sabor, una musaraña bebé sabe cuál adulto es su madre, los seres humanos hablan idiomas, y un gorrión se guía por las estrellas para navegar. Cada uno de los muchos ejemplos de aprendizaje animal representa el resultado de una historia evolutiva única, de modo que el aprendizaje es tan diverso como los mismos animales. No obstante, puede ser útil categorizar los tipos de aprendizaje, en tanto se tenga en mente que las categorías son sólo guías aproximadas; muchos ejemplos de aprendizaje no encajarán muy bien en ninguna categoría.

La habituación es un declive en la respuesta ante un estímulo repetitivo

Una forma común de aprendizaje simple es la **habituación**, que se define como un declive en la respuesta ante un estímulo repetitivo. La capacidad para habituarse evita que un animal desperdicie su energía y atención en estímulos irrelevantes. Esta forma de aprendizaje la muestran incluso los animales más simples. Por ejemplo, una anémona de mar retraerá sus tentáculos cuando se le toque, pero gradualmente dejará de retraerlos si se le toca repetidamente (FIGURA 25-2).

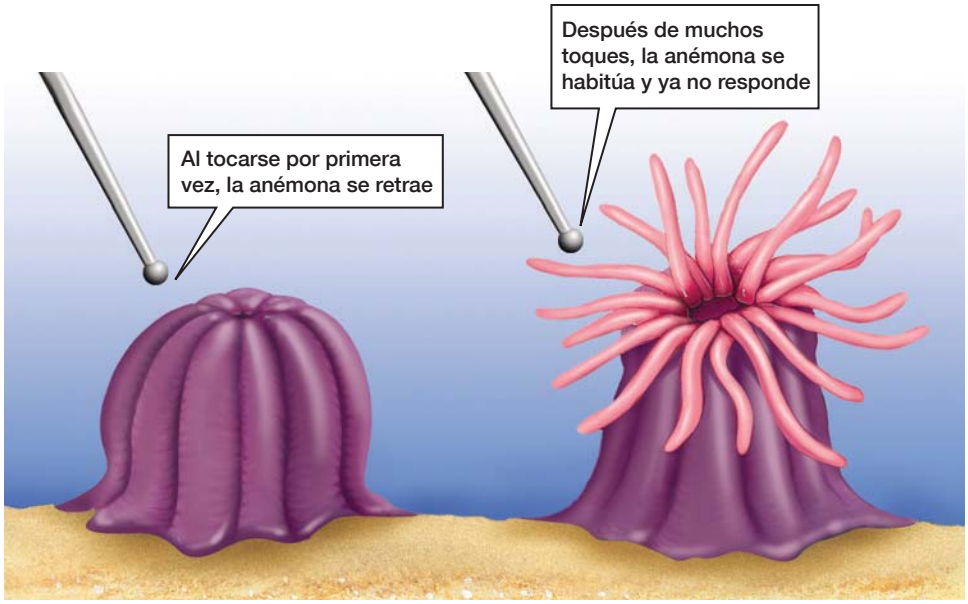
La capacidad para habituarse es claramente adaptativa. Si una anémona de mar se retrajera cada vez que la rozara un trozo de lirio marino ondulante, el animal desperdiciaría gran cantidad de energía, y su postura retraída le evitaría atrapar alimento. Los seres humanos se habitúan a muchos estímulos; quienes viven en las ciudades se habitúan a los sonidos del tráfico nocturno, así como quienes viven en el campo se habitúan a los coros de grillos y ranas arbóreas. Ante una exposición inicial, cada uno puede encontrar que el hábitat del otro es insoportablemente ruidoso, pero con el tiempo cada uno se habitúa.

El condicionamiento es una asociación aprendida entre un estímulo y una respuesta

Una forma más compleja de aprendizaje es el **aprendizaje por ensayo y error**, en el que los animales adquieren a través de la experiencia respuestas nuevas y adecuadas a los estímulos. Muchos animales se enfrentan con recompensas y castigos que ocurren de manera natural, y pueden aprender a modificar sus respuestas a ellos. Por ejemplo, un sapo hambriento que captura a una abeja aprende rápidamente a evitar encuentros futuros con las abejas. Después de una sola experiencia con un aguijón en la lengua, un sapo ignora a las abejas e incluso a otros insectos que se le parezcan.

El aprendizaje por ensayo y error es un factor importante en el desarrollo del comportamiento de muchas especies animales y con frecuencia ocurre durante el juego y el comportamiento exploratorio. Este tipo de aprendizaje también tiene un papel clave en el comportamiento humano al permitir, por ejemplo, que un niño sepa cuáles alimentos saben bien o mal, que una estufa puede estar caliente y que no debe jalar la cola a un gato.

Algunas propiedades interesantes del aprendizaje por ensayo y error se han revelado mediante una técnica de laboratorio conocida como **condicionamiento operante**. Durante el condicionamiento operante, un animal aprende a realizar un comportamiento (como empujar una palanca o picar un botón) para recibir una recompensa o evitar un castigo. Esta técnica está estrechamente asociada con el psicólogo comparativo estadounidense B.F. Skinner, quien diseñó la "caja de Skinner", donde se aísla a un animal y se le permite entrenarse a sí mismo. La caja puede

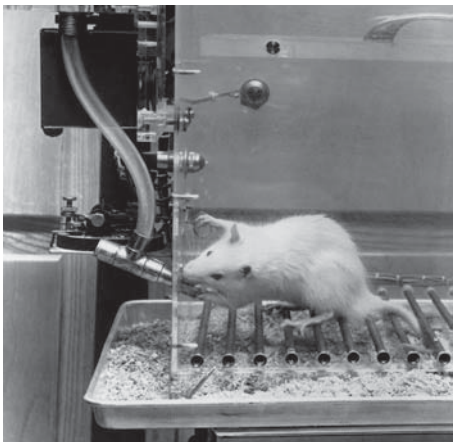


◀ **FIGURA 25-2 Habituación en una anémona de mar**

contener una palanca que, cuando se presiona, expulsa una píldora de alimento. Si el animal accidentalmente presiona la palanca, aparece la recompensa de alimento. Después de unas cuantas ocurrencias de este tipo, el animal aprende la conexión entre presionar la palanca y recibir alimento, y comienza a presionar la palanca repetidamente (**FIGURA 25-3 a, b**).

El condicionamiento operante se usa para entrenar animales con el fin de que ejecuten tareas mucho más complejas que presionar una palanca (**FIGURA 25-3c, d**), y ha revelado que las especies difieren en su propensión a aprender asociaciones, y que aprenden más fácilmente aquellas que son relevantes para sus propias necesidades. Por ejemplo, si a una rata se le ofrece una

(a) Prueba de inteligencia animal: la paloma debe elegir un color para recibir una recompensa.



(b) Un ratón albino presiona una palanca con el fin de obtener comida.

(c) Capka, un perro de trabajo militar, demuestra cómo los perros pueden ser condicionados para localizar narcóticos.

(d) Los caballos aprenden a reaccionar a señales o toques para realizar diferentes suertes.

◀ **FIGURA 25-3 Condicionamiento animal** Los experimentos denominados la "caja de Skinner" **(a, b)** permiten comprender la forma en cómo aprenden los animales. En la vida real podemos encontrar diferentes ejemplos de dichos condicionamientos **(c, d)** mediante un premio o castigo.

comida con un sabor distintivo que contiene una sustancia que la enferma, el animal aprende a evitar dicho alimento en el futuro. Por el contrario, es muy difícil entrenar a una rata a elevarse sobre sus patas traseras en respuesta a un sonido particular o a una señal visual. La explicación a esta diferencia puede hallarse al preguntar cuál tarea aprendida tiene más probabilidad de beneficiar a una rata salvaje. Claramente, evitar alimentos que enferman es beneficioso para animales como las ratas, que se alimentan de una gran variedad de alimentos; sin embargo, este animal no obtiene un beneficio obvio al aprender a pararse en respuesta a un ruido. En general, las habilidades de aprendizaje de cada especie han evolucionado para apoyar su modo particular de vida.

La intuición es resolver problemas sin ensayo y error

En ciertas situaciones, los animales parecen resolver problemas repentinamente, sin el beneficio de experiencia previa alguna. Este tipo de resolución súbita de problemas en ocasiones se llama **aprendizaje intuitivo**, porque tiene un parecido, al menos de manera superficial, con el proceso mediante el cual los seres humanos manipulan mentalmente conceptos para llegar a una solución. Desde luego, no es posible saber con seguridad si los animales no humanos experimentan estados mentales similares cuando resuelven problemas.

En 1917, el etólogo Wolfgang Kohler demostró que un chimpancé hambriento, sin entrenamiento alguno, podía apilar cajas para llegar a un plátano suspendido del techo. Este tipo de resolución de problemas alguna vez se creyó restringido a tipos de animales muy inteligentes, como los primates, pero habilidades similares también pueden estar presentes en especies que suelen considerarse menos inteligentes. Por ejemplo, Robert Epstein y colegas realizaron un experimento que demostró que las palomas tienen la capacidad del aprendizaje intuitivo. En el experimento, las palomas (cuyas alas se sujetaron para evitar el vuelo) primero se entrenaron para realizar dos tareas no relacionadas a cambio de recompensas en alimento. Las tareas eran empujar una pequeña caja alrededor de la jaula y picar un pequeño plátano de plástico. Más tarde, a las aves entrenadas se les presentó una situación novedosa: un plátano de plástico que colgaba del techo, por encima de su alcance en una jaula que también contenía una pequeña caja. Muchas de las palomas empujaron la caja a una posición bajo el plátano de plástico y subieron sobre la caja para picar la fruta falsa. Al parecer, una paloma entrenada para ejecutar los movimientos físicos necesarios también puede resolver el problema del plátano suspendido.

No hay una distinción clara entre los comportamientos innatos y los aprendidos

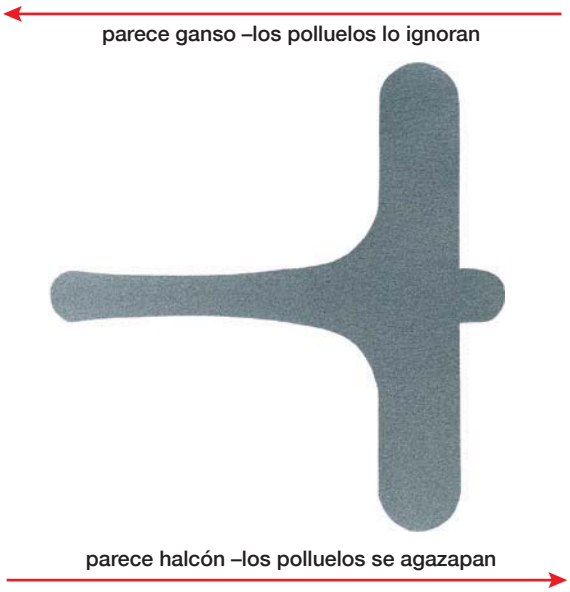
Aunque los términos "innato" y "aprendido" pueden ayudar a describir y comprender comportamientos, con estas palabras también se corre el riesgo de caer en una visión excesivamente simplificada del comportamiento animal. En la práctica, ningún comportamiento es totalmente innato o completamente aprendido, más bien todos los comportamientos son mezclas de los dos.

El comportamiento aparentemente innato puede modificarse por la experiencia

Los comportamientos que parecen realizarse correctamente en el primer intento, sin experiencia previa, pueden modificarse más tarde mediante la experiencia. Por ejemplo, un polluelo de gaviota recién salido del cascarón puede picar una mancha roja en el pico de su madre (**FIGURA 25-4**), un comportamiento innato hace que ésta regurgite alimento para que coma el polluelo. El biólogo Niko Tinbergen estudió este comportamiento de picoteo y descubrió que la respuesta de picoteo de los polluelos muy jóvenes era activada por la larga mancha delgada y de color rojo del pico de los padres. De hecho, cuando Tinbergen ofreció a polluelos recién salidos del cascarón una delgada barra roja con tiras blancas pintadas sobre ella, la picaron con más frecuencia que a un pico real. Sin embargo, en pocos días los polluelos aprendieron suficiente acerca de la apariencia de sus padres, de manera que comenzaron a picar con más frecuencia los modelos que se parecían más a los padres. Después de una semana, las gaviotas jóvenes reconocieron la apariencia de sus padres lo suficiente como para preferir los modelos de su propia especie por encima de los modelos de una especie estrechamente relacionada. Con el tiempo, las aves jóvenes aprendieron a pedir alimento sólo a sus propios padres.

▲ **FIGURA 25-4 Los comportamientos innatos pueden modificarse por la experiencia** Un polluelo de gaviota pica la mancha roja en el pico de su madre, lo que hace que ella regurgite alimento.

La habituación (un declive en respuesta a un estímulo repetitivo) también puede afinar las respuestas innatas de un organismo ante los estímulos ambientales. Por ejemplo, las aves jóvenes se agazapan cuando un halcón vuela sobre ellas, pero ignoran a las aves inofensivas como los gansos. Los primeros observadores científicos plantearon la hipótesis que sólo la forma muy específica de las aves predadoras provocaba que se agazaparan. Por medio de un ingenioso modelo (**FIGURA 25-5**), Niko Tinbergen y Konrad Lorenz (dos de los padres fundadores de la **etología**, el estudio del comportamiento animal) pusieron a prueba y confirmaron esta hipótesis. Cuando se movía en una dirección, el modelo parecía un ganso y los polluelos lo ignoraban. Sin embargo, cuando se invertía su movimiento, el modelo parecía un halcón y provocaba el comportamiento de agazaparse de los polluelos. No obstante, mayor investigación reveló que los polluelos recién nacidos se agazapaban instintivamente cuando *cualquier* objeto se movía sobre sus cabezas. Con el tiempo, su respuesta se habitúa a aquello que vuela inofensiva y frecuentemente, como hojas, aves cantoras y gansos. Los depredadores son mucho menos comunes, y la forma novedosa de un halcón continúa provocando que se agazapen de manera instintiva. Por ende, el aprendizaje modifica la respuesta innata, y la hace más ventajosa.



▲ **FIGURA 25-5 La habituación modifica las respuestas innatas** La imagen muestra el modelo usado por Konrad Lorenz y su estudiante Niko Tinbergen para investigar la respuesta de los polluelos a la forma de los objetos que vuelan sobre ellos. La respuesta de los polluelos depende de la dirección en la que se mueve el modelo. Al moverse hacia la derecha, el modelo parece un halcón predador, pero cuando se mueve hacia la izquierda, recuerda un ganso inofensivo.

El aprendizaje puede estar gobernado por restricciones innatas

El aprendizaje siempre ocurre dentro de fronteras que ayudan a aumentar las posibilidades de que sólo se adquiera el comportamiento adecuado. Por ejemplo, aun cuando los petirrojos jóvenes escuchan el canto de gorriones, currucas, pinzones y otras especies de aves que comparten áreas de anidamiento con ellos, las aves jóvenes no imitan los cantos de esas otras especies. En vez de ello, los petirrojos jóvenes sólo aprenden los cantos de los petirrojos adultos. La habilidad del petirrojo para aprender cantos está limitada a los de su propia especie, y los cantos de otras especies se excluyen del proceso de aprendizaje.

Las restricciones innatas sobre el aprendizaje se ilustran de manera quizá más sorprendente con la **impronta**, una forma especial de aprendizaje en el que el sistema nervioso de un animal está rígidamente programado para aprender cierto aspecto sólo en cierto periodo de desarrollo. Esto hace que se produzca una fuerte asociación durante una etapa particular, llamado periodo sensible, en la vida del animal. Durante esta etapa, el animal está listo para aprender información específica, que luego se incorpora en comportamientos que no se alteran fácilmente mediante experiencias posteriores.

La impronta se conoce mejor en aves como gansos, patos y pollos. Estas aves aprenden a seguir al animal u objeto que encuentran con más frecuencia durante un periodo sensible temprano. En la naturaleza es probable que un ave madre esté cerca durante el periodo sensible, de modo que su descendencia se impronta con ella. Sin embargo, en el laboratorio, dichas aves pueden improntarse con un tren de juguete u otro objeto en movimiento (**FIGURA 25-6**). No obstante, si tienen opción, seleccionan un adulto de su propia especie.

Todo comportamiento surge de interacciones entre genes y ambiente

Muchos de los primeros etólogos observaron que los comportamientos innatos estaban rígidamente controlados por factores genéticos, y que el entorno animal determinaba exclusivamente los comportamientos aprendidos. Sin embargo, en la actualidad, los etólogos se han dado cuenta de que, así como ningún comportamiento es del todo innato o aprendido, ningún comportamiento se debe estrictamente a los genes o al ambiente. En vez de ello, todo comportamiento se desarrolló a partir de una interacción entre genes y ambiente. Las aportaciones relativas de la herencia y el aprendizaje varían entre las especies animales y entre los comportamientos dentro de un individuo.

La naturaleza precisa del vínculo entre genes, ambiente y comportamiento no está bien entendido en la mayoría de los casos. La cadena de eventos entre la transcripción de los genes y la realización de un comportamiento puede ser tan compleja que nunca se logre descifrar por completo. No obstante, una gran cantidad de evidencia demuestra la existencia tanto de componentes genéticos como ambientales en el desarrollo de los comportamientos. Por ejemplo, considera la migración de las aves. Es bien sabido que las aves migratorias deben aprender por experiencia cómo navegar con pistas celestes; las aves jóvenes en desarrollo que son privadas de la oportunidad de observar la rotación aparente del cielo nocturno, cuando son adultas no son capaces de orientarse correctamente en la noche. Sin embargo, este tipo de aprendizaje no es el único factor involucrado.

El comportamiento migratorio de las aves tiene un componente heredado

Al acercarse el verano, muchas aves dejan su hábitat de crianza y se dirigen hacia sus territorios de invierno, que pueden estar a cientos o incluso miles de kilómetros de distancia. Muchas de estas aves migratorias viajan por primera vez, porque salieron del cascarón sólo unos meses atrás. De manera sorprendente, estas aves inocentes parten en el momento oportuno, se dirigen en la dirección adecuada y ubican el lugar preciso para hibernar, aun cuando con

▲ **FIGURA 25-6 Konrad Lorenz y la impronta** Konrad Lorenz, conocido como el "padre de la etología", seguido por gansitos improntados con él poco después de salir del cascarón. Lo siguieron como si él fuera su madre.

frecuencia no siguen simplemente a las aves más experimentadas (que por lo general parten algunas semanas antes que las aves de primer año). De alguna manera, estas aves jóvenes ejecutan una tarea muy difícil la primera vez que lo intentan. Por ende, parece que las aves nacen con la capacidad de migrar; es decir, debe estar "en sus genes". De hecho, las aves que salen del cascarón y se crían en interiores aislados todavía se orientan en la dirección migratoria adecuada cuando llega el otoño, al parecer sin necesidad de aprendizaje o experiencia algunos.

La conclusión de que las aves deben tener una habilidad controlada genéticamente para migrar en la dirección correcta ha recibido más apoyo por parte de experimentos de hibridación con currucas capirotadas. Esta especie anida en Europa y migra hacia África, pero poblaciones de diferentes áreas viajan por rutas diferentes. Las capirotadas de Europa Occidental viajan en dirección Suroeste para llegar a África, mientras que las aves de Europa del Este viajan hacia el Sureste (**FIGURA 25-7**). Sin embargo, si aves de las dos poblaciones se cruzan en cautiverio, la descendencia híbrida muestra orientación migratoria hacia el Sur, que es intermedio entre las orientaciones de los dos padres. Este resultado sugiere que los genes parentales, de los cuales la descendencia hereda una mezcla, influyen en la dirección migratoria.

25.2 ¿CÓMO SE COMUNICAN LOS ANIMALES?

Con frecuencia, los animales transmiten información. Los sonidos articulados, los movimientos realizados y los compuestos químicos emitidos por los animales pueden revelar su ubicación, nivel de agresión, disponibilidad para el apareamiento, etc. Si esta información evoca una respuesta de otros individuos, y si dicha respuesta tiende a beneficiar al emisor y al receptor, entonces puede formarse un canal de comunicación. La **comunicación** se define como la producción de una señal por parte de un organismo que hace que otro cambie su comportamiento en una forma benéfica para ambos.

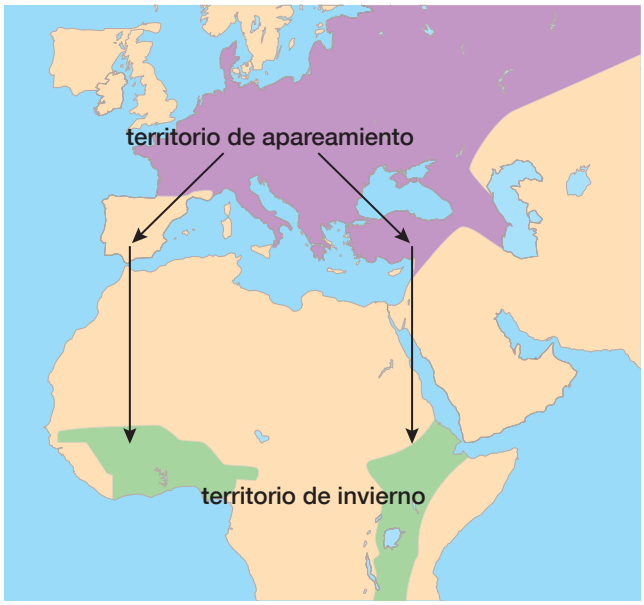
Aunque animales de diferentes especies pueden comunicarse (imagina un gato, con la cola erecta y peluda, siseando a un perro), la mayoría se comunica principalmente con miembros de su propia especie. Las potenciales parejas pueden comunicarse, así como los padres y su descendencia. La comunicación también se usa con frecuencia para ayudar a resolver los conflictos que surgen cuando los miembros de una especie compiten de manera directa entre ellos por alimento, espacio y parejas.

Las formas en las que los animales se comunican son sorprendentemente diversas y usan todos los sentidos. En las siguientes secciones observarás la comunicación mediante despliegues visuales, sonidos, químicos y tacto.

La comunicación visual es más efectiva a distancias cortas

Los animales con ojos bien desarrollados usan señales visuales para comunicarse. Las señales visuales pueden ser *activas*, en las que un movimiento (como mostrar los colmillos) o una postura (como bajar la cabeza) específicos envían un mensaje (**FIGURA 25-8**). De manera alternativa, las señales visuales pueden ser *pasivas*, en cuyo caso el tamaño, la forma o el color del animal envían información importante, por lo general acerca de su sexo y estado reproductivo. Por ejemplo, cuando los mandriles hembra se vuelven sexualmente receptivas, desarrollan una gran hinchazón de color brillante sobre sus nalgas (**FIGURA 25-9**). Las señales activas y pasivas pueden combinarse, como se ilustra con el lagarto de la **FIGURA 25-10**.

Como todas las formas de comunicación, las señales visuales tienen tanto ventajas como desventajas. En el aspecto positivo, son instantáneas, y las señales activas pueden cambiar rápidamente para enviar una variedad de mensajes en un periodo corto. La comunicación visual es silenciosa, por lo que es poco probable que alerte a depredadores distantes, aunque quien emite la señal se vuelva no-



▲ **FIGURA 25-7 Los genes influyen en el comportamiento migratorio** La curruca capirotada de Europa Occidental comienza su migración otoñal al volar hacia el Suroeste, pero aquellas de Europa Oriental vuelan hacia el Sureste cuando comienzan a migrar.

PREGUNTA Si currucas capirotadas de una población salvaje en Europa Occidental se transportan hacia Europa del Este y se crían hasta la adultez en un ambiente normal, ¿en cuál dirección esperarías que se orientaran?

▲ **FIGURA 25-8 Señales visuales activas** El lobo señala agresión al bajar su cabeza, erizar el pelo de su cuello y lomo, enfrentar a su oponente con una mirada directa y exponer sus colmillos. Estas señales pueden variar en intensidad, lo que comunica diferentes niveles de agresión.

▲ **FIGURA 25-9 Una señal visual pasiva** La colorida hinchazón en las nalgas de una hembra de mandril sirve como señal visual pasiva de que está fértil y lista para aparearse.

table para quienes están cerca. En el aspecto negativo, las señales visuales por lo general no son efectivas en vegetación densa o en la oscuridad, y están limitadas a comunicación de corto alcance.

La comunicación mediante sonidos es efectiva a través de distancias más largas

El uso de sonidos supera muchas de las limitaciones de las señales visuales. Al igual que las señales visuales, las señales sonoras llegan a los receptores de manera casi instantánea. Pero, a diferencia de las señales visuales, el sonido puede transmitirse a través de la oscuridad, de bosques densos y de agua turbia. Las señales sonoras

▲ **FIGURA 25-10 Señales visuales activas y pasivas combinadas** Un lagarto anole sudamericano levanta su cabeza en el aire (una señal visual activa), y revela un colorido saco en su garganta (una señal visual pasiva) que advierte a otros para que mantengan su distancia.

¿Te has preguntado...

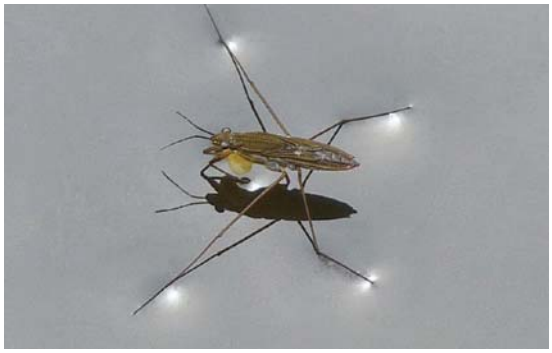
por qué destellan las luciérnagas?

En muchas partes del mundo, las noches cálidas son animadas por miríadas de luces destellantes de luciérnagas. Los humanos se cautivan y entretienen con la pulsante luminiscencia de estos escarabajos voladores, pero ¿qué representa esa exhibición para las luciérnagas? Es una señal de apareamiento. Cada una de las muchas especies de luciérnagas tiene su propio patrón distintivo de destellos, que ayuda a garantizar que una luciérnaga nocturna en busca de compañero pueda encontrar un compañero de su propia especie. La evolución de las luciérnagas ha producido un método de señalamiento visual que funciona en la oscuridad.

también pueden ser efectivas a través de distancias más largas que las señales visuales. Por ejemplo, los estruendosos llamados bajos de los elefantes africanos pueden ser escuchados por otros elefantes a varios kilómetros de distancia, y los cantos de las ballenas jorobadas son audibles a cientos de kilómetros. Del mismo modo, los aullidos de un lobo se transmiten a distancias kilométricas en una noche tranquila. Incluso la pequeña rata canguro produce un sonido (al golpear el suelo del desierto con sus patas traseras) que es audible a 45 metros de distancia. No obstante, las ventajas de la transmisión a larga distancia son contrarrestadas por una importante desventaja: los depredadores y otros receptores no deseados también pueden detectar una señal sonora a la distancia, y pueden usarla para encontrar la posición de quien emite la señal.

Las señales sonoras son similares a las exhibiciones visuales en que pueden variarse para transmitir mensajes rápidamente cambiantes. Un individuo puede enviar diferentes mensajes al variar el patrón, volumen o tono de un sonido. En un estudio de cercopitecos vervet en Kenia en la década de 1960, el etólogo Thomas Struhsaker descubrió que los monos producían diferentes llamados en respuesta a amenazas de cada uno de sus principales depredadores: serpientes, leopardos y águilas. Más tarde, otros investigadores reportaron que la respuesta de los cercopitecos vervet a cada uno de dichos llamados es apropiada al depredador particular. Por ejemplo, el "ladrido" que advierte acerca de un leopardo u otro carnívoro cuadrúpedo hace que los monos en el suelo suban a los árboles y que los que ya están arriba suban más alto. El llamado "rraup", que advierte la presencia de un águila u otra ave cazadora, hace que los monos en el suelo miren hacia arriba y se cubran, mientras que los monos que ya están en los árboles bajan al cobijo de ramas más bajas y más densas. El llamado "resoplido" que indica la presencia de una serpiente, hace que los monos se pongan de pie y busquen en el suelo al depredador.

El uso del sonido de ningún modo está limitado a aves y mamíferos. Los grillos machos producen cantos específicos de la especie que atraen grillos hembras de la misma especie. El molesto zumbido del mosquito hembra mientras se prepara para morder, alerta a los machos cercanos de que pronto podrá tener el alimento sanguíneo necesario para poner los huevos. El insecto patinador de la familia *Gerridae* macho agita sus patas y envía a través del agua patrones de vibraciones específicos de la especie, lo que atrae parejas y repele a otros machos (**FIGURA 25-11**). Muchas especies de peces graznean, gruñen o producen otros sonidos. Desde estas señales más bien simples, hasta las complejidades del lenguaje humano, el sonido es una de las formas de comunicación más importantes.



▲ **FIGURA 25-11 Comunicación mediante vibración** El insecto patinador de la familia *Gerridae* de patas ligeras depende de la tensión superficial del agua para sostener su peso. Al vibrar sus patas, el insecto envía señales que radian sobre la superficie del agua. Dichas vibraciones comunican la especie y el sexo del insecto patinador a otros que se encuentren cerca.

Los mensajes químicos persisten más tiempo pero son difíciles de variar

Las sustancias químicas que producen los individuos y que influyen en el comportamiento de otros miembros de la especie se llaman **feromonas**. Éstas pueden transportar mensajes a través de largas distancias y requieren poca energía para su producción. A diferencia de las señales visuales o sonoras que pueden atraer depredadores, las feromonas por lo general no son detectables por otras especies. Además, una feromona puede actuar como un tipo de señal que sirve de guía, persistir a través del tiempo y enviar un mensaje mucho después del señalamiento que dejó el animal. Las jaurías de lobos, que cazan en áreas de casi 1,000 kilómetros cuadrados, advierten a otras jaurías de su presencia al marcar las fronteras de sus viajes con orines que contienen feromonas. Como puede atestiguar quienquiera que haya paseado un perro, el perro domesticado revela su herencia lobezna al marcar su vecindario con orina que lleva el mensaje químico "yo vivo en esta área". (Para un ejemplo de cómo los humanos sacan provecho de la habilidad de los animales para detectar mensajes químicos, consulta el apartado "Enlaces con la vida diaria: Buscadores de minas".)

La comunicación química requiere que los animales sinteticen una sustancia diferente para cada mensaje. Por tanto, los sistemas de señalamiento químico comunican menos mensajes y más simples que los sistemas basados en visión o sonido. Además, las señales de feromonas no pueden enviar fácilmente mensajes que cambien con rapidez. No obstante, los compuestos químicos envían información crucial de manera efectiva.

Muchas feromonas provocan un cambio inmediato en el comportamiento del animal que las detecta. Por ejemplo, las termitas forrajeras que descubren alimento tienden un rastro de feromonas desde el alimento hasta el nido, y otras termitas siguen el rastro (**FIGURA 25-12**). Las feromonas también pueden estimular cambios fisiológicos en el animal que las detecta. Por ejemplo, la abeja reina produce una feromona llamada *sustancia reina*, que evita que otras hembras en la colmena se vuelvan sexualmente maduras. De igual modo, los machos maduros de algunas especies de ratones producen orina que contiene una feromona que influye en la fisiología reproductiva de la hembra. La feromona estimula a las hembras que recién alcanzaron la madurez para

Enlaces con *la vida diaria*

Buscadores de minas

Aunque las personas detectan sus alrededores principalmente mediante visualizaciones y sonidos, los animales de muchas otras especies tienen un sentido del olfato muy desarrollado, con capacidades de detección de olores que superan con mucho las de los seres humanos. En algunos casos, las personas sacan provecho de las capacidades olfativas de los animales para resolver problemas humanos. Considera, por ejemplo, el problema de las minas terrestres sin explotar. Más de 100 millones de estos dispositivos explosivos se plantaron en países alrededor del mundo durante guerras pasadas y olvidadas, y continúan enterrados, lo que constituye una gran amenaza a la seguridad de millones de habitantes del campo, en su mayoría en condiciones de pobreza. Por desgracia, el proceso de remover minas es lento, costoso y muy peligroso. Los animales pueden ayudar; por ejemplo, los perros pueden olfatear el explosivo en una mina terrestre; sin embargo, son lo suficientemente pesados como para detonar una mina, de modo que aquellos entrenados para encontrar minas están en riesgo de ser víctimas de ellas.

No obstante, de manera reciente se reclutó un nuevo animal que resulta mejor para ayudar a encontrar minas. En Mozambique, hogar de cerca de 11 millones de minas, las ratas son capaces de encontrarlas (**FIGURA E25-1**). En particular, ratas gigantes de abazones de Gambia se entrenan para oler minas y, a cambio de un plátano o cacahuates, rascan el suelo vigorosamente cuando encuentran una. Las ratas son muy buenas para detectar minas y, como son muy ligeras, no las detonan; también trabajan muy rápido: en una hora dos ratas cubren cierta área de búsqueda, mientras que, a un ser humano entrenado con un detector de metales, le tomaría dos semanas revisar la misma área. Las ratas han probado ser un aliado sin igual en la batalla por resolver uno de los problemas autoinfligidos más peligrosos de la humanidad.

▲ **FIGURA E25-1 Una rata gigante de abazones de Gambia trabajando en la detección de minas terrestres**

▲ **FIGURA 25-12 Comunicación mediante mensajes químicos** Un rastro de feromonas, secretada por termitas de su propia colonia, orienta a las termitas forrajeras hacia una fuente de alimento.

volverse fértiles y sexualmente receptivas. También hará que un ratón hembra recién preñada por otro macho aborte su camada y se vuelva sexualmente receptiva para el nuevo macho.

Los seres humanos explotan el poder de las feromonas para combatir plagas de insectos. Las feromonas de atracción sexual de algunas plagas agrícolas, como el escarabajo japonés y la polilla gitana, se han sintetizado con éxito. Dichas feromonas sintéticas pueden usarse para perturbar el apareamiento o atraer a dichos insectos hacia trampas. El control de plagas con feromonas tiene grandes ventajas ambientales sobre los pesticidas convencionales, que matan tanto a los insectos dañinos como a los benéficos y aumentan la evolución de insectos resistentes a los pesticidas. En contraste, cada feromona es específica a una sola especie y no promueve la dispersión de la resistencia, porque los insectos resistentes a la atracción de sus propias feromonas no se reproducen exitosamente.

La comunicación mediante contacto ayuda a establecer lazos sociales

La comunicación mediante contacto físico con frecuencia sirve para establecer y mantener lazos sociales entre miembros del grupo. Esta función se observa especialmente en los seres humanos y otros primates, que tienen muchos gestos (entre ellos, besar, hocicar, palmear, acariciar y acicalar) que sirven a importantes funciones sociales (**FIGURA 25-13a**). El contacto incluso puede ser esencial para el bienestar humano. Por ejemplo, la investigación ha demostrado que cuando las extremidades de los infantes humanos prematuros se sacuden y mueven durante 45 minutos al día, los infantes son más activos, responsivos y emocionalmente estables, y ganan peso más rápidamente, en comparación con los infantes prematuros que reciben tratamiento hospitalario estándar.

Sin embargo, la comunicación mediante contacto no está limitada a los primates. Por ejemplo, en muchas otras especies de mamíferos el contacto físico cercano ayuda a consolidar los lazos entre los padres y la descendencia. Además, en todo el reino animal pueden encontrarse especies en las que la actividad sexual está precedida o acompañada de contacto físico (**FIGURA 25-13b**).

25.3 ¿CÓMO COMPITEN LOS ANIMALES POR LOS RECURSOS?

El concurso por la sobrevivencia y la reproducción surge a partir de la escasez de recursos en relación con el potencial reproductivo de las poblaciones. La competencia resultante subyace a muchos de los tipos más frecuentes de interacciones entre los animales.

El comportamiento agresivo ayuda a asegurar los recursos

Una de las manifestaciones más obvias de la competencia por recursos como alimento, espacio o parejas es la **agresión**, o comportamiento hostil, entre miembros de la misma especie. El comportamiento agresivo incluye el combate físico entre rivales. Sin embargo, los participantes de una pelea tienden a lesionarse; incluso el animal victorioso puede no sobrevivir para transmitir sus genes. Como resultado, la selección natural ha favorecido la evolución de exhibiciones simbólicas o rituales para resolver los conflictos. Las exhibiciones agresivas permiten a los competidores valorarse mutuamente y determinar un ganador con base en el tamaño, la fuerza y la motivación, en lugar de hacerlo de acuerdo con las lesiones infligidas. Gracias a la comunicación, los encuentros más agresivos terminan sin daño físico para los participantes.

(a) Papiones

(b) Caracoles de tierra

◀ **FIGURA 25-13 Comunicación mediante contacto (a)** Un papión oliva acicala a un juvenil. El acicalamiento refuerza las relaciones sociales y remueve desechos y parásitos de la piel. **(b)** El contacto también es importante en la comunicación sexual. Estos caracoles de tierra se involucran en comportamiento de cortejo que culminará en copulación.

(a) Un papión macho

(b) *Neoclinus blanchardi*

▲ **FIGURA 25-14 Exhibiciones de agresividad** **(a)** Exhibición de amenaza del papión macho. A pesar de los colmillos potencialmente letales mostrados de manera tan prominente, los encuentros agresivos entre papiones rara vez causan lesiones. **(b)** La exhibición agresiva de muchos peces machos, como estos *Neoclinus blanchardi*, incluye elevar las aletas y batir las cubiertas de las agallas, con lo que su cuerpo parece más grande.

Durante los combates, los animales pueden mostrar armas, como garras y colmillos (**FIGURA 25-14a**), y con frecuencia se muestran dando la apariencia de ser más grandes (**FIGURA 25-14b**). Por lo general, los competidores se paran erguidos y erizan su pelaje, plumas, orejas o aletas (*véase* la figura 25-8). Estas exhibiciones visuales usualmente están acompañadas de señales vocales como gruñidos, graznidos, rugidos o chirridos. Las peleas tienden a ser un último recurso cuando las exhibiciones fallan para resolver una disputa.

Además de las exhibiciones visuales y vocales agresivas, muchas especies animales se involucran en un combate ritualizado. Las armas mortales pueden chocar de manera inofensiva (**FIGURA 25-15**) o pueden no usarse en absoluto. En muchos casos, estos encuentros involucran empujones sin provocar heridas. Por ende, el ritual permite a los concursantes valorar la fuerza y la motivación de sus rivales, y el perdedor se aleja en una postura de sumisión que minimiza el tamaño de su cuerpo.

Las jerarquías de dominio ayudan a controlar las interacciones agresivas

Las interacciones agresivas requieren del uso de mucha energía, pueden causar lesiones y pueden perturbar otras tareas importantes, como la búsqueda de alimento, cuidarse de los depredadores o criar a los juveniles. Por tanto, existen ventajas al resolver los conflictos con una agresión mínima. En una **jerarquía de dominio,** cada animal establece un rango que determina su acceso a los recursos. Aunque los combates ocurren con frecuencia mientras se establece la jerarquía de dominio, una vez que cada animal aprende su lugar en la jerarquía, las disputas son raras, y los individuos dominantes obtienen mayor acceso a los recursos necesarios para la reproducción, lo cual incluye alimento, espacio y parejas. Por ejemplo, las gallinas domésticas, después de algunos altercados iniciales, se mantienen en un "orden de picoteo" razonablemente estable. A partir de ahí, todas las aves en el grupo tienen deferencia con el ave dominante; todas, menos el ave dominante, ceden el paso a la segunda más dominante, etc. En las jaurías de lobos, un miembro de cada sexo es el individuo dominante, o "alfa", a

▲ **FIGURA 25-15 Exhibiciones de fuerza** Combate ritualizado de cangrejos violinistas. Las tenazas exageradas, que podrían lesionar severamente a otro animal, se asen de manera inofensiva. En un momento dado, un cangrejo, al percibir mayor vigor en su oponente, se retira sin daños.

▲ **FIGURA 25-16 Una jerarquía de dominio** La jerarquía de dominio del musmón macho se señala mediante el tamaño de los cuernos. Éstos, que se curvan hacia atrás, claramente no evolucionaron para causar lesiones, se usan en combate ritualizado.

quien están subordinados todos los demás de dicho sexo. Entre los musmones machos, el dominio se refleja por el tamaño de la cornamenta (**FIGURA 25-16**).

La jerarquía de dominio estudiada a mayor profundidad es la de los chimpancés. La etóloga Jane Goodall (**FIGURA 25-17**) dedicó más de 30 años a la observación meticulosa en campo del comportamiento de los chimpancés en el Gombe National Park (Parque Nacional Gombe), en Tanzania, y describió y documentó la compleja organización social de los animales. Los chimpancés viven en grupos, y las jerarquías de dominio entre los machos son un aspecto clave de su vida social. Muchos machos dedican una cantidad significativa de tiempo a mantener su posición en la jerarquía, principalmente mediante una *exhibición de carga* en la que un macho corre hacia adelante, lanza rocas, brinca para sacudir vegetación y de una u otra forma busca intimidar a los machos rivales.

Los animales pueden defender territorios que contienen recursos

En muchas especies animales, la competencia por recursos toma la forma de **territorialidad**: la defensa de un área donde se ubican recursos importantes. El área defendida puede incluir lugares para

▲ **FIGURA 25-17 Jane Goodall observa chimpancés**

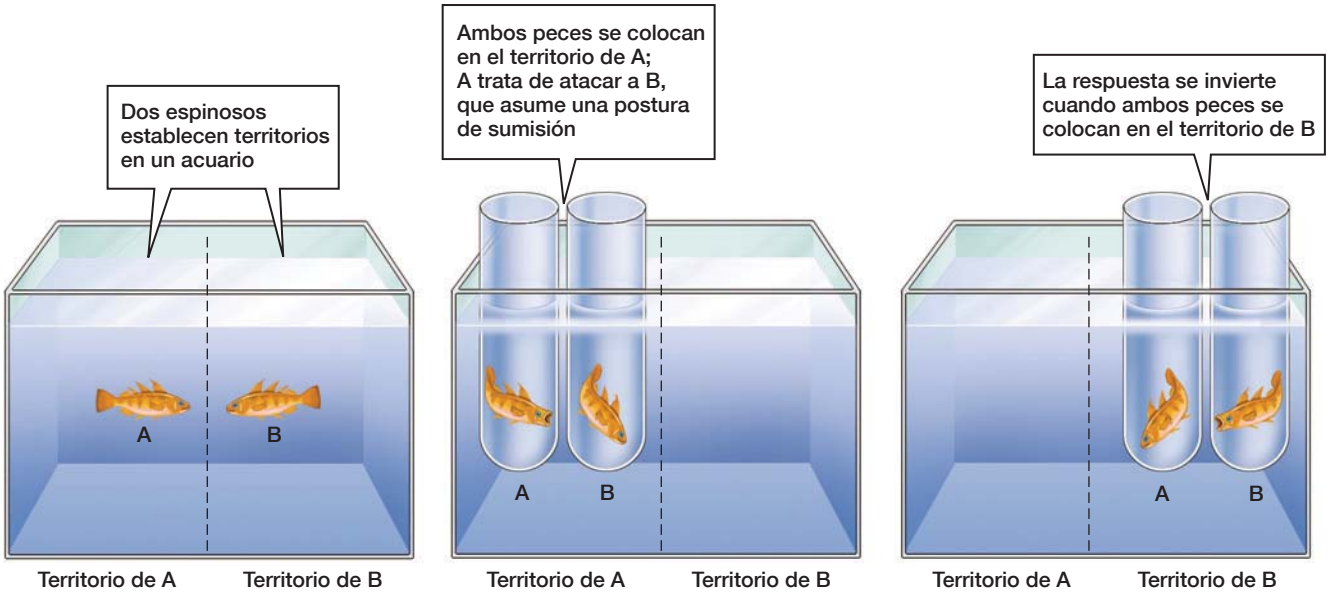
▲ **FIGURA 25-18 Territorio de alimentación** El pájaro carpintero bellotero vive en grupos comunitarios que excavan agujeros del tamaño de una bellota en árboles muertos, y cubre los huecos con bellotas verdes para alimentarse durante los meses invernales. El grupo defiende los árboles con vigor contra otros grupos de carpinteros belloteros y contra aves de otras especies que comen bellotas, como los arrendajos.

apareamiento, criar a los miembros más jóvenes, alimentarse o almacenar alimento. Por lo general, los animales territoriales restringen la mayoría o todas sus actividades al área defendida y anuncian su presencia ahí. Los territorios pueden ser defendidos por machos, hembras, una pareja macho-hembra o por grupos sociales enteros (como en la defensa de un nido por insectos sociales). Sin embargo, el comportamiento territorial se ve más comúnmente en machos adultos, y los territorios por lo general son defendidos contra miembros de la misma especie, quienes compiten de manera más directa por los recursos a proteger.

Los territorios son tan diversos como los animales que los defienden. Por ejemplo, un territorio puede ser un árbol donde un pájaro carpintero almacene bellotas (**FIGURA 25-18**), una pequeña depresión en el suelo de un lago usada como sitio de anidamiento por un pez cíclido, un agujero en la arena que es el hogar de un cangrejo o un área de bosque que proporciona alimento a una ardilla.

La territorialidad reduce la agresión

Adquirir y defender un territorio requiere tiempo y energía considerables; no obstante, la territorialidad se ve en animales tan diversos como gusanos, artrópodos, peces, aves y mamíferos. El hecho de que organismos con una relación evolutiva tan distante como gusanos y seres humanos desarrollaran de manera independiente comportamientos similares sugiere que la territorialidad proporciona algunas ventajas importantes. Aunque los beneficios particulares dependen de la especie y el tipo de territorio que ésta defiende, es posible hacer algunas generalizaciones. Primero, como ocurre con las jerarquías de dominio, una vez establecido un territorio a través de interacciones agresivas, la paz relativa prevalece mientras las fronteras se reconozcan y respeten. Una razón para esta estabilidad es que un animal está enormemente motivado para defender su territorio y con frecuencia vencerá animales incluso más grandes y fuertes que traten de invadirlo. Por el contrario, un animal fuera de su territorio es mucho menos seguro y se le vence con más facilidad. Este principio fue demostrado por Niko Tinbergen en un experimento que involucró peces espinosos (**FIGURA 25-19**).


Dos espinosos establecen territorios en un acuario
Ambos peces se colocan en el territorio de A; A trata de atacar a B, que asume una postura de sumisión
La respuesta se invierte cuando ambos peces se colocan en el territorio de B
A
B
A
B
A
B
Territorio de A
Territorio de B
Territorio de A
Territorio de B
Territorio de A
Territorio de B

▲ **FIGURA 25-19 Propiedad de territorio y agresión** El experimento de Niko Tinbergen demuestra el efecto de la posesión del territorio sobre la motivación de agresividad.

La competencia por parejas puede basarse en territorios

Para los machos de muchas especies, la defensa exitosa del territorio tiene un impacto directo sobre el éxito reproductivo. En dichas especies, los machos defienden territorios, y las hembras son atraídas hacia territorios de alta calidad, que pueden tener características como gran tamaño, alimento abundante y áreas de anidación seguras. Los machos que defienden exitosamente los mejores territorios tienen mayor posibilidad de aparearse y transmitir sus genes. Por ejemplo, los experimentos demuestran que los peces espinosos macho que defienden territorios grandes tienen más éxito para atraer parejas que los machos que defienden territorios pequeños. Las hembras que seleccionan machos con los mejores territorios aumentan su propio éxito reproductivo y transmiten sus rasgos genéticos (por lo general esto incluye sus preferencias de selección de pareja) a su descendencia.

Los animales anuncian su ocupación

Los territorios se anuncian a través de la vista, sonidos y olfato. Si un territorio es lo suficientemente pequeño, la mera presencia de su dueño, reforzada por exhibiciones agresivas hacia los intrusos, puede proporcionar suficiente defensa. Un mamífero que tiene un territorio, pero que no siempre está presente, podría usar feromonas para marcar con olor las fronteras de su territorio. Por ejemplo, los conejos machos usan feromonas secretadas por las glándulas anales y del mentón para marcar sus territorios. Los hámsteres frotan las áreas alrededor de sus cubiles con secreciones de glándulas en sus flancos.

Las exhibiciones vocales son una forma común de anuncio territorial. Los leones marinos machos defienden una tira de playa al nadar de ida y vuelta enfrente de ella, bramando continuamente. Los grillos machos producen un patrón específico de chirridos para advertir a otros machos que se alejen de sus madrigueras. El canto de las aves es un ejemplo sorprendente de defensa territorial. El ronco trino del gorrión sabanero marino es parte de una exhibición agresiva, con la cual advierte a otros machos que se alejen de su territorio (**FIGURA 25-20**). De hecho, los gorriones machos que no pueden cantar son incapaces de defender territorios. La ornitóloga M. Victoria McDonald demostró de una manera elegante la importancia del canto de los gorriones sabaneros marinos para la defensa territorial, para lo cual capturó machos territoriales y les realizó una operación que los dejó temporalmente incapaces de cantar pero que les permitía emitir las otras señales, más cortas y silenciosas, en sus repertorios vocales. Los machos sin canto no pudieron defender territorios o atraer parejas, pero reconquistaron sus territorios perdidos cuando recuperaron su capacidad de canto.

25.4 ¿CÓMO ENCUENTRAN PAREJA LOS ANIMALES?

En muchas especies animales que se reproducen sexualmente, el apareamiento involucra copulación u otro contacto cercano entre machos y hembras. Sin embargo, antes de que los animales

▲ **FIGURA 25-20 Defensa de un territorio con una canción** Un macho de gorrión sabanero marino anuncia la posesión de su territorio.

(a) Entramado de un pergolero jardinero

(b) Un pájaro fragata macho

◀ **FIGURA 25-21 Exhibiciones sexuales (a)** Durante el cortejo, un macho de pergolero jardinero construye un entramado con ramas y lo decora con objetos coloridos que él recolecta. **(b)** Un pájaro fragata macho infla el saco escarlata de su garganta para atraer a las hembras que se aproximan.

PREGUNTA El macho de pergolero no ofrece protección, alimento u otros recursos a su pareja o descendencia. ¿Por qué, entonces, las hembras comparan cuidadosamente las enramadas de diferentes machos antes de elegir un compañero?

puedan aparearse exitosamente, deben identificarse mutuamente como miembros de la misma especie, como miembros del sexo opuesto y como seres sexualmente receptivos. En muchas especies, encontrar un compañero potencial adecuado sólo es el primer paso. Con frecuencia, el macho debe mostrar su calidad antes de que la hembra lo acepte como compañero. La necesidad de satisfacer todos estos requisitos conllevó la evolución de un diverso y fascinante arreglo de comportamientos de cortejo.

Las señales codifican el sexo, la especie y la calidad individual

Los individuos que desperdician energía y gametos al aparearse con miembros del sexo equivocado o de una especie equivocada están en desventaja en la lucha por reproducirse. Por tanto, la selección natural favorece los comportamientos mediante los cuales los animales comunican su sexo y especie a parejas potenciales.

Muchas señales de apareamiento son acústicas

Los animales con frecuencia usan sonidos para anunciar su sexo y especie. Considera el estridente coro nocturno de las ranas arborícolas macho, cada una cantando una canción específica de la especie. Los saltamontes y grillos machos también anuncian su sexo y especie mediante sus llamados, así como el mosquito hembra con su agudo zumbido.

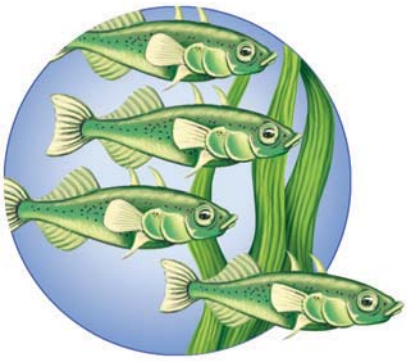
Las señales que anuncian sexo y especie también los pueden usar los compañeros potenciales en comparaciones entre pretendientes rivales. Por ejemplo, el pájaro campanero macho usa su ensordecedor canto para defender grandes territorios y para atraer hembras desde largas distancias. Una hembra vuela desde un territorio hacia otro, y aterriza cerca de cada macho en su árbol. El macho, con el pico abierto, se inclina directamente sobre la hembra temerosa y emite una nota ensordecedora. Al parecer, la hembra soporta este ruido para comparar los cantos de distintos machos, tal vez para elegir al más ruidoso como compañero.

También son comunes las señales de apareamiento visuales

Muchas especies usan exhibiciones visuales para el cortejo. La luciérnaga, por ejemplo, destella un mensaje que identifica su sexo y especie. Las lagartijas espinosas machos sacuden sus cabezas en un ritmo específico de la especie, y las hembras distinguen y prefieren el ritmo de su propia especie. Los elaborados proyectos de construcción del pájaro pergolero jardinero macho y la garganta escarlata del pájaro fragata macho sirven como vistosos anuncios de sexo, especie y calidad de macho (**FIGURA 25-21**). Enviar estas extravagantes señales debe ser arriesgado, porque facilitan mucho a los depredadores la localización del emisor. Para los machos, dicho riesgo es una necesidad evolutiva, porque las hembras no se aparean con machos que carecen de la señal adecuada. Las hembras, en contraste, por lo general no necesitan atraer machos o asumir el riesgo asociado con una señal vistosa, de modo que en muchas especies las hembras son parduscas en comparación con los machos (**FIGURA 25-22**).

Las funciones entrelazadas de reconocimiento de sexo y especie, anuncio de calidad individual, y sincronización de comportamiento reproductivo por lo general requieren una compleja serie de señales, tanto activas como pasivas, por ambos sexos. Tales señales se ilustran bellamente con el complejo "ballet"

▲ **FIGURA 25-22 Diferencias sexuales en guppies (*Lebistes reticulatus*)** Como en muchas especies de animales, el macho guppy (izquierda) es más brillante y más colorido que la hembra.



❶ Un macho, sin colores distintivos, deja la escuela de machos y hembras para establecer un territorio de crianza.

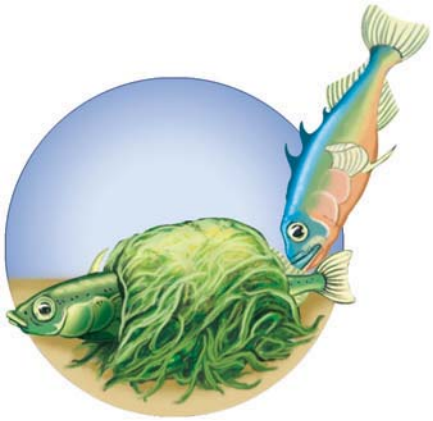
❷ Conforme su abdomen adquiere el color rojo del macho en reproducción, muestra comportamiento agresivo hacia otros machos de abdomen rojizo, mediante la exposición de su abdomen rojo.

❸ Tras establecer un territorio, el macho comienza la construcción del nido al excavar un hueco poco profundo que llenará con trozos de algas unidas con una secreción pegajosa de sus riñones.

❹ Después de hacer un túnel a través del nido para formar un agujero, su dorso comienza a adquirir el color azul del cortejo que lo hace atractivo a las hembras.

❺ Una hembra portadora de huevos muestra su abdomen agrandado al asumir una postura cabeza arriba. Su abdomen inflamado y sus colores de cortejo son señales visuales pasivas.

❻ Con un baile en zigzag, la lleva hacia el nido.



❼ Después de que ella entra, él la estimula para liberar los huevos al golpear la base de su cola.

❽ Él entra al nido cuando ella sale y deposita esperma, con lo que fertiliza los huevos.

▲ **FIGURA 25-23 Cortejo del espinoso de tres espinas**

Estudio de caso continuación

Sexo y simetría

Si las hembras son atraídas por machos simétricos, uno podría esperar que las hembras valoraran la simetría de las señales visuales del macho que funcionan en la atracción de pareja. Por ejemplo, cada pinzón doméstico macho tiene un parche de plumas rojas brillantes sobre la corona de su cabeza, y los investigadores demostraron que los machos cuyos parches de corona tienen colores brillantes cuentan con más probabilidades de atraer una compañera que los machos con parches deslucidos. Pero los machos cuyos parches son *tanto* coloridos *como* enormemente simétricos tienen el mayor éxito de apareamiento de todos.

subacuático que ejecutan el macho y la hembra del pez espinoso (**FIGURA 25-23**).

Las señales químicas unen a las parejas

Las feromonas también tienen un importante papel en el comportamiento reproductivo. Una hembra de polilla de seda sexualmente receptiva, por ejemplo, se sienta de manera silenciosa y libera un mensaje químico que pueden detectar los machos a cinco kilómetros de distancia. Los receptores exquisitamente sensibles y selectivos sobre las antenas de la polilla macho responden sólo a algunas moléculas de la sustancia, lo que le permite viajar contra el viento a lo largo de un gradiente de concentración para encontrar a la hembra (**FIGURA 25-24a**).

El agua es un excelente medio para dispersar las señales químicas, y usualmente los peces usan una combinación de feromonas y elaborados movimientos de cortejo para garantizar la liberación sincronizada de gametos. Los mamíferos, con su sentido del olfato enormemente desarrollado, dependen de las feromonas liberadas por la hembra para atraer machos durante sus periodos fértiles (**FIGURA 25-24b**).

25.5 ¿POR QUÉ JUEGAN LOS ANIMALES?

Muchos animales juegan. Los hipopótamos pigmeos se empujan unos a otros, sacuden y mueven de un lado a otro sus cabezas, chapotean en el agua y hacen piruetas sobre sus patas traseras. Otros se deleitan en elaboradas acrobacias. Los delfines nariz de botella equilibran peces sobre sus narices, lanzan objetos y los llevan en sus bocas mientras nadan. Los murciélagos vampiro bebés se persiguen, luchan y golpean unos a otros con sus alas. Pigface, una tortuga africana gigante de caparazón blando que vivió en el National Zoo Washington, D.C. (Zoológico Nacional de Washington, D.C.), durante más de 50 años, pasaba varias horas del día pateando una pelota alrededor de su jaula. Incluso se ha visto a pulpos realizar un juego: empujar objetos lejos de ellos y hacia una corriente, luego esperar a que los objetos regresen, sólo para empujarlos de vuelta a la corriente con el fin de comenzar el ciclo una vez más.

Los animales juegan solos o con otros animales

El juego puede ser solitario, como cuando un solo animal manipula un objeto, como un gato con una bola de lana, o el delfín con su pez, o un macaco que elabora una bola de nieve y juega con ella. Pero el juego también puede ser social. Con frecuencia, los jóvenes de la misma especie juegan juntos, pero los padres pueden unírseles (**FIGURA 25-25a**). Por lo general, el juego social incluye persecuciones, huidas, luchas, patadas y mordidas suaves (**FIGURA 25-25b,c**).

El juego parece carecer de alguna función inmediata clara, y se abandona en favor de la alimentación, el cortejo y el escape del peligro. Los animales jóvenes juegan con más frecuencia que los adultos. El juego suele tomar prestados movimientos de otros

(a) Las antenas detectan feromonas

(b) Las narices detectan feromonas

▲ **FIGURA 25-24 Detectores de feromonas** **(a)** Las polillas macho encuentran a las hembras no mediante la vista, sino al seguir feromonas en el aire liberadas por las hembras. Dichos aromas se perciben mediante receptores en las enormes antenas del macho, cuya enorme área superficial maximiza las posibilidades de detectar la esencia femenina. **(b)** Cuando los perros se reúnen, por lo general se huelen mutuamente cerca de la base de la cola. Glándulas odoríferas transmiten información acerca del sexo e interés en apareamiento del portador.

PREGUNTA Las perras usan una feromona para señalar la disposición a la copulación, pero los mandriles hembras (véase la figura 25-9) señalan la disposición a la copulación con una señal visual. ¿Qué diferencias predecirías entre los métodos de búsqueda de alimento para las dos especies?

(a) Leona con sus cachorros

(b) Osos polares

(c) Dingos

▲ FIGURA 25-25 **Animales jóvenes durante el juego**

comportamientos (ataque, huida, acechamiento, etc.) y conlleva un uso considerable de energía. El juego también es potencialmente peligroso; muchos humanos jóvenes y otros animales son lesionados, incluso pueden morir durante el juego. Además, el juego puede distraer a un animal de la presencia del peligro mientras se hace visible a los depredadores. De modo que, ¿por qué juegan los animales?

El juego favorece el desarrollo del comportamiento

Es probable que el juego tenga valor de sobrevivencia y que la selección natural haya favorecido a aquellos individuos que se involucran en actividades lúdicas. Una de las mejores explicaciones para el valor de sobrevivencia del juego es la hipótesis práctica. Ésta sugiere que el juego permite a los animales jóvenes adquirir experiencia en comportamientos que usarán como adultos. Al realizar estos actos de manera repetitiva en el juego, el animal practica habilidades que más tarde serán importantes para la caza, la huida o las interacciones sociales.

Investigación reciente apoya y amplía dicha propuesta. El juego es más intenso en una etapa temprana de la vida, cuando el cerebro se desarrolla y se forman conexiones neuronales cruciales. John Byers, zoólogo en la University of Idaho (Universidad de Idaho), observó que las especies con cerebros grandes tienden a ser más juguetonas que las especies con cerebros pequeños. Puesto que los cerebros más grandes por lo general están vinculados con mayor capacidad de aprendizaje, esta relación apoya la idea de que las habilidades adultas se aprenden durante el juego juvenil. Observa los juegos bruscos de los niños o cómo juegan a perseguirse, y verás cómo el juego aumenta la fuerza y la coordinación, y desarrolla habilidades que pudieron ayudar a sobrevivir a nuestros ancestros, los cazadores. El juego tranquilo con otros niños, con muñecas, bloques y otros juguetes ayuda a los niños a prepararse para interactuar socialmente, criar a sus propios hijos y lidiar con el mundo físico.

25.6 ¿QUÉ TIPOS DE SOCIEDADES FORMAN LOS ANIMALES?

La sociabilidad es una característica muy generalizada de la vida animal. La mayoría de los animales interactúan al menos un poco con otros miembros de su especie. Muchos pasan toda su vida en compañía de otros, y algunas especies desarrollaron sociedades complejas enormemente estructuradas.

La vida en grupo tiene ventajas y desventajas

Vivir en un grupo tiene tanto costos como beneficios, y una especie no desarrollará un comportamiento social a menos que los beneficios de hacerlo sobrepasen los costos. Algunos de los beneficios para los animales sociales tienen que ver con un aumento en:

- La habilidad para detectar, repeler y confundir depredadores.
- La eficiencia de caza o la habilidad para avistar recursos alimenticios localizados.
- Las ventajas derivadas del potencial por la división del trabajo dentro del grupo.
- La probabilidad de encontrar parejas.

En el lado negativo, los animales sociales pueden encontrar un incremento en:

- La competencia dentro del grupo por recursos limitados.
- El riesgo de infección por enfermedades contagiosas.
- El riesgo de que otros miembros del grupo maten a la descendencia.
- El riesgo de ser detectado por los depredadores.

La socialización varía entre las especies

El grado en el que cooperan los animales de la misma especie varía de una especie a otra. Algunos tipos de animales, como el puma, son básicamente solitarios; las interacciones entre adultos consisten en breves encuentros agresivos y copulación. Otros tipos de animales cooperan con base en necesidades variables. Por ejemplo, el coyote es solitario cuando el alimento es abundante, pero caza en jaurías cuando el alimento escasea.

Muchos animales forman grupos sociales, como las manadas de delfines, los bancos de peces, las bandadas de aves y los rebaños de bueyes almizcleros (FIGURA 25-26). La participación en tales grupos puede proporcionar beneficios. Es decir, el espaciamiento característico de los peces en los bancos o el patrón en V de los gansos en vuelo ofrece una ventaja hidrodinámica o aerodinámica para cada individuo en el grupo, lo que reduce la energía requerida para nadar o volar. Algunos biólogos plantean la hipótesis de que los rebaños de antílopes o los bancos de peces confunden a los depredadores; sus miles de cuerpos dificultan al depredador enfocarse y perseguir a un solo individuo.

Algunas especies forman sociedades complejas

Un pequeño número de especies, la mayoría de ellas insectos o mamíferos, forman sociedades cooperativas enormemente integradas. Mientras lees la siguiente sección, podrás observar que algunas sociedades cooperativas se basan en un comportamiento que parece sacrificar al individuo por el bien del grupo. Existen muchos ejemplos: las urracas azulejas maduras jóvenes de Florida pueden permanecer en el nido de sus padres y ayudarles a criar nidadas posteriores en lugar de reproducirse; las hormigas obreras con frecuencia mueren en defensa de su nido; las ardillas pueden sacrificar sus vidas para advertir al resto de su grupo acerca de un depredador que se aproxima. Éstos son ejemplos de **altruismo**: comportamiento que disminuye el éxito reproductivo de un individuo para beneficio de otros.

La formación de grupos con parientes promueve la evolución del altruismo

¿Cómo puede evolucionar el comportamiento altruista? Cuando los individuos realizan actos de autosacrificio, ¿por qué los alelos que contribuyen a este comportamiento no se eliminan de la poza genética? Una posibilidad es que otros miembros del grupo sean parientes cercanos del individuo altruista. Puesto que los parientes cercanos comparten alelos, el individuo altruista puede promover la sobrevivencia de sus propios alelos a través de comportamientos que maximizan la sobrevivencia de sus parientes cercanos. Este concepto se llama **selección de linaje**. Ésta ayuda a explicar los comportamientos de autosacrificio que contribuyen al éxito de las sociedades cooperativas. El comportamiento cooperativo se explica en las siguientes secciones que describen dos ejemplos de sociedades complejas, uno en una especie de insectos y otro en una especie de mamíferos.

Las abejas melíferas viven en sociedades con estructura rígida

Tal vez las más enigmáticas de todas las sociedades animales son las de las abejas, las hormigas y las termitas. Los científicos han luchado desde hace mucho por explicar la evolución de una estructura social en la que la mayoría de los individuos nunca se reproducen, sino que en vez de ello trabajan intensamente para alimentar y proteger a la descendencia de un individuo diferente. Cualquiera que sea la explicación evolutiva, la intrincada organización de una colonia de insectos sociales es fascinante. En dichas comunidades, el individuo es un simple engrane en una maquinaria compleja que opera suavemente, sin ser capaz de sobrevivir por sí mismo.

Los insectos sociales individuales nacen en una de varias castas dentro de la sociedad. Dichas castas son grupos de individuos similares que realizan una función específica. Por ejemplo, las abejas melíferas emergen de su etapa larval en uno de tres grandes papeles preestablecidos. Un papel es el de *reina*. En una colmena sólo se tolera una reina a la vez; sus funciones son producir huevos (hasta 1,000 al día durante una vida de 5 a 10 años) y regular las vidas de las obreras. Las abejas machos, llamados *zánganos*, sirven principalmente como parejas para la reina. Poco después de que la reina sale del cascarón, los zánganos

◀ **FIGURA 25-26 Cooperación en grupos sociales poco organizados** Una manada de bueyes almizcleros funciona como una unidad cuando son amenazados por depredadores como los lobos. Los machos forman un círculo, con los cuernos hacia afuera, alrededor de las hembras y los juveniles.

atraídos por sus feromonas sexuales se apiñan alrededor de ella, y ella copula con hasta 15 de ellos. Esta "orgía" relativamente breve le suministra esperma que durará toda su vida, suficiente para fertilizar a más de tres millones de huevos. Al terminar su labor sexual, los zánganos se vuelven innecesarios y eventualmente son expulsados de la colmena o asesinados.

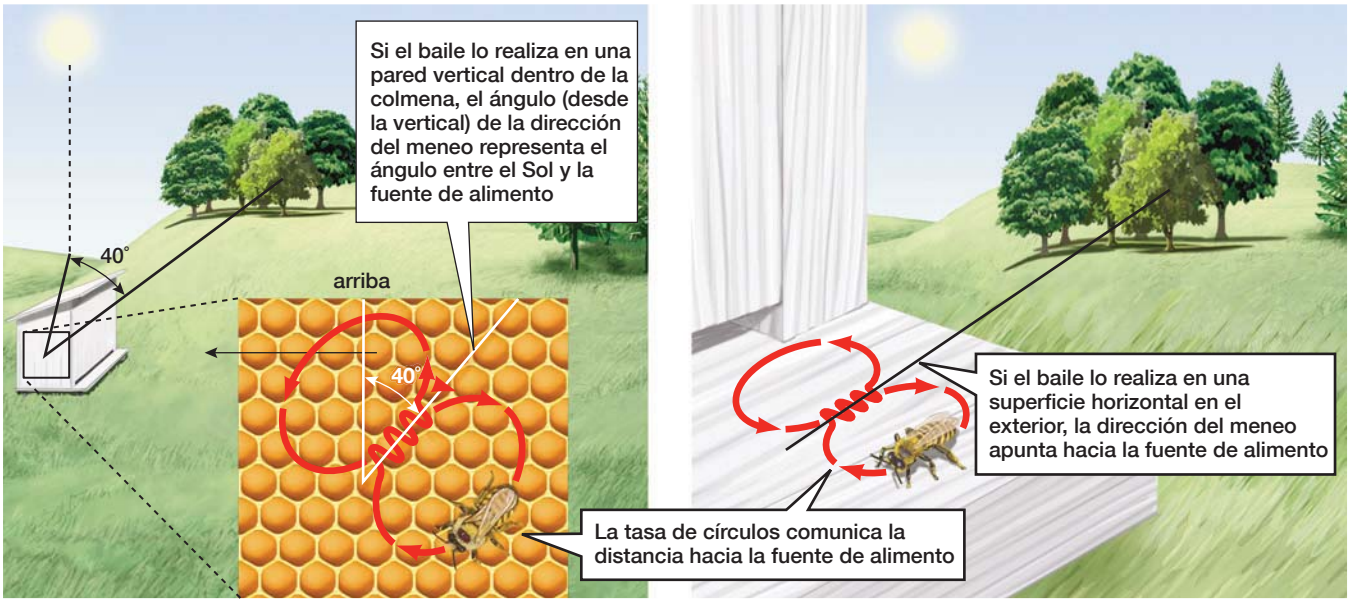
La colmena está en operación por la tercera clase de abejas: las hembras estériles *obreras*. Las labores de una obrera están determinadas por su edad y por las condiciones en la colonia. Una obrera recién salida comienza la vida como "camarera", y lleva alimento, como miel y polen, a la reina, a otras obreras y a las larvas en desarrollo. Conforme madura, glándulas especiales comienzan a producir cera y se convierte en constructora, y construye celdas de cera perfectamente hexagonales donde la reina deposita sus huevos y se desarrollan las larvas. También toma turnos como "sirvienta", al limpiar la colmena y remover los muertos, y como guardia, al proteger la colmena contra intrusos. Su papel final en la vida es la de forrajera, al recolectar polen y néctar, el alimento para la colmena. Pasa casi la mitad de sus dos meses de vida en este papel. A veces, durante su etapa de forrajera, puede actuar como exploradora y buscar nuevas y ricas fuentes de néctar. Si encuentra una, regresa a la colmena y comunica su ubicación a otras forrajeras. Se comunica mediante la **danza de las abejas**, una elegante forma de expresión simbólica (FIGURA 25-27).

Las feromonas tienen un importante papel en la regulación de las vidas de los insectos sociales. Los zánganos de la abeja melífera son atraídos de manera irresistible hacia la feromona sexual de la reina (*sustancia de la reina*), que libera durante sus vuelos de apareamiento. De vuelta a la colmena, usa la misma sustancia para mantener su posición como la única hembra fértil. Las obreras lamen la sustancia de la reina de su cuerpo y la transmiten entre ellas, lo que las hace estériles. La presencia y salud de la reina se señala mediante su producción continua de sustancia de la reina; una reducción en la producción altera el comportamiento de las obreras. Casi de inmediato comienzan a construir *celdas reales* más grandes. Las obreras alimentan a las larvas que se desarrollan en dichas celdas con una secreción glandular especial conocida como *jalea real*. Este alimento único altera el desarrollo de las larvas en desarrollo de modo que, en lugar de una obrera, surge una nueva reina de la celda real. Entonces la antigua reina deja la colmena y lleva consigo un puñado de obreras para establecer su residencia en alguna otra parte. Si emerge más de una nueva reina, sobreviene una batalla a muerte. La reina victoriosa toma el control de la colmena.

Las ratas topo lampiñas forman una sociedad compleja de vertebrados

Los sistemas nerviosos de los vertebrados son mucho más complejos que los de los insectos y, por tanto, podría esperarse que las sociedades de vertebrados fueran proporcionalmente más complejas. Sin embargo, con excepción de la sociedad humana, no lo son. Acaso la sociedad más inusual entre los mamíferos no humanos sea la de las ratas topo lampiñas (FIGURA 25-28). Estos parientes de los conejillos de indias, casi ciegos y casi sin pelo, viven en grandes colonias subterráneas en el sur de África y tienen una forma de organización social muy parecida a la de las abejas. La colonia está dominada por la reina, una sola hembra reproductora a quien se subordinan todos los otros miembros.

La reina es el individuo más grande de la colonia y mantiene su estatus mediante un comportamiento agresivo, en particular dando empellones. Acicatea y empuja a los obreros ociosos, y los estimula para volverse más activos. Como ocurre en las colmenas de abejas melíferas, hay una división de la mano de obra entre los obreros, en este caso con base en el tamaño. Las


Si el baile lo realiza en una pared vertical dentro de la colmena, el ángulo (desde la vertical) de la dirección del meneo representa el ángulo entre el Sol y la fuente de alimento
40°
arriba
40°
Si el baile lo realiza en una superficie horizontal en el exterior, la dirección del meneo apunta hacia la fuente de alimento
La tasa de círculos comunica la distancia hacia la fuente de alimento

▲ **FIGURA 25-27 El lenguaje de las abejas: la danza de las abejas** Una forrajera, que regresa de una rica fuente de néctar, realiza un baile que comunica la distancia y dirección de la fuente de alimento conforme otras forrajeras se reúnen alrededor de ella, y la tocan con sus antenas. La abeja se mueve en línea recta mientras sacude su abdomen de ida y vuelta ("cimbrándose") y zumbando con sus alas. La abeja repite este baile una y otra vez en la misma posición y forma círculos en direcciones alternadas.

▲ **FIGURA 25-28 Una rata topo lampiña reina descansa encima de un grupo de obreras**

ratas pequeñas jóvenes limpian los túneles, recolectan alimento y cavan más túneles. Quienes cavan los túneles se alinean cabeza con cola y pasan la tierra excavada a lo largo del túnel completado hasta una abertura. Justo abajo de la abertura, una rata topo más grande arroja la tierra al aire y la agrega a un montículo con forma de cono. Los biólogos que observan este comportamiento desde la superficie lo llaman "volcanización". Además de la volcanización, las ratas topo grandes defienden la colonia contra los depredadores y los miembros de otras colonias.

Si otra hembra comienza a volverse fértil, la reina aparentemente percibe el cambio en los niveles de estrógeno en la orina de la hembra subordinada. Entonces la reina empuja selectivamente a la aspirante a reproductora y le provoca estrés que evita que su rival ovule. Aunque todos los machos adultos son fértiles, los machos grandes tienen mayor probabilidad de aparearse con la reina que los pequeños. Cuando la reina muere, algunas de las hembras ganan peso y comienzan a empujarse entre ellas. La agresión puede escalar hasta que muere una rival. A fin de cuentas, una sola hembra se vuelve dominante. Su cuerpo se agranda y asume el reinado y comienza a reproducirse. Camadas que promedian 14 cachorros se producen aproximadamente cuatro veces al año. Durante el primer mes, la reina nutre a sus cachorros y los obreros alimentan a la reina. Luego los obreros comienzan a alimentar a los cachorros con alimentos sólidos.

25.7 ¿LA BIOLOGÍA PUEDE EXPLICAR EL COMPORTAMIENTO HUMANO?

Los comportamientos de los seres humanos, como los de todos los otros animales, tienen una historia evolutiva. Por ende, las técnicas y conceptos de la etología pueden ayudarte a comprender y explicar el comportamiento humano. Sin embargo, la etología humana seguirá siendo una ciencia menos rigurosa que la etología animal. No es posible tratar a las personas como animales de laboratorio, y diseñar experimentos que controlen y manipulen los factores que influyen en sus actitudes y acciones. Además, algunos observadores argumentan que la cultura humana se liberó de las restricciones de su pasado evolutivo desde hace tanto tiempo que no es posible explicar su comportamiento exclusivamente en términos de evolución biológica. No obstante, muchos científicos han tomado un

▲ **FIGURA 25-29 Un instinto humano** Chuparse el pulgar es un hábito difícil de erradicar en los niños pequeños, porque el reflejo de chupar es un comportamiento instintivo de búsqueda de alimento. Este feto chupa su pulgar aproximadamente a los cuatro meses de desarrollo.

enfoque etológico evolutivo del comportamiento humano, y su trabajo ha tenido gran impacto sobre la visión de uno mismo.

El comportamiento de los recién nacidos tiene un gran componente innato

Puesto que los infantes recién nacidos no han tenido tiempo de aprender, se puede suponer que gran parte de su comportamiento es innato. El movimiento rítmico de la cabeza de un infante en busca del pecho de su madre es un comportamiento innato que se expresa en los primeros días después del nacimiento. El succionar, que se puede observar incluso en un feto humano, también es innato (**FIGURA 25-29**). Otros comportamientos vistos en los recién nacidos e incluso en infantes prematuros incluyen asir instintivamente con las manos y los pies y realizar movimientos de caminata cuando el cuerpo se mantiene erecto y con soporte.

Otro ejemplo es la sonrisa, que puede ocurrir poco después del nacimiento. Inicialmente, la sonrisa puede ser inducida por casi cualquier objeto que se aproxime al recién nacido. No obstante, esta respuesta inicial indiscriminada se modifica pronto por la experiencia. Los infantes de hasta dos meses de edad sonreirán en respuesta a un estímulo que consiste de dos manchas oscuras del tamaño de un ojo sobre un fondo claro, que en esta etapa de desarrollo es un estímulo más potente para la sonrisa que una representación más precisa de un rostro humano. Pero conforme continúa el desarrollo del niño, tanto el aprendizaje como el mayor desarrollo del sistema nervioso interactúan para limitar la respuesta a representaciones más precisas de un rostro.

Los recién nacidos en sus primeros tres días de vida pueden condicionarse a producir ciertos ritmos de succión cuando se usa la voz de su madre como reforzamiento. En experimentos, los infantes prefirieron las voces de sus propias madres a otras voces feme-

▲ **FIGURA 25-30 Los recién nacidos prefieren la voz de su madre** Con un chupón conectado a una computadora que reproduce cintas de audio, el investigador William Fifer demostró que los recién nacidos pueden condicionarse a chupar a tasas específicas con la finalidad de escuchar la voz de su madre a través de los audífonos. Por ejemplo, si el infante chupa más rápido de lo normal, se reproduce la voz de su madre; si chupa más lentamente, se reproduce la voz de otra mujer. Los investigadores descubrieron que los infantes aprenden fácilmente y están ansiosos de trabajar duro en esta tarea sólo para escuchar la voz de su madre, presuntamente porque se acostumbraron a su voz en el útero.

ninas (**FIGURA 25-30**). La capacidad del infante para aprender a reconocer la voz de su madre y responder positivamente a ella dentro de los primeros días de su nacimiento tiene fuertes paralelos con la impronta y puede ayudar a iniciar el apego con la madre.

Los seres humanos jóvenes adquieren fácilmente el lenguaje

Uno de los conocimientos más importantes a partir de los estudios de aprendizaje animal es que los animales tienden hacia una predilección innata por tipos específicos de aprendizaje que son importantes para el modo de vida de su especie. En los seres humanos, una de tales predilecciones innatas es la adquisición del lenguaje. Los niños pequeños son capaces de adquirir el lenguaje con rapidez y casi sin esfuerzo; por lo general adquieren un vocabulario de 28 mil palabras antes de los ocho años de edad. La investigación sugiere que nacemos con un cerebro que ya está listo para esta disposición temprana con el lenguaje. Por ejemplo, un feto humano comienza a responder a sonidos durante el tercer trimestre de embarazo, e investigaciones demostraron que los infantes pueden distinguir entre sonidos consonantes a las seis semanas después del nacimiento. En un experimento, infantes succionaban un chupón que contenía un transductor de fuerza para registrar la tasa de succión, y fueron condicionados para succionar a una tasa más alta en respuesta a una reproducción de voces adultas que emitían varios sonidos consonantes. Cuando un sonido (como "ba") se presentaba de forma repetida, los infantes se habituaban y reducían su tasa de succión. Pero cuando se presentaba un nuevo sonido (como "pa") aumentaba la tasa de succión, lo que revela que los infantes percibían el nuevo sonido como diferente.

Los comportamientos compartidos por diversas culturas pueden ser innatos

Otra forma de estudiar las bases innatas del comportamiento humano es comparar actos simples realizados por personas de varias culturas. Este enfoque comparativo, cuyo pionero fue el etólogo Irenäus Eibl-Eibesfeldt, ha revelado varios gestos que parecen formar un sistema de señalización humano universal y, por tanto, probablemente innato. Tales gestos incluyen expresiones faciales para placer, ira y desdén, y movimientos de saludo como una mano levantada o el "destello de ojos" (en el que los ojos se abren ampliamente y las cejas se elevan con rapidez). La evolución de las vías neuronales subyacentes a estos gestos presumiblemente dependió de las ventajas que se acumulaban tanto en el emisor como en el receptor al compartir información acerca del estado emocional e intenciones del emisor. Un método de comunicación entre toda la especie que tal vez haya sido de especial importancia antes de la llegada del lenguaje y más tarde haya seguido siendo útil durante los encuentros entre personas que no compartían un lenguaje común.

Ciertos comportamientos sociales complejos están muy extendidos entre diversas culturas. Por ejemplo, el tabú del incesto (evitación del apareamiento con parientes cercanos) parece ser universal a través de las culturas (e incluso a través de muchas especies de primates no humanos). Sin embargo, parece poco probable que una creencia compartida pueda codificarse en los genes. Algunos biólogos sugieren que el tabú es más una expresión cultural que un comportamiento adaptativo evolutivo. De acuerdo con esta hipótesis, el contacto cercano temprano en la vida entre miembros de la familia suprime el deseo sexual, y esta respuesta surge debido a las consecuencias negativas de la consanguinidad (como una mayor incidencia de enfermedades genéticas). La hipótesis no propone una creencia social innata, sino la herencia de un programa de aprendizaje que hace que los seres humanos experimenten un tipo de impronta temprano en la vida.

Los seres humanos pueden responder a las feromonas

Aunque los principales canales de comunicación humana son a través de los ojos y oídos, los seres humanos también parecen responder a mensajes químicos. La posible existencia de feromonas humanas fue sugerida a principios de la década de 1970, cuando la bióloga Martha McClintock descubrió que los ciclos menstruales de las compañeras de cuarto y amigas cercanas tendían a sincronizarse. McClintock sugirió que la sincronía resultaba de alguna señal química entre las mujeres, pero transcurrieron casi 30 años antes de que ella y sus colegas descubrieran evidencias más concluyentes de que una feromona estaba en operación.

En 1998, el grupo de investigación de McClintock pidió a nueve voluntarias usar almohadillas de algodón en sus axilas por ocho horas cada día durante su ciclo menstrual. Luego, las almohadillas se desinfectaban con alcohol y se frotaban sobre los labios superiores de otro conjunto de 20 mujeres (quienes reportaron que no podían detectar olores distintos al alcohol sobre las almohadillas). Las personas en cuestión estuvieron expuestas a las almohadillas de esta forma cada día durante dos meses, con la mitad del grupo oliendo secreciones de mujeres en la parte tem-

Estudio de caso continuación

Sexo y simetría

¿La simetría tiene aroma? En un estudio, investigadores midieron la simetría corporal de 80 hombres y luego dieron a cada uno una camiseta limpia. Cada sujeto usó su camiseta al dormir durante dos noches consecutivas. Un panel de 82 mujeres olieron las camisetas y calificaron sus olores en cuanto a "agrado" y "atractivo sexual". ¿Cuáles camisetas tuvieron los olores más *sexys* y más agradables? Las usadas por la mayoría de los hombres simétricos. Los investigadores concluyeron que las mujeres pueden identificar a los hombres simétricos por su olor.

prana (preovulatoria) del ciclo menstrual, y la otra mitad siendo expuesta a secreciones de un momento posterior en el ciclo (posovulación). Las mujeres expuestas a secreciones de la etapa temprana del ciclo tuvieron ciclos menstruales más cortos de lo usual, y las mujeres expuestas a secreciones de la etapa tardía del ciclo tuvieron menstruación demorada. Parece que las mujeres liberan distintas feromonas, con diversos efectos sobre los receptores, en diferentes puntos en el ciclo menstrual.

Aunque el experimento de McClintock ofrece una fuerte evidencia para la existencia de feromonas humanas, es poco lo que se sabe acerca de la comunicación química en los seres humanos. Las moléculas reales que causan los efectos documentados por McClintock continúan sin conocerse, al igual que su función (¿qué beneficio obtendría una mujer al influir en el ciclo menstrual de otra?). En los seres humanos todavía no se descubren los receptores de mensajes químicos, y no se sabe si las "feromonas menstruales" son el primer ejemplo conocido de un sistema de comunicación importante o es simplemente un caso aislado de una capacidad vestigial. A pesar de los alentadores anuncios publicitarios de "feromonas de atracción sexual" en la televisión nocturna, la comunicación química en los seres humanos es un misterio científico que aguarda una solución.

Los estudios de gemelos revelan componentes genéticos del comportamiento

Los gemelos presentan una oportunidad para examinar la hipótesis de que las diferencias en el comportamiento humano están relacionadas con diferencias genéticas. Si un comportamiento particular está enormemente influido por factores genéticos, podría esperarse que los *gemelos idénticos* (que surgen de un solo huevo fecundado y tienen genes idénticos) tuvieran mayor probabilidad de compartir el comportamiento que los *gemelos fraternos* (los que surgen de dos huevos individuales fecundados por diferentes espermatozoides y no son más similares genéticamente que los otros hermanos). Los datos de los estudios de gemelos y de otras investigaciones intrafamiliares tienden a confirmar la heredabilidad de muchos rasgos de comportamiento humano. Dichos estudios documentan un significativo componente genético para rasgos como nivel de actividad, alcoholismo, sociabilidad, ansiedad, inteligencia, dominio e incluso actitudes políticas. Con base en pruebas diseñadas para medir muchos aspectos de la personalidad, los gemelos idénticos son aproximadamente dos veces más similares en personalidad que los gemelos fraternos.

Los hallazgos más fascinantes de gemelos provienen de observaciones de gemelos idénticos separados poco después de nacer, criados en diferentes ambientes y reunidos por primera vez como adultos. Se ha descubierto que los gemelos idénticos criados por separado son tan similares en personalidad como los criados juntos, lo que indica que las diferencias en sus ambientes tienen poca influencia sobre su desarrollo de personalidad. Se ha descubierto que comparten gustos casi idénticos en joyería, vestido, humor, alimentos y nombres para hijos y mascotas. En algunos casos, estos gemelos separados comparten idiosincrasias personales como reír, morderse las uñas, patrones de bebida, hipocondría y fobias leves.

La investigación biológica del comportamiento humano es controvertido

El campo de la genética del comportamiento humano es controvertido, en especial entre los no científicos, porque desafía la creencia persistente de que el ambiente es el determinante más importante del comportamiento humano. Como se estudió antes en este capítulo, ahora se reconoce que todo comportamiento tiene cierta base genética y que en los animales no humanos la complejidad en este aspecto por lo general combina elementos de comportamientos innatos y aprendidos. Por ende, parece cierto que nuestro propio comportamiento está influido tanto por nuestra historia evolutiva como por nuestra herencia cultural. El debate acerca de la importancia relativa de la herencia y el ambiente en la determinación del comportamiento humano continúa, y es poco probable que alguna vez se resuelva por completo. La etología humana todavía no se reconoce como una ciencia rigurosa, y siempre se dificultará porque no es factible verse a uno mismo con objetividad desprendida ni experimentar con personas como si fueran ratas de laboratorio. A pesar de estas limitaciones, hay mucho por aprender acerca de la interacción del aprendizaje y las tendencias innatas en los seres humanos.

Estudio de caso otro vistazo

Sexo y simetría

En el experimento descrito al comienzo de este capítulo, las mujeres encontraron que los hombres con los cuerpos más simétricos eran los más atractivos. Pero, ¿cómo supieron las mujeres cuáles hombres eran más simétricos? Después de todo, la medición de los investigadores de la simetría masculina se basó en pequeñas diferencias en los tamaños de partes corporales que las jueces mujeres ni siquiera vieron durante el experimento.

Tal vez la simetría corporal masculina se refleja en la simetría facial, y las mujeres prefieren los rostros simétricos. Para poner a prueba esta hipótesis, un grupo de investigadores usó computadoras para alterar fotografías de rostros masculinos, ya sea aumentando o reduciendo su simetría (**FIGURA 25-31**). Luego, observadores mujeres heterosexuales calificaron cada rostro por su atractivo, y tuvieron una fuerte preferencia por los rostros más simétricos.

¿Por qué las hembras preferirían aparearse con machos simétricos? La explicación más probable es que la simetría indica buena condición física. Los desajustes del desarrollo

embriológico normal pueden hacer que los cuerpos sean asimétricos, de modo que un cuerpo enormemente simétrico indica desarrollo normal sano. Las hembras que se aparean con individuos cuya salud y vitalidad se anuncia mediante sus cuerpos simétricos pueden tener descendencia que sea igualmente saludable y vital.

Considera esto

¿La percepción de la belleza humana está determinada por estándares culturales o es parte de nuestra constitución biológica, el producto de la herencia evolutiva? ¿Qué evidencia te llevaría a pensar que la belleza es un fenómeno biológico o que es un fenómeno cultural?

▲ **FIGURA 25-31 Rostros de simetría variable** Investigadores usaron software avanzado para modificar la simetría facial. Desde la izquierda: rostro modificado para ser menos simétrico; el rostro original sin modificación; rostro modificado para ser más simétrico; un rostro perfectamente simétrico.

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

25.1 ¿Cómo difieren los comportamientos innatos de los aprendidos?

Aunque todo comportamiento animal está influido tanto por factores genéticos como por factores ambientales, los biólogos distinguen los comportamientos innatos (cuyo desarrollo no depende casi de factores externos) de los aprendidos (que requieren experiencias más extensas con estímulos ambientales para su desarrollo). Los comportamientos innatos pueden realizarse de manera adecuada la primera vez que un animal encuentra el estímulo apropiado, mientras que el comportamiento aprendido cambia en respuesta al ambiente social y físico del animal.

La distinción entre comportamiento innato y aprendido con frecuencia se confunde con los comportamientos que ocurren de manera natural. El aprendizaje permite que los animales modifiquen las respuestas innatas de modo que sólo ocurran con estímulos adecuados. La impronta, una forma de aprendizaje con restricciones innatas, es posible solamente en cierto momento en el desarrollo de un animal.

25.2 ¿Cómo se comunican los animales?

La comunicación permite que los animales de la misma especie interactúen de manera efectiva en su búsqueda de pareja, alimento, cobijo y otros recursos. Los animales se comunican a través de señales visuales, sonidos, sustancias químicas (feromonas) y contacto. La comunicación visual es silenciosa y puede transmitir información que cambia con rapidez. Las señales visuales son activas (movimientos corporales) o pasivas (forma y color corporales). La comunicación sonora también puede transmitir información que cambia rápidamente, y es efectiva cuando la visión es imposible. Las feromonas pueden detectarse después de que el emisor partió, y envían mensajes simples al paso del tiempo. El contacto físico refuerza los lazos sociales y es parte del apareamiento.

25.3 ¿Cómo compiten los animales por los recursos?

Aunque muchas interacciones de competencia se resuelven mediante agresión, las lesiones serias son raras. Los encuentros más agresivos se establecen mediante demostraciones que comunican la motivación, el tamaño y la fuerza de los combatientes.

Algunas especies establecen jerarquías de dominio que minimizan la agresión. Con base en encuentros agresivos iniciales, cada animal adquiere un estatus en el que se somete a individuos más dominantes y, a su vez, domina a los subordinados. Cuando los recursos son limitados, los animales dominantes obtienen la mayor parte y tienen más probabilidades de reproducirse.

La territorialidad, un comportamiento en el que los animales defienden áreas donde se localizan recursos importantes, también minimiza los encuentros agresivos. En general, se respetan las fronteras territoriales, y los individuos mejor adaptados defienden los territorios más ricos y producen más descendencia.

25.4 ¿Cómo encuentran pareja los animales?

La reproducción exitosa requiere que los animales reconozcan la especie, el sexo y la receptividad sexual de las parejas potenciales. En muchas especies, los animales también valoran la calidad de las parejas potenciales. Dichos requisitos han contribuido a la evolución de demostraciones sexuales que usan todas las formas de comunicación.

25.5 ¿Por qué juegan los animales?

Los animales de muchas especies se involucran en un comportamiento lúdico aparentemente inútil (y en ocasiones peligroso). El comportamiento lúdico en los animales jóvenes se ha favorecido por la selección natural, probablemente porque proporciona oportunidades para practicar y perfeccionar comportamientos que más tarde serán cruciales para la sobrevivencia y la reproducción.

25.6 ¿Qué tipos de sociedades forman los animales?

La vida social tiene tanto ventajas como desventajas, y las especies varían en el grado en el que cooperan sus miembros. Algunas especies forman sociedades cooperativas. Las más rígidas y enormemente or-

ganizadas son las de los insectos sociales como la abeja melífera, en la que los miembros siguen papeles rígidamente definidos a lo largo de su vida. Dichos papeles se mantienen por medio de la programación genética y de la influencia de ciertas feromonas. Las ratas topo lampiñas muestran las interacciones sociales más rígidas y complejas de los vertebrados, que recuerdan a las de los insectos sociales.

25.7 ¿La biología puede explicar el comportamiento humano?

Los investigadores profundizan cada vez más en saber si el comportamiento humano está influido por factores evolutivos genéticamente heredados. Este campo emergente es controvertida. Puesto que no es posible experimentar libremente con seres humanos, y dado que el aprendizaje tiene un gran papel en casi todo comportamiento humano, los investigadores deben apoyarse en estudios de infantes recién nacidos, estudios culturales comparativos y estudios de gemelos idénticos y fraternos. Cada vez es mayor la evidencia de que la herencia genética tiene influencia en la personalidad, la inteligencia, los gestos universales simples, las respuestas a ciertos estímulos y la tendencia a aprender cuestiones específicas, como el lenguaje en etapas particulares del desarrollo.

Términos clave

agresión *473*
altruismo *481*
aprendizaje *466*
aprendizaje intuitivo *468*
aprendizaje por ensayo y error *466*
comportamiento *465*
comunicación *470*
condicionamiento operante *466*
danza de las abejas *482*
etología *468*
feromona *472*
habituación *466*
impronta *469*
innato *465*
jerarquía de dominio *474*
selección de linaje *481*
territorialidad *475*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. En general, los comportamientos animales surgen de una interacción entre la _____ del animal y su _____. Algunos comportamientos se realizan correctamente la primera vez que un animal encuentra el _____ adecuado. Tales comportamientos se describen como _____.
2. El juego es casi seguro que sea un comportamiento adaptativo porque usa considerable _____, puede distraer al animal de la observación de _____ y puede causar _____. La explicación más probable por la que los animales juegan es la "hipótesis _____", que afirma que el juego enseña al animal joven _____ _____ que serán útiles cuando _____. Esta hipótesis es apoyada por la observación de que los animales que tienen _____ más grandes y son más capaces de _____ tienen más probabilidad de jugar.
3. Una de las formas más simples de aprendizaje es _____ _____, que se define como un declive en respuesta a un estímulo _____ inofensivo. Un tipo diferente de aprendizaje en el que el sistema nervioso de un animal está rígidamente programado para aprender cierto comportamiento durante cierto periodo de su vida se llama _____. El marco temporal durante el cual ocurre tal aprendizaje se llama _____.
4. Con frecuencia, los animales lidian con una competencia por los recursos mediante un comportamiento _____. Dichos conflictos usualmente se resuelven a través de _____, que permite a los animales que compiten valorarse mutuamente sin _____ uno al otro. Los animales que resuelven conflictos de esta forma con frecuencia muestran su _____ y hacen que sus cuerpos parezcan _____.
5. La defensa de un área donde se ubican recursos importantes se llama _____. Los ejemplos de recursos importantes que pueden defenderse incluyen lugares para _____, _____, _____ y _____. Por lo común, ¿cuál sexo defiende dichos recursos? _____ ¿Tales espacios por lo general se defienden contra miembros de la misma o de diferente especie? _____.
6. Después de cada forma de comunicación, menciona una gran ventaja en el primer espacio y una gran desventaja en el segundo espacio: feromonas: _____; _____. Demostraciones visuales: _____; _____.

Preguntas de repaso

1. Explica por qué los términos "innato" y "aprendido" no describen de manera adecuada el comportamiento de cualquier organismo dado.
2. Explica por qué juegan los animales. Incluye las características del juego en tu respuesta.
3. Menciona cuatro sentidos a través de los cuales se comuniquen los animales, y proporciona un ejemplo de cada forma de comunicación. Para cada sentido mencionado, presenta tanto ventajas como desventajas de dicha forma de comunicación.
4. Un ave ignorará a una ardilla en su territorio, pero actuará agresivamente hacia un miembro de su propia especie. Explica por qué.
5. ¿Por qué la mayoría de los encuentros agresivos entre los miembros de la misma especie son relativamente inocuos?
6. Discute las ventajas y desventajas de vivir en grupo.
7. ¿En qué forma las sociedades de la rata topo lampiña recuerdan a las de la abeja melífera?

Aplicación de conceptos

1. Los mosquitos macho se orientan hacia el zumbido del tono agudo de la hembra, y los mosquitos hembra, el único sexo que succiona sangre, son atraídos hacia el calor, la humedad y el dióxido de carbono exudado por su presa. Con esta información, diseña una trampa para mosquitos que explote los comportamientos innatos de un mosquito. Luego, diseña uno para polillas.
2. Tú crías abejas melíferas, pero eres nuevo en el campo. Para tratar de aumentar la producción de miel, introduces varias reinas en la colmena. ¿Cuál es el resultado probable? ¿De qué otra forma podrías aumentar la producción?
3. Describe y proporciona un ejemplo de una jerarquía de dominio. ¿Qué papel tiene en el comportamiento social? Proporciona un paralelo humano y describe su papel en la sociedad humana. ¿Los dos papeles son similares? ¿Por qué sí o por qué no? Repite este ejercicio para un comportamiento territorial en seres humanos y en otro animal.
4. Tú eres el administrador de un aeropuerto. Los aviones están en peligro por el gran número de aves voladoras, que pueden ser succionadas por los motores y dañarlas. ¿Qué puedes hacer para desalentar a las aves de anidar y volar cerca del aeropuerto y sus aviones sin causarles ningún daño?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Crecimiento y regulación poblacional

Capítulo 26

▲ Una estatua con apariencia perpleja se asienta en el paisaje desolado de la Isla de Pascua. Si pudieran hablar, ¿las estatuas de la Isla de Pascua hablarían de una población que rebasó la capacidad del medio ambiente para sostenerla?

Estudio de caso

El misterio de la Isla de Pascua

¿POR QUÉ DESAPARECEN CIVILIZACIONES? En el siglo XVIII, quienes ponderaron esta pregunta fueron los primeros europeos en llegar a la Isla de Pascua, que quedaron consternados por las enormes estatuas de piedra que dominan el paisaje yermo de la isla. Los pocos habitantes de la isla no tenían registro o recuerdo de los creadores de las estatuas, y no poseían la tecnología para transportar y erigir tan enormes y pesadas estructuras. Mover estatuas que pesan hasta 80 toneladas a través de los más de nueve kilómetros desde la cantera más cercana, y luego colocarlas en posición erguida, habría requerido largas sogas y troncos fuertes. Sin embargo, la Isla de Pascua no tenía algo que pudiera proporcionar la madera necesaria o las fibras para las sogas. Casi no había árboles y ninguno de los arbustos de la isla crecía más de tres metros.

Una pista importante para el misterio de la Isla de Pascua la revelaron los científicos que estudiaron los granos de polen de las capas de sedimentos antiguos. Puesto que la edad de cada capa de sedimento puede determinarse mediante datación con carbono radiactivo (*véase* la página 324), y dado que cada especie de planta puede identificarse con la estructura única de su polen, el análisis de polen puede mostrar cómo cambió la vegetación a lo largo del tiempo. Los investigadores descubrieron que la isla alguna vez estuvo cubierta con un bosque diverso, incluidos árboles toromiro que proporcionan excelente madera para fogatas; árboles hau hau que podían suministrar fibras para sogas, y palmeras de Isla de Pascua, con largos troncos rectos que habrían hecho buenos rodillos para mover estatuas.

Los primeros habitantes de la isla probablemente llegaron en algún momento entre los años 800 y 1000 a.C., y alrededor del año 1400 casi todos los árboles de la Isla de Pascua habían desaparecido. La mayoría de los investigadores concuerda en que la muerte del bosque comenzó con la llegada de los humanos, quienes limpiaron la tierra para agricultura y usaron los árboles para hogueras y como materiales de construcción. Aparentemente, la cultura responsable de las estatuas desapareció junto con el bosque. ¿Podría haber alguna conexión entre las dos desapariciones?

De un vistazo

Estudio de caso El misterio de la Isla de Pascua

26.1 ¿Cómo cambia el tamaño de la población?

El tamaño de la población es resultado de fuerzas en oposición

El potencial biótico puede producir crecimiento exponencial

26.2 ¿Cómo se regula el crecimiento poblacional?

El crecimiento exponencial ocurre sólo bajo condiciones especiales

Guardián de la salud Los ciclos de auge y decadencia pueden traer malas noticias

La resistencia ambiental limita el crecimiento poblacional

De cerca Crecimiento poblacional logístico

Estudio de caso continuación El misterio de la Isla de Pascua

BioFlix™ Population Ecology (disponible en inglés)

26.3 ¿Cómo se distribuyen las poblaciones en el espacio y en el tiempo?

Las poblaciones muestran diferentes distribuciones espaciales

La supervivencia en las poblaciones sigue tres patrones básicos

26.4 ¿Cómo cambia la población humana?

Los demógrafos rastrean los cambios en la población humana

La población humana sigue creciendo rápidamente

Una serie de avances ha aumentado la capacidad de la Tierra para sostener personas

Estudio de caso continuación El misterio de la Isla de Pascua

La transición demográfica explica las tendencias en el tamaño de la población

El crecimiento de la población mundial se distribuye de manera inequitativa

Guardián de la Tierra ¿Hemos excedido la capacidad de carga de la Tierra?

La estructura etaria actual de una población predice su crecimiento futuro

La fertilidad en Europa está por debajo del nivel de reemplazo

La población estadounidense crece rápidamente

Estudio de caso otro vistazo El misterio de la Isla de Pascua

26.1 ¿CÓMO CAMBIA EL TAMAÑO DE LA POBLACIÓN?

Una **población** está conformada por todos los miembros de una especie particular que viven dentro de un ecosistema. En la Isla de Pascua, por ejemplo, las palmeras, los árboles hau hau y los árboles toromiro constituían cada uno una población diferente. Sin embargo, las poblaciones no existen en aislamiento y cada una forma una parte integral de una **comunidad** más grande, definida como un grupo de poblaciones en interacción. Las comunidades, a su vez, existen dentro de **ecosistemas**, que incluyen todos los factores bióticos (componentes vivientes) y los abióticos (no vivientes) de un área geográfica definida. Un ecosistema puede ser tan pequeño como un charco o tan grande como un océano; puede ser un campo, un bosque o una isla. La **biosfera** puede verse como el enorme ecosistema que abarca toda la superficie habitable de la Tierra. La **ecología** (del griego *oikos*, que significa "un lugar para vivir") es el estudio de las interrelaciones entre los organismos y de éstos con su medio ambiente. Esta unidad de ecología comienza con un vistazo general de las poblaciones.

Los estudios de los ecosistemas no alterados muestran que algunas poblaciones tienden a permanecer relativamente estables en tamaño con el tiempo, mientras que otras fluctúan en un patrón más o menos cíclico, e incluso otras más varían de manera esporádica en respuesta a variables ambientales complejas. En contraste con la mayoría de las especies no humanas, la población humana global ha crecido durante siglos. Aquí aprenderás cómo y por qué crecen las poblaciones, y luego examinarás los factores que controlan este crecimiento.

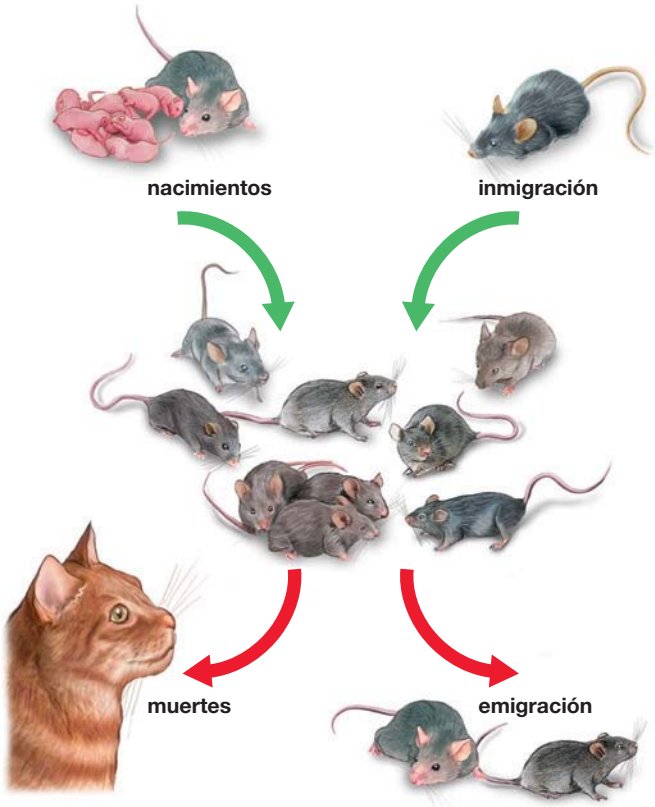
El tamaño de la población es resultado de fuerzas en oposición

Las poblaciones cambian a causa de nacimientos, muertes o migración. El crecimiento natural de una población es la diferencia entre nacimientos y muertes. La migración neta de una población es la diferencia entre **inmigración** (migración al interior de la población) y **emigración** (migración al exterior de la población). Una población crece cuando la suma de crecimento natural (nacimientos menos muertes) y migración neta (inmigración menos emigración) es positiva. Una población se reduce cuando la suma del crecimiento natural y la migración neta es negativa. Una ecuación simple para el cambio en el tamaño de la población dentro de un lapso dado se muestra en la **FIGURA 26-1**.

Aunque las poblaciones pueden estar significativamente influidas por la migración, en la mayoría de las poblaciones naturales las tasas de natalidad y mortalidad son los principales factores que influyen en el crecimiento poblacional; los cálculos siguientes se enfocan en dichos factores.

El tamaño de cualquier población resulta de la interacción entre dos grandes factores en oposición que determinan las tasas de natalidad y mortalidad: el potencial biótico y la resistencia ambiental. El **potencial biótico** es la máxima tasa teórica a la que puede aumentar una población, asumiendo condiciones ideales que permitan una tasa de natalidad máxima y una tasa de mortalidad mínima. La **resistencia ambiental** se refiere a las restricciones sobre el crecimiento poblacional que establecen los factores bióticos y abióticos del medio ambiente. Los ejemplos de resistencia ambiental incluyen interacciones entre especies, como competencia, depredación y parasitismo (que se describen en una sección posterior). La resistencia ambiental también abarca la disponibilidad siempre limitada de nutrimentos, energía y espacio, así como eventos naturales como tormentas, incendios, heladas, inundaciones y sequías.

Para los organismos de larga vida en la naturaleza, la interacción entre potencial biótico y resistencia ambiental por lo general resulta en un equilibrio entre el tamaño de una población y los recursos disponibles para sostenerla. Para comprender cómo crecen las poblaciones y cómo se regula su tamaño, se examinará cada uno de estos factores con mayor detalle.



▲ **FIGURA 26-1 Cambio poblacional** Las poblaciones cambian de tamaño conforme se agregan individuos a través de nacimientos o inmigración, y son removidas por muerte o emigración.

El potencial biótico puede producir crecimiento exponencial

Los organismos evolutivamente exitosos poseen rasgos que los hacen adaptarse bien a su ambiente, y transmitir estos rasgos heredados a tantos descendientes sanos como sea posible. Como resultado de la selección natural, todos los organismos desarrollaron la capacidad de reproducirse muchas veces durante su tiempo de vida. Si la resistencia ambiental se reduce, las poblaciones pueden crecer extremadamente rápido.

El crecimiento poblacional es una función de la tasa de natalidad, la tasa de mortalidad y el tamaño de la población

El cambio en el tamaño de la población con el tiempo es una función de la tasa de natalidad, la tasa de mortalidad y el número de individuos en la población original. La **tasa de natalidad** (b) y la **tasa de mortalidad** (d) con frecuencia se expresan como el número de nacimientos o muertes por individuo durante una unidad de tiempo específica, como un mes o un año.

La **tasa de crecimiento** (r) de una población es una medida del cambio en el tamaño de la población por individuo por unidad de tiempo. La tasa de crecimiento también se conoce como *tasa de crecimiento natural*, porque se basa exclusivamente en nacimientos y muertes, y no toma en cuenta la migración. Este valor se determina al restar a la tasa de natalidad (b) la tasa de mortalidad (d):

$$\underset{\text{(tasa de crecimiento)}}{r} = \underset{\text{(tasa de natalidad)}}{b} - \underset{\text{(tasa de mortalidad)}}{d}$$

Si la tasa de natalidad supera la tasa de mortalidad, la población crecerá. Si la tasa de mortalidad supera la tasa de natalidad, la tasa de crecimiento será negativa y la población disminuirá. Para calcular la tasa de crecimiento anual de una población de 1,000 individuos, en la que cada año ocurren 150 nacimientos (150 es 15% de 1,000 o 0.15) y 50 muertes (50 es 5% de 1,000 o 0.05), puedes usar esta ecuación simple:

$$\underset{\text{(tasa de crecimiento)}}{r} = \underset{\text{(tasa de natalidad)}}{0.15} - \underset{\text{(tasa de mortalidad)}}{0.05} = 0.1 = 10\% \text{ al año}$$

Para determinar el crecimiento poblacional (G), que es el número de individuos que se agregan a una población en un periodo dado, multiplica la tasa de crecimiento (r) por el tamaño de la población original (N):

$$\underset{\text{(crecimiento por unidad de tiempo)}}{G} = \underset{\text{(tasa de crecimiento)}}{r} \times \underset{\text{(tamaño de la población)}}{N}$$

En este ejemplo, el crecimiento poblacional (rN) es igual a $0.1 \times 1{,}000 = 100$ durante el primer año. Si esta tasa de crecimiento es constante, entonces en el segundo año el tamaño de la población (N) comienza en 1,100 y en el transcurso del mismo crecerá en 110 individuos ($0.1 \times 1{,}100$). Durante el tercer año se agregan 121 individuos, y así sucesivamente.

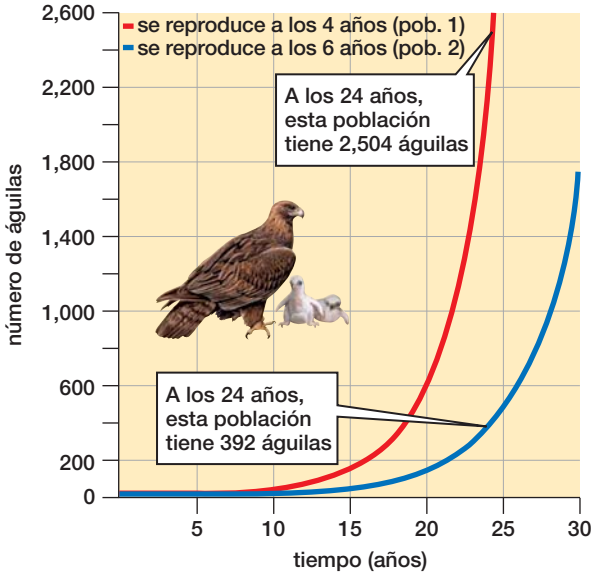
Si los nacimientos superan las muertes en un porcentaje constante, el crecimiento poblacional produce una curva en forma de J

Este patrón de aumento continuamente acelerado en el tamaño de la población se llama **crecimiento exponencial**. Durante un periodo determinado, una población que crece de manera exponencial crece por un porcentaje fijo de su tamaño al comienzo de dicho periodo. Por ende, un creciente número de individuos se agregan a la población durante cada periodo sucesivo, lo que hace que el tamaño de la población crezca a un ritmo siempre acelerado. Esto ocurrirá en cualquier población donde cada individuo, durante el curso de su vida, produzca (por un número constante) más de un descendiente que sobreviva para reproducirse. Aunque el número de descendientes que produce un individuo cada año varía de millones (para una ostra) a uno o menos (para un humano); cada organismo, ya sea que trabaje solo o como parte de una pareja que se reproduce sexualmente, tiene el potencial de reemplazarse muchas veces durante su vida reproductiva.

Este alto potencial biótico evolucionó porque ayuda a garantizar que, en un mundo lleno con fuerzas de resistencia ambiental, algunos descendientes sobrevivan para reproducirse. Muchos factores influyen en el potencial biótico, incluidos los siguientes:

- La edad a la que el organismo se reproduce por primera vez.
- La frecuencia a la que ocurre la reproducción.
- El número promedio de descendientes producidos cada vez que el organismo se reproduce.
- La duración de la vida reproductiva del organismo.
- La tasa de mortalidad de los individuos bajo condiciones ideales.

Ya sea persona o bacteria, si el tamaño de una población que alcanza su potencial biótico (o incluso se aproxima a ello) se grafica contra el tiempo, se producirá una forma característica llamada **curva en forma de J**. Para ilustrar la curva en forma de J



Tiempo (años)	Número de águilas (pob. 1)	Número de águilas (pob. 2)
0	2	2
6	8	4
12	52	18
18	362	86
24	2,504	392
30	17,314	1,764

◀ **FIGURA 26-2 Las curvas de crecimiento exponencial tienen forma de J** La gráfica muestra el crecimiento de dos poblaciones hipotéticas de águilas, cada una comienza con una sola pareja, pero difieren en la edad a la que comienza la reproducción. Aunque ambas curvas muestran la forma J de crecimiento exponencial, a los 24 años, la población que comienza a reproducirse a los cuatro años de edad es seis veces mayor que la población que comienza a reproducirse a los seis años. Durante los 30 años de vida de los pares fundadores, la población que comienza a reproducirse a los cuatro años alcanza 10 veces el tamaño de la población que lo hace a los seis años (consulta la tabla).

se usa el ejemplo del potencial biótico del águila dorada (real), una especie cuya vida es relativamente larga, aunque de reproducción más bien lenta. Se supondrá que las águilas doradas viven 30 años y que cada pareja produce dos descendientes al año después de alcanzar la madurez sexual.

La **FIGURA 26-2** ilustra el crecimiento de dos poblaciones hipotéticas de águilas (cada una fundada por una sola pareja reproductiva) durante los 30 años de vida de la pareja fundadora. La línea roja muestra la curva J de crecimiento poblacional si la reproducción comienza a los cuatro años de edad, y la línea azul grafica el crecimiento poblacional si se supone que la reproducción comienza a los seis años de edad. En cada caso ocurre crecimiento exponencial y las formas de las curvas son idénticas. Sin embargo, observa que, después de 24 años, la población de águilas cuyos miembros comienzan a reproducirse a los cuatro años de edad es más de seis veces mayor que la población cuyos miembros comenzaron a reproducirse a los seis años; a los 30 años, sería 10 veces mayor (*véase* la tabla en la figura 26-2). Como lo ilustra este ejemplo, la reproducción demorada retrasa de manera significativa el crecimiento poblacional. Esto también se aplica a los seres humanos; si cada mujer criara tres hijos en sus años de adolescencia, la población crecería con mayor rapidez que si cada mujer criara cinco hijos, pero teniendo el primero después de los 30 años de edad.

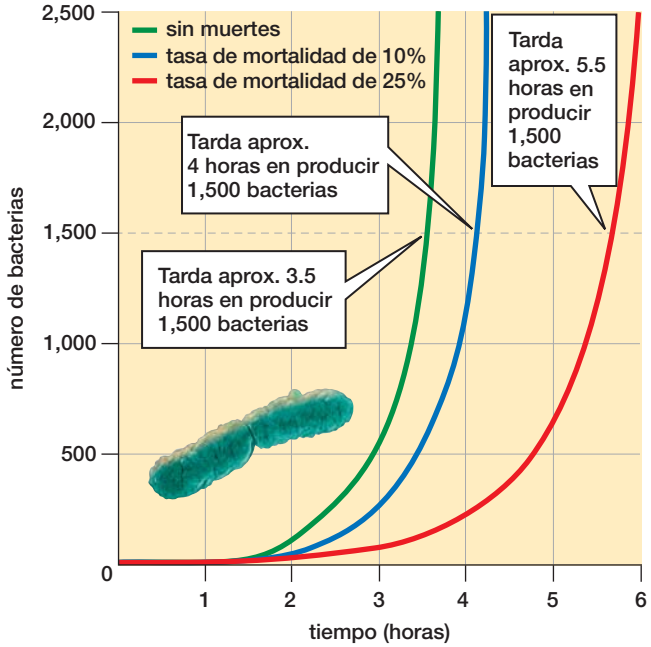
No obstante, incluso bajo condiciones ideales, las muertes son inevitables y el potencial biótico de una población toma en cuenta tasas de mortalidad mínimas. La **FIGURA 26-3** compara tres poblaciones bacterianas hipotéticas que experimentan diferentes

¿Te has preguntado...

por qué tantas moscas arruinan tu día de campo?

Las moscas que revolotean sobre tu comida definitivamente pueden reducir tu apetito. ¿De dónde provienen todas ellas? Las moscas domésticas hembras pueden poner alrededor de 120 huevos a la vez. Los huevos incuban y maduran en dos semanas, de modo que, durante los meses más calurosos del año, pueden producirse con facilidad siete generaciones. Si esto no se frenara por la resistencia ambiental, la séptima generación contendría aproximadamente seis billones de moscas, ¡todas descendientes de una sola hembra preñada! Se agradece a las aves, a inviernos fríos y a otras formas de resistencia ambiental que esto no suceda.

¿El alto potencial biótico de las moscas domésticas ofrece alguna comprensión del crecimiento potencial de la población humana? En 1708, Johann Sebastian Bach, el famoso compositor alemán, tuvo al primero de sus 20 hijos, de los cuales 10 vivieron hasta la edad adulta. Si sus descendientes sobrevivientes hubieran tenido cada uno 10 hijos sobrevivientes y así sucesivamente, en la actualidad los descendientes de Bach serían alrededor de unos 12 mil millones de personas (haciendo suposiciones razonables acerca de los factores que influyen sobre el potencial biótico): aproximadamente 80% más que toda la población actual de la Tierra.



▲ **FIGURA 26-3 El efecto de las tasas de mortalidad sobre el crecimiento poblacional** Esta gráfica supone que una población bacterial se duplica cada 20 minutos. Observa que ambas muestran la característica forma en J de las curvas de crecimiento exponencial, aunque la población con mayor tasa de mortalidad tarda más tiempo en lograr cualquier tamaño dado.

tasas de mortalidad. Observa que las tres curvas tienen la misma forma J. En tanto los nacimientos superen las muertes, la población eventualmente se volverá enorme, pero conforme la tasa de mortalidad aumenta, tarda más tiempo en alcanzar un determinado tamaño poblacional.

26.2 ¿CÓMO SE REGULA EL CRECIMIENTO POBLACIONAL?

En 1859, Charles Darwin escribió: "No hay excepción a la regla de que cada ser orgánico aumenta de manera natural a una tasa tan alta que, si no se destruye, la Tierra pronto estaría cubierta por la progenie de un solo par". Claramente, el crecimiento de la población no puede continuar de manera indefinida.

El crecimiento exponencial ocurre sólo bajo condiciones especiales

Las poblaciones naturales fluctúan en la tasa de crecimiento y en consecuencia nunca muestran crecimiento exponencial perfecto. Sin embargo, bajo circunstancias especiales, las poblaciones naturales pueden aproximarse al crecimiento exponencial, lo que produce curvas de crecimiento con forma de J.

El crecimiento exponencial ocurre en poblaciones que muestran ciclos de auge y decadencia

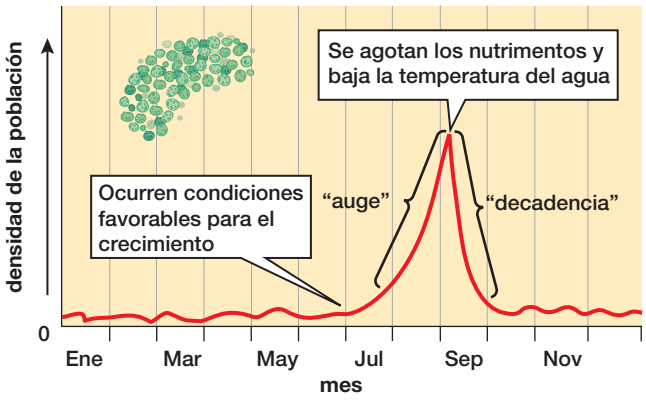
El crecimiento exponencial ocurre en poblaciones que experimentan ciclos regulares en los que el crecimiento poblacional rápido es seguido por una súbita muerte masiva. Estos **ciclos de auge y decadencia** ocurren en varios organismos por razones complejas y variadas. Muchas especies de vida corta y reproducción rápida, desde microbios fotosintéticos hasta insectos, tienen ciclos poblacionales estacionales ligados a cambios en la pluviosidad, la temperatura o los nutrimentos disponibles, como se muestra mediante una población de bacterias fotosintéticas en la FIGURA 26-4a. Los ciclos de auge y decadencia en éstos y otros microorganismos acuáticos pueden impactar la salud humana, como se describe en "Guardián de la salud: Los ciclos de auge y decadencia pueden traer malas noticias".

En los climas templados, las poblaciones de insectos crecen rápidamente durante la primavera y el verano, luego se desploman con las letales heladas de los inviernos duros. Factores más complejos producen ciclos de aproximadamente cuatro años para roedores pequeños como los campañoles y lemmings (FIGURA 26-4b), y ciclos poblacionales mucho más largos para liebres, musarañas y urogallos. Las poblaciones de lemmings, por ejemplo, pueden crecer hasta que agotan su frágil ecosistema de tundra ártica. La falta de alimento, las crecientes poblaciones de depredadores y el estrés causado por la sobrepoblación pueden contribuir a una súbita elevación de la mortalidad. Muchas muertes ocurren conforme olas de lemmings emigran desde regiones de alta densidad poblacional. Durante estos dramáticos movimientos masivos, los lemmings son un blanco fácil para los depredadores. Muchos se ahogan cuando encuentran cuerpos de agua que intentan atravesar nadando. Con el tiempo, la reducida población de lemmings contribuye a un declive en el número de depredadores, así como a la recuperación de la comunidad vegetal de la que se alimentan los lemmings. Estas respuestas, a su vez, montan el escenario para la siguiente ronda de crecimiento exponencial en la población de lemmings (*véase* la figura 26-4b).

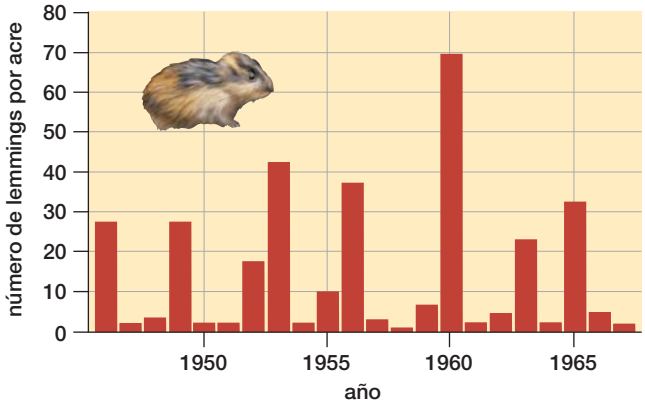
El crecimiento exponencial ocurre cuando se reduce la resistencia ambiental

En poblaciones que no experimentan ciclos de auge y decadencia, el crecimiento exponencial puede ocurrir temporalmente bajo circunstancias especiales, por ejemplo, si la fuente de alimento aumenta, o si otros factores que controlan la población, como los depredadores, se eliminan. Como es el caso de la población de grullas trompeteras, que creció exponencialmente desde que las grullas se protegieron por primera ocasión de la caza y la perturbación humana, en 1940 (FIGURA 26-5).

El crecimiento exponencial también puede ocurrir cuando los individuos invaden un nuevo hábitat con condiciones favorables y poca competencia. Las **especies invasoras** (que se describe en el capítulo 27) son organismos con alto potencial biótico que se introducen (deliberada o accidentalmente) en ecosistemas donde no evolucionaron y donde encuentran poca resistencia ambiental. Con frecuencia, las especies invasoras muestran crecimiento poblacional explosivo. Como se describió anteriormente,



(a) Ciclo de auge y decadencia en bacterias fotosintéticas



(b) Ciclos de auge y decadencia en una población de lemmings en Alaska

▲ FIGURA 26-4 Ciclos poblacionales de auge y decadencia
(a) La densidad de una población hipotética de bacterias fotosintéticas en un lago a lo largo del tiempo durante un ciclo anual de auge y decadencia. Estos microorganismos se mantienen a un nivel bajo a lo largo del otoño, invierno y primavera. A principios de julio, las condiciones se vuelven favorables para el crecimiento exponencial durante el mes de agosto. A principios de septiembre, cuando las condiciones cambian, la población cae vertiginosamente. **(b)** Esta población de lemmings de Alaska sigue un ciclo aproximado de cuatro años de auge y decadencia (datos de Point Barrow, Alaska).

PREGUNTA ¿Qué factores pueden hacer que los datos en la gráfica de los lemmings sean un tanto erráticos e irregulares?

Guardián de la salud

Los ciclos de auge y decadencia pueden traer malas noticias

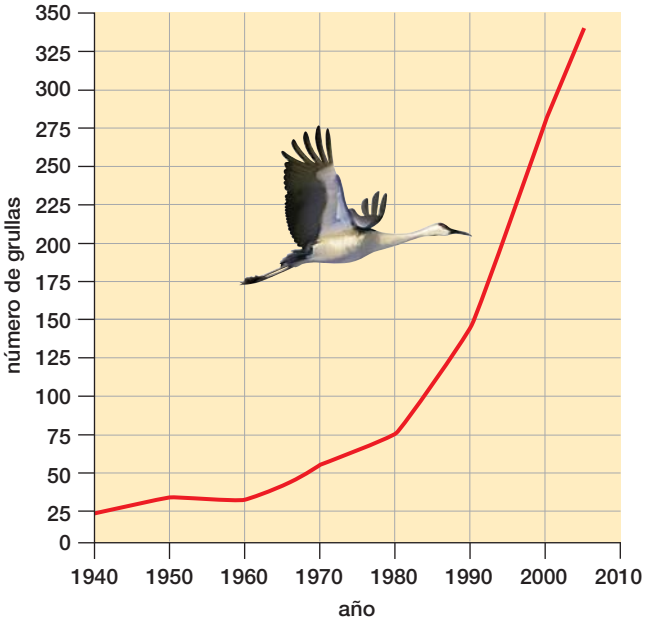
En agosto de 2003, en el lago Erie occidental (uno de los Grandes Lagos que se halla en la frontera de Estados Unidos y Canadá), explotaron poblaciones de la bacteria fotosintética *Microcystis*. Aunque son microscópicas (50 formadas en fila apenas abarcarían el punto al final de esta oración), sus cuerpos formaron una gruesa espuma sobre el lago y llegaron a la orilla en marañas putrefactas con mal olor.

Durante las tres décadas pasadas, en todo el mundo han ocurrido con creciente frecuencia, a finales de verano, explosiones poblacionales de protistas y bacterias fotosintéticas, en ocasiones tóxicas. Llamadas colectivamente *florecimiento de algas nocivas* (HAB, por sus siglas en inglés), estas explosiones poblacionales de microorganismos tóxicos matan peces y enferman personas. También causan grandes pérdidas económicas a la industria pesquera porque almejas, mejillones y veneras se alimentan de estos organismos y concentran los venenos en sus cuerpos, lo que representa un peligro para los consumidores. Algunos de los venenos más perniciosos son neurotoxinas producidas por un puñado de especies de dinoflagelados (protistas de una sola célula), como la *Karenia brevis* (**FIGURA E26-1**), que pueden alcanzar densidades de 20 millones por litro de agua. Ésta y otras especies de protistas pueden causar mareas rojas que resultan en muertes masivas de peces (*véase* la figura 20-11).

Muchas de las bacterias y protistas que producen explosiones de algas dañinas son residentes naturales de lagos y aguas costeras. ¿Qué hace que estas poblaciones "florezcan y exploten"? Las razones son complejas y varían con la especie, pero se requieren temperaturas cálidas de agua y los nutrimentos adecuados, como fósforo y nitrógeno. La fuga de estos nutrimentos proveniente de las actividades agrícolas humanas aumenta la frecuencia e intensidad del HAB a lo largo del mundo. El calentamiento global puede sumarse al problema al promover el crecimiento más rápido de estos protistas y extender su época de crecimiento. Las poblaciones que florecen entran en "decadencia" cuando las enormes poblaciones de células agotan el agua local de nutrimentos y la caída de la temperatura del agua en otoño e invierno reduce aún más su tasa de reproducción.

▲ **FIGURA E26-1 La causa de las mareas rojas** El dinoflagelado *Karenia brevis* (visto en color artificial en esta micrografía de barrido electrónico) provoca las mareas rojas en Estados Unidos.

Agencias gubernamentales aumentan los esfuerzos de investigación a fin de mejorar su capacidad para monitorizar el HAB, por ejemplo, con el uso de imágenes de satélite que muestran cambios en el color del agua debido a la gran densidad de microorganismos. También patrocinan investigación acerca de las condiciones que estimulan los HAB, para permitir una predicción más temprana y más precisa. Asimismo, se realizan estudios enfocados a encontrar la forma de suprimir el crecimiento de los organismos causantes de HAB (sin dañar a otras formas de vida).



◀ **FIGURA 26-5 Crecimiento exponencial de grullas trompeteras** La cacería y la destrucción del hábitat redujeron la población de grullas trompeteras del mundo en aproximadamente 20 individuos antes de ser protegidas en 1940. Para 2005, su población silvestre creció a 340 individuos. Observa la característica curva en J del crecimiento exponencial. Datos tomados del U.S. Fish and Wildlife Service (Servicio de vida salvaje y pesca de Estados Unidos), 2008. *International recovery plan for the whooping crane.*

las ratas que acompañaron a los colonizadores polinesios a la Isla de Pascua son un ejemplo. En otro caso, las personas introdujeron 100 sapos de caña en Australia en 1935 como una forma de controlar a los escarabajos que destruían la caña de azúcar. Las hembras de los sapos de caña ponen de 7,000 a 35,000 huevos a la vez; además, en su nuevo ambiente los sapos de caña encontraron pocos depredadores. Al dispersarse desde su punto de liberación, ahora habitan un área de más de un millón de kilómetros cuadrados y migran rápidamente hacia nuevos hábitats; ello representa una amenaza para las especies nativas, ya que se alimentan de ellas o las desplazan. Su población, ahora estimada en más de 200 millones, sigue creciendo exponencialmente.

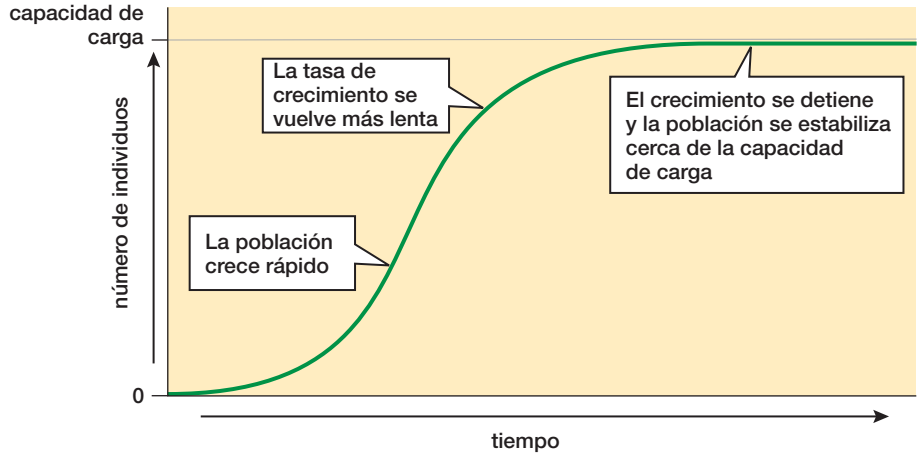
Como aprenderás en la siguiente sección, todas las poblaciones que muestran crecimiento exponencial eventualmente deben estabilizarse o caer. Si el declive es súbito y dramático, se describe como *desplome poblacional*.

La resistencia ambiental limita el crecimiento poblacional

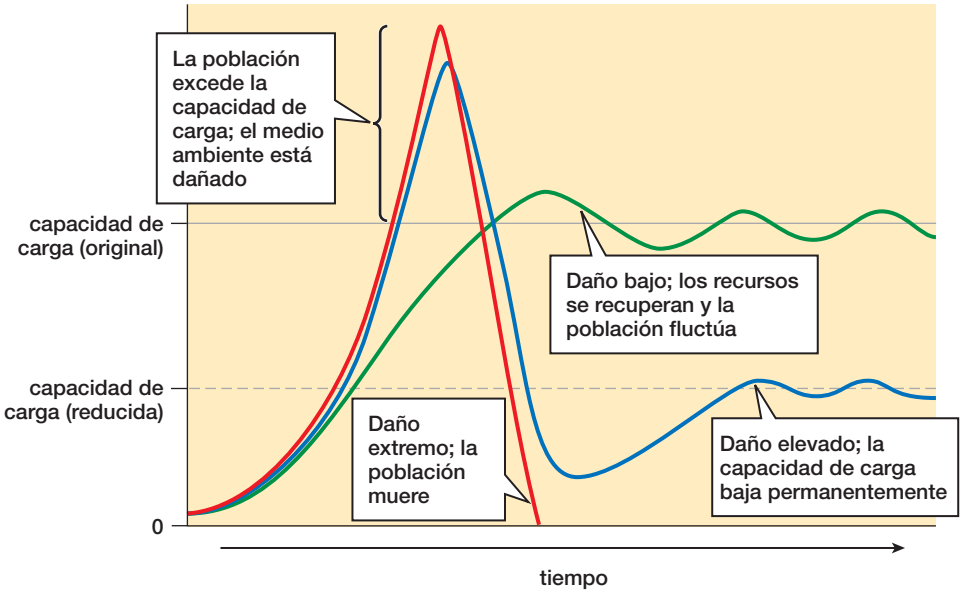
Imagina una caja de Petri con cultivo estéril donde constantemente se colocan nutrimentos y se remueven los desechos. Si se agregara un pequeño número de células epidérmicas vivas, se pegarían al fondo y comenzarían a reproducirse mediante división celular mitótica. Si cuentas las células diariamente bajo un microscopio y graficas su número, por un momento tu gráfica se parecerá a la curva en forma de J característica del crecimiento exponencial. Pero conforme las células comenzaran a ocupar todo el espacio disponible de la caja de Petri, su tasa de crecimiento frenaría y con el tiempo caería a cero, lo que haría que el tamaño de la población permaneciera constante.

El crecimiento logístico ocurre cuando las poblaciones nuevas se estabilizan como resultado de la resistencia ambiental

Tu gráfica del número de células de piel ahora se parecerá a la de la FIGURA 26-6a. Este patrón de crecimiento, descrito como **crecimiento poblacional logístico**, es característico de poblaciones que aumentan hasta el número máximo que puede sostener su medio ambiente, y luego se estabilizan. El tamaño de la población máximo que puede sostener un ecosistema durante un periodo extenso sin daño al ecosistema se llama **capacidad de carga (*K*)**.


capacidad de carga
número de individuos
La tasa de crecimiento se vuelve más lenta
El crecimiento se detiene y la población se estabiliza cerca de la capacidad de carga
La población crece rápido
0
tiempo

(a) Una curva de crecimiento con forma de S se estabiliza en la capacidad de carga


La población excede la capacidad de carga; el medio ambiente está dañado
capacidad de carga (original)
Daño bajo; los recursos se recuperan y la población fluctúa
capacidad de carga (reducida)
Daño extremo; la población muere
Daño elevado; la capacidad de carga baja permanentemente
0
tiempo

(b) Consecuencias de exceder la capacidad de carga

▶ **FIGURA 26-6 La curva S del crecimiento poblacional logístico (a)** Durante el crecimiento logístico, una población permanecerá pequeña durante un tiempo antes de que su número se eleve dramáticamente. Con el tiempo, la tasa de crecimiento se vuelve más lenta conforme la población encuentra creciente resistencia ambiental dependiente de la densidad. Finalmente, el crecimiento poblacional cesa en o cerca de la capacidad de carga (*K*). El resultado es una curva con forma de "S holgada". **(b)** Las poblaciones pueden exceder la capacidad de carga (*K*), pero sólo durante un tiempo limitado. Se ilustran tres posibles resultados.

De cerca *Crecimiento poblacional logístico*

La fórmula matemática que produce una curva de crecimiento logístico comprende la fórmula para crecimiento exponencial ($G = rN$) multiplicada por un factor que impone límites sobre este crecimiento. Para poblaciones naturales, dichos límites están impuestos por el medio ambiente. La fórmula incluye la variable (K) que representa la capacidad de carga del ecosistema. La ecuación para la curva S para el crecimiento poblacional logístico es:

$$G = rN\frac{(K - N)}{K}$$

El nuevo factor $(K - N)/K$ limita el crecimiento exponencial ($G = rN$) con base en la capacidad de carga (K). Para entender esto, comienza con el valor $(K - N)$. Cuando a la capacidad de carga (K) se le resta la población actual (N), se obtiene el número de individuos que todavía pueden agregarse a la población actual antes de que alcance la capacidad de carga. Ahora, si se divide este nuevo número entre K, se obtiene la fracción de la capacidad de carga que todavía puede agregarse a la población actual antes de llegar a la capacidad de carga y detener el crecimiento ($G = 0$). Cuando N es muy pequeño, $(K - N)/K$ está cerca de 1, y la ecuación se parece a la del crecimiento exponencial. Esto produce la porción inicial de la curva S, que en esencia es una curva J. Sin embargo, conforme N aumenta con el tiempo, $K - N$ tenderá a cero. La tasa de crecimiento será más lenta y la porción de la curva J inicial que se eleva pronunciadamente comenzará a equilibrarse. Cuando el tamaño de la población (N) sea igual a la capacidad de carga (K), el crecimiento poblacional cesará ($G = 0$), como se muestra en la porción final de la curva S (*véase* la figura 26-6a).

La curva que resulta cuando se grafica el crecimiento logístico se llama **curva S**, debido a su forma general. La fórmula para crecimiento logístico (que se basa en la suposición de que el tamaño de la población no puede sobrepasar K) se explica en "De cerca: Crecimiento poblacional logístico".

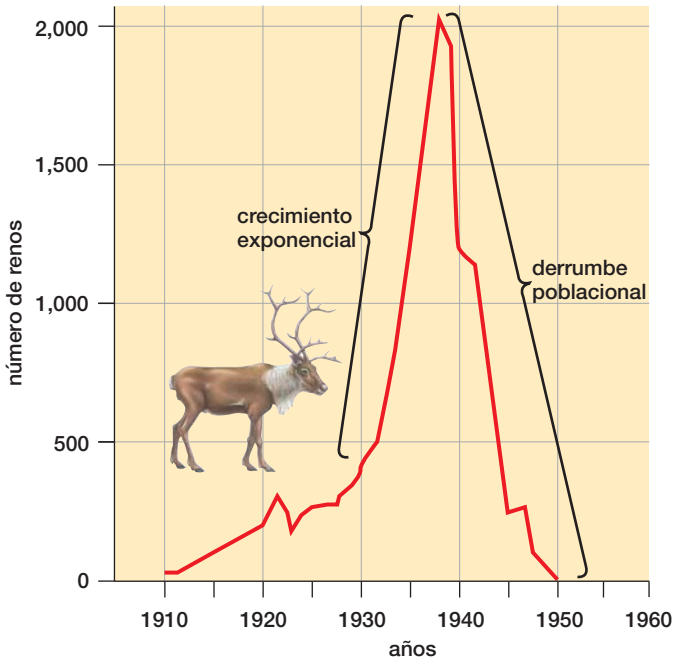
En la naturaleza, un aumento en tamaño de la población (N) por arriba de la capacidad de carga (K) puede sostenerse durante corto tiempo. Sin embargo, esto es peligroso, porque una población por arriba de la capacidad de carga vive a expensas de recursos que no pueden regenerarse tan rápido como se agotan. A un pequeño exceso por arriba de K es probable que le siga una disminución tanto en K como en N, hasta que los recursos se recuperen y se restaure la K original.

Si una población supera por mucho la capacidad de carga de su medio ambiente, las consecuencias son más severas, porque en esta situación las demandas en exceso impuestas sobre el ecosistema es probable que destruyan recursos esenciales (como los bosques de la Isla de Pascua), que tal vez ya no puedan recuperarse. Esto puede reducir severamente y de manera permanente a K, y hacer que la población disminuya hasta una fracción de su tamaño anterior, o que desaparezca por completo (**FIGURA 26-6b**). Por ejemplo, cuando se introdujeron renos en una isla sin grandes depredadores, su población aumentó rápido, lo que agotó seriamente la vegetación en la que se apoyaban para subsistir. Como resultado, la población de renos cayó en forma abrupta, como se muestra en la **FIGURA 26-7**.

El crecimiento poblacional logístico puede ocurrir en la naturaleza cuando una especie se mueve hacia un nuevo hábitat, como lo documentó el ecólogo John Connell con el caso de los

Estudio de caso continuación
El misterio de la Isla de Pascua

No hay testigos de la desastrosa saga de la Isla de Pascua, pero si la capacidad de carga de la isla fue superada por una población humana en expansión, la creciente demanda de madera pudo causar la destrucción de los bosques de la isla. Esto posiblemente eliminó hábitats de especies nativas, que también se pudieron haber cazado en exceso para alimentación, lo que condujo a muchas a la extinción. Es probable que la deforestación cambie el clima local, haciéndolo más caliente y más seco. El paisaje yermo que sustituyó a los bosques exuberantes de la Isla de Pascua es un ejemplo dramático de lo que puede ocurrir cuando la sobrepoblación reduce permanente y dramáticamente la capacidad de una región para sostener personas y otras formas de vida. Las islas son particularmente vulnerables ante tales eventos drásticos, en parte porque sus poblaciones no pueden emigrar. Para la población humana en expansión de la Tierra, todo el planeta es una isla.



▲ **FIGURA 26-7 Efectos de exceder la capacidad de carga** En 1911, 25 renos se introdujeron en St. Paul, una isla en las costas de Alaska. El alimento era abundante y no había depredadores de renos en la isla. La manada creció exponencialmente (observa la curva J inicial) hasta que llegó a 2,046 renos en 1938. En este punto, las áreas de pastoreo de la pequeña isla estaban sobreexplotadas, el alimento era escaso y la población declinó de manera dramática. Hacia 1950, sólo quedaban ocho renos, muy por debajo de la capacidad de carga original de la isla. Datos tomados de Scheffer, V.B. 1951. *The rise and fall of a reindeer herd* (*Ascenso y caída de un rebaño de renos*). Science Monthly 73:356-362.

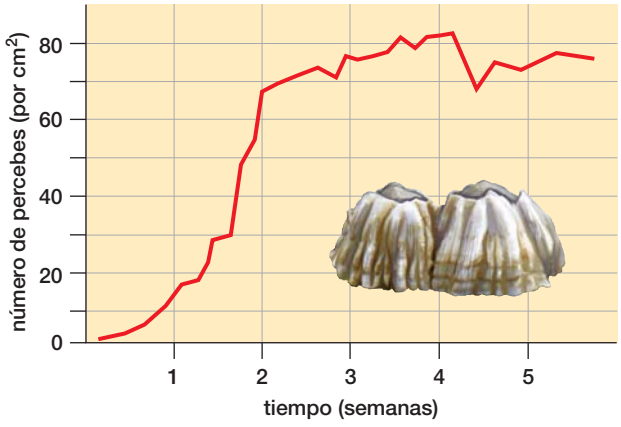
percebes que colonizaron rocas descubiertas a lo largo de una costa rocosa (FIGURA 26-8). Inicialmente, los nuevos colonizadores pueden encontrar condiciones ideales que permitan a sus poblaciones crecer de manera casi exponencial. Sin embargo, conforme aumenta la densidad de población, los individuos comienzan a competir, en particular por espacio, energía y nutrimentos.

Estas formas de resistencia ambiental pueden reducir la tasa de natalidad y aumentar la tasa de mortalidad (lo que reduce el tiempo de vida promedio), como se demostró en experimentos de laboratorio que emplearon poblaciones de moscas de la fruta (FIGURA 26-9). Conforme aumenta la resistencia ambiental, el crecimiento poblacional frena y eventualmente se detiene. En la naturaleza, las condiciones nunca son del todo estables, de modo que tanto la capacidad de carga como los tamaños de diferentes poblaciones dentro de una comunidad variarán un poco de un año a otro.

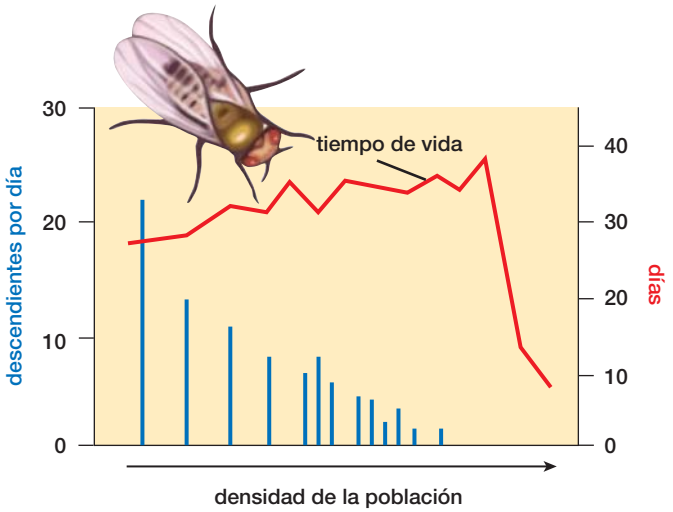
Bajo condiciones naturales, donde los humanos no han intervenido, la resistencia ambiental por lo general mantiene a las poblaciones en o por debajo de la capacidad de carga de su medio ambiente. Los factores que generan resistencia ambiental caen en dos grandes categorías: factores independientes de la densidad y factores dependientes de la densidad. Los factores **independientes de la densidad** limitan el tamaño de la población sin importar la densidad de población (el número de individuos por unidad de área). Los factores **dependientes de la densidad**, en contraste, aumentan en efectividad conforme se incrementa la densidad de población. Nutrimentos, energía y espacio, los principales determinantes de la capacidad de carga, son todos reguladores dependientes de la densidad que inciden en el tamaño de la población. En las siguientes secciones verás más de cerca cómo se controla el crecimiento poblacional.

Los factores independientes de la densidad limitan las poblaciones sin importar la densidad

Los factores naturales más importantes independientes de la densidad son el clima y el estado del tiempo, que son responsables de la mayoría de los ciclos poblacionales auge-decadencia. Muchas poblaciones de insectos y plantas anuales están limitadas en tamaño por el número de individuos que pueden producirse antes de la primera helada severa. Dichas poblaciones están controladas por el clima porque usualmente no llegan a la capacidad de carga antes de que se establezca el invierno. El estado del tiempo también puede causar variaciones significativas dentro de las poblaciones naturales de un año a otro. Huracanes, sequías, inundaciones e incendios pueden tener profundos efectos sobre poblaciones locales, en particular en aquellas de especies pequeñas con vida corta, sin importar su densidad de población.



▲ **FIGURA 26-8 Una curva logística en la naturaleza** Los percebes son crustáceos cuyas larvas son transportadas por las corrientes oceánicas hacia playas rocosas donde se asientan, se pegan permanentemente a la roca y crecen en la forma adulta con concha. En una roca descubierta, el número de larvas que se asienta produce una curva de crecimiento logístico conforme la competencia por espacio limita su densidad de población. Datos tomados de Connell, J.H. 1961. *Effects of competition, predation by* Thais lapillus *and other factors on natural populations of the barnacle* Balanus balanoides (*Efectos de la competencia, la depredación de los tailandeses lapilli y otros factores sobre las poblaciones naturales del percebe* Balanus balanoides). Ecological Monographs 31:61-104.



▲ **FIGURA 26-9 Resistencia ambiental dependiente de la densidad** En respuesta al amontonamiento, las poblaciones de laboratorio de moscas de la fruta muestran una reducción tanto en tasa reproductiva como en tiempo de vida. En esta gráfica, la densidad de población (eje horizontal; medida por el número de moscas de la fruta que ocupan un espacio dado en contenedores de laboratorio) aumenta de izquierda a derecha. Observa que el número de descendientes producidos por día (barras azules) disminuye conforme aumenta la densidad de la población. El tiempo de vida sigue relativamente constante hasta que la densidad de la población alcanza un nivel crítico, donde entonces aumentan las tasas de mortalidad, lo que hace que el tiempo de vida caiga de manera dramática (línea roja). Datos tomados de Pearl, R., Miner, J.R., y Parker, SL. 1927. *Experimental studies on the duration of life. XI. Density of population and life duration in* Drosophila (*Estudios experimentales sobre la duración de la vida. XI. Densidad de la población y la duración de la vida en* Drosophila). American Naturalist 61:289-318.

Las actividades humanas también pueden limitar el crecimiento de las poblaciones naturales de manera independiente de la densidad. Pesticidas y contaminantes pueden causar disminuciones dramáticas en poblaciones naturales. Antes de prohibirse en la década de 1970, el pesticida DDT redujo drásticamente poblaciones de aves depredadoras, incluidas águilas, águilas pescadoras y pelícanos; varios contaminantes siguen afectando de manera adversa la vida silvestre, como aprenderás en el capítulo 28. Aunque la cacería bien regulada puede ayudar a mantener las poblaciones animales en un equilibrio saludable con los recursos disponibles, la caza excesiva conduce a la extinción de especies animales completas. Los ejemplos en Estados Unidos incluyen a la alguna vez abundante paloma migratoria y a la colorida cotorra de Carolina. La destrucción de hábitats por parte de los seres humanos, un factor independiente de la densidad, es la más grande amenaza individual al mundo silvestre.

Los factores dependientes de la densidad se vuelven más efectivos conforme aumenta la densidad de la población

Las poblaciones de organismos con un periodo de vida de más de un año desarrollaron adaptaciones que les permiten sobrevivir a controles independientes de la densidad impuestos por cambios estacionales, como la llegada del invierno. Muchos mamíferos, por ejemplo, desarrollan gruesos abrigos y almacenan grasa para

el invierno; algunos también hibernan. La migración es otro mecanismo con el cual los animales hacen frente a las situaciones adversas del lugar que habitan; muchas aves migran largas distancias para encontrar alimento y un clima hospitalario. La mayoría de los árboles y arbustos sobreviven a los rigores del invierno al entrar a un periodo de inactividad, soltar sus hojas y disminuir drásticamente sus actividades metabólicas.

Para especies de vida larga en hábitats sin perturbaciones, los elementos más importantes de la resistencia ambiental son dependientes de la densidad. Los factores dependientes de la densidad ejercen un efecto de retroalimentación negativa sobre el tamaño de la población, porque se vuelven cada vez más efectivos conforme aumenta la densidad de la población. Ejemplos de factores dependientes de la densidad son varias interacciones comunitarias, que se introducen en las siguientes secciones y se cubren con mayor detalle en el capítulo 27.

Los depredadores ejercen controles dependientes de la densidad sobre las poblaciones Los **depredadores** son organismos que comen otros organismos, llamados sus **presas**. Con frecuencia, las presas se matan directamente y se comen (FIGURA 26-10a), pero no siempre. Cuando los ciervos comen los brotes de los árboles de maple, o cuando las larvas de polilla gitana se alimentan de las hojas de roble, los árboles son dañados, pero no mueren.

(a) Los depredadores con frecuencia matan presas débiles

(b) Las poblaciones de depredadores aumentan cuando las presas son abundantes

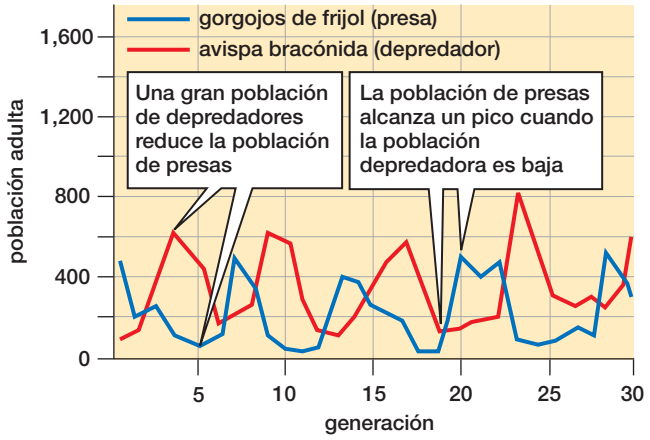
▲ **FIGURA 26-10 Los depredadores ayudan a controlar las poblaciones de presas** **(a)** Una jauría de lobos grises derribó un alce que tal vez estaba débil por la edad o parásitos. **(b)** El búho del Ártico produce más polluelos cuando las presas, como los lemmings, son abundantes.

La depredación se vuelve cada vez más importante conforme crecen las poblaciones de presas, porque la mayoría de los depredadores comen una variedad de presas, dependiendo de cuál sea más abundante y más fácil de encontrar. Los coyotes pueden comer más ratones de campo cuando la población de ratones es alta, pero cambian a comer más ardillas conforme la población de ratones disminuye. De esta forma, los depredadores con frecuencia ejercen control poblacional dependiente de la densidad sobre más de una población de presas.

Las poblaciones de depredadores con frecuencia crecen conforme sus presas se vuelven más abundantes, lo que las hace todavía más efectivas como agentes de control. Para depredadores como el zorro ártico y el búho del Ártico, que dependen enormemente de los lemmings para alimentarse, el número de descendientes producidos está determinado por la abundancia de presas. Los búhos del Ártico (FIGURA 26-10b) empollan hasta 12 polluelos cuando los lemmings son abundantes, pero pueden no reproducirse en absoluto en años cuando la población de lemmings cae de manera estrepitosa.

En algunos casos, un aumento en depredadores puede provocar un declive dramático en la población de presas, lo que a su vez puede causar un declive en la población del depredador. Este patrón puede resultar en **ciclos poblacionales** fuera de fase de depredadores y presa. En ecosistemas naturales, tanto depredadores como presas están sujetos a muchas otras influencias, de modo que ejemplos bien definidos de tales ciclos en la naturaleza son raros. No obstante, los ciclos poblacionales fuera de fase de depredadores y su presa se han demostrado bajo condiciones de laboratorio controladas (FIGURA 26-11).

Los depredadores pueden contribuir a la salud global de las poblaciones de presas al seleccionar a los que están pobremente adaptados, debilitados por la edad o incapaces de encontrar alimento y resguardo adecuados. De esta forma, la depredación



▲ **FIGURA 26-11 Ciclos experimentales depredador-presa** Las pequeñas avispas bracónidas ponen sus huevos en larvas de gorgojos de frijol, que proporcionan alimento para las larvas de avispa recién salidas del cascarón. Una gran población de gorgojos garantiza una alta tasa de sobrevivencia para la descendencia de las avispas, lo que aumenta la población del depredador. Entonces, bajo una depredación intensa, la población de gorgojos se desploma, lo que reduce el alimento disponible para la siguiente generación de avispas, cuya población se desploma como resultado. Entonces la depredación reducida permite que la población de gorgojos aumente rápidamente, y se repite el ciclo. Datos tomados de Utida, S. 1957. *Cyclic fluctuations of population density intrinsic to the host-parasite system (Fluctuaciones cíclicas de la densidad de población intrínsecas al sistema huésped-parásito).* Ecology 38:442-449.

puede mantener a las poblaciones de presas cerca de una densidad que pueda sostenerse por los recursos del ecosistema.

En algunos casos, los depredadores pueden mantener las poblaciones de sus presas muy por abajo de la capacidad de carga. Por ejemplo, el nopal (que se introdujo en Australia desde América del Sur a finales del siglo XIX) se dispersó de manera incontrolable y dejó millones de hectáreas de pastizal inútiles para el ganado. En la década de 1920 se importaron de Argentina polillas del nopal (depredadores del nopal) y se soltaron para alimentarse de los nopales. En pocos años, los nopales virtualmente estaban eliminados. En la actualidad, esta polilla depredadora sigue manteniendo sus nopales presa en densidades poblacionales bajas, muy por debajo de la capacidad de carga.

BioFlix™ Population Ecology (disponible en inglés)

Los parásitos se dispersan más rápidamente entre poblaciones densas Un **parásito** se alimenta de un organismo más grande, su **huésped**, dañándolo. Aunque algunos parásitos matan a sus huéspedes, muchos parásitos se benefician al dejar que su huésped siga vivo. Los parásitos incluyen tenias (*taenia solium*) que viven en los intestinos de los mamíferos, y garrapatas que se adhieren a su piel y succionan su sangre. Los organismos causantes de enfermedades también se consideran parásitos. La mayoría de los parásitos no puede viajar largas distancias, de modo que se dispersan con mayor facilidad entre huéspedes en poblaciones densas. Por ejemplo, las enfermedades vegetales se dispersan fácilmente a lo largo de hectáreas de cultivos densamente plantados, y las enfermedades infantiles se dispersan con rapidez por medio de escuelas y guarderías. Los parásitos influyen en el tamaño de la población al debilitar a sus huéspedes y hacerlos más susceptibles a la muerte por otras causas, como clima severo o depredadores. Los organismos debilitados por parásitos también tienen menos probabilidad de reproducirse. Los parásitos, como los depredadores, suelen contribuir a la muerte de los individuos menos aptos, lo que produce un equilibrio en el que la población huésped es regulada, mas no eliminada.

Este equilibrio puede destruirse si parásitos o depredadores se introducen en regiones donde las especies presa locales no han tenido oportunidad de desarrollar defensas contra ellos. Con poca resistencia ambiental, estos organismos se reproducen de manera explosiva para detrimento de sus huéspedes o presas. El virus de la viruela, transportado de manera inadvertida por los viajeros europeos, causó enormes pérdidas de vidas entre los habitantes nativos de Norteamérica, Hawai, América del Sur y Australia. El hongo chancro del castaño, introducido desde Asia, ha eliminado casi por completo los árboles de castaño silvestres de los bosques estadounidenses. Es casi seguro que las ratas introducidas en la Isla de Pascua contribuyeron de igual forma a la pérdida de aves nativas, y las ratas y mangostas introducidas en Hawai han exterminado varias poblaciones de aves nativas.

La competencia por recursos ayuda a controlar las poblaciones Los recursos que determinan la capacidad de carga (espacio, energía y nutrimentos) pueden ser inadecuados para sostener a todos los organismos que los necesitan. La **competencia**, definida como la interacción entre individuos que intentan usar el mismo recurso limitado, restringe el tamaño de la población en una forma dependiente de la densidad. Existen dos formas principales de competencia: **competencia interespecífica** (competencia entre individuos de diferentes especies; *véanse* las páginas 513 y 514) y la **competencia intraespecífica** (competencia entre individuos de la misma especie). Dado que las necesidades de miembros de la misma especie de agua y nutrimentos, resguardo, sitios de reproducción, luz y otros recursos son casi idénticas, la competencia intraespecífica es un importante mecanismo dependiente de la densidad del control poblacional.

Los organismos han desarrollado varias formas de lidiar con la competencia intraespecífica. Algunos organismos, incluidos la mayoría de las plantas y muchos insectos, se involucran en una **competencia anárquica**, una especie de batalla campal entre organismos de la misma especie por obtener los recursos como premio. Por ejemplo, cada una de las hembras de polilla gitana pone una masa de hasta 1,000 huevos sobre los troncos de árbol en el Este de América del Norte. Conforme los huevos eclosionan, ejércitos de orugas reptan por el árbol (FIGURA 26-12). Enormes tumultos de esta especie invasora pueden dejar completamente sin hojas a grandes árboles en cuestión de días. Bajo estas condi-

(a) Polillas gitanas ponen huevos

(b) Orugas de polilla gitana

▶ **FIGURA 26-12 Competencia anárquica** **(a)** Polillas gitanas se reúnen en los troncos de los árboles para poner masas de huevos. **(b)** Cientos de orugas saldrán del cascarón de cada masa de huevos.

ciones, la competencia por alimento puede ser tan grande que la mayoría de las orugas muere antes de poder metamorfosear en polillas ponedoras de huevos. Otro ejemplo de la competencia anárquica se ve en las plantas, cuyas semillas pueden dispersarse en grupos densos. Conforme crecen, las que se dispersaron primero comienzan a ensombrecer a las más pequeñas, y sus sistemas de raíces más grandes absorben mucha del agua disponible del suelo, lo que hace que las más jóvenes palidezcan y mueran.

Muchos animales (e incluso algunas plantas) han desarrollado la **competencia por concurso**, en la que interacciones sociales o químicas determinan el acceso a recursos importantes. Las especies territoriales, incluidos los lobos, muchos peces, conejos y aves canoras, defienden un área que contiene recursos importantes, como alimento o lugares para criar a sus descendientes. Cuando la población excede el tamaño que puede sostenerse mediante los recursos disponibles, sólo los individuos mejor adaptados son capaces de defender territorios que suministran alimento y resguardo adecuados. Quienes no tienen territorios pueden no reproducirse (lo que reduce la población futura), o pueden fracasar para obtener alimento o resguardo adecuado y convertirse en presas fáciles para los depredadores.

Conforme las densidades poblacionales aumentan y la competencia se vuelve más intensa, algunos animales reaccionan con emigración. Grandes cantidades dejan sus hogares para colonizar áreas nuevas y muchas, en ocasiones la mayoría, mueren en la búsqueda. Por ejemplo, los movimientos masivos de lemmings parecen ocurrir en respuesta a la sobrepoblación. Los enjambres migratorios de langostas plagan periódicamente partes de África, y consumen toda la vegetación a su paso (**FIGURA 26-13**).

Los factores independientes de la densidad y los dependientes de la densidad interactúan para regular el tamaño de la población

El tamaño de una población en un momento dado es resultado de complejas interacciones entre formas independientes de la densidad y formas dependientes de la densidad de resistencia ambiental. Por ejemplo, un grupo de pinos debilitados por la sequía (un factor independiente de la densidad) fácilmente puede resultar presa del escarabajo de pino (dependiente de la densidad). Del mismo modo, un caribú debilitado por el hambre (dependiente de la densidad) y atacado por parásitos (dependiente de la densidad) tiene más probabilidad de morir en un invierno excepcionalmente frío (independiente de la densidad).

Las actividades humanas están disminuyendo las capacidades de carga que los ecosistemas tienen para sus poblaciones animales y vegetales, al devastar las praderas y los perros que en ella habitan, para construir centros comerciales o al destruir selvas tropicales para usarlas en la agricultura, sus poblaciones se reducen en una forma independiente de la densidad. Lo que resulta en una menor capacidad de carga en el ambiente, lo que a su vez ejerce límites dependientes de la densidad sobre el futuro tamaño de las poblaciones.

▲ **FIGURA 26-13 Emigración** En respuesta a la sobrepoblación y la falta de alimento, las langostas emigran en enjambres; a su paso devoran toda la vegetación, e incluso se comen entre ellas.

PREGUNTA ¿Qué beneficios proporciona la emigración masiva para los animales como las langostas o lemmings? ¿Puedes ver algún paralelismo en la emigración humana?

26.3 ¿CÓMO SE DISTRIBUYEN LAS POBLACIONES EN EL ESPACIO Y EN EL TIEMPO?

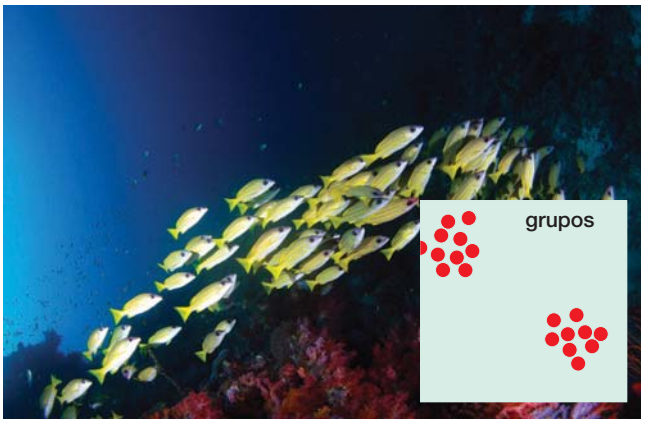
Las poblaciones de diferentes tipos de organismos muestran espaciamientos característicos de sus miembros, determinados por su comportamiento y su medio ambiente. Además, cada población muestra patrones de reproducción y supervivencia que son característicos de la especie.

Las poblaciones muestran diferentes distribuciones espaciales

La distribución espacial de una población se refiere a la forma en que se distribuyen sus individuos dentro de un área determinada. La distribución espacial puede variar con el tiempo, y cambiar con la época de reproducción, por ejemplo. Los ecólogos reconocen tres tipos principales de distribución espacial: agrupada, uniforme y aleatoria (**FIGURA 26-14**).

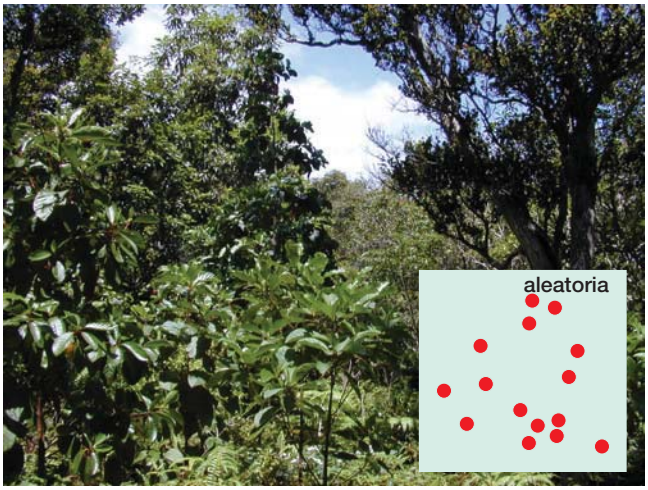
Las poblaciones cuyos miembros viven en grupos muestran una **distribución agrupada**. Los ejemplos incluyen los grupos familiares o sociales, como los rebaños de elefantes, las jaurías de lobos, las manadas de leones, las parvadas de aves y los bancos de peces (**FIGURA 26-14a**). ¿Cuáles son las ventajas del agrupamiento? Las aves en las parvadas se benefician de muchos ojos para distinguir al alimento, como un árbol lleno de frutos. Los bancos de peces y las parvadas de aves también pueden confundir a los depredadores por su gran número de individuos. Los depredadores, a su vez, en ocasiones cazan en grupos y cooperan para atrapar presas más grandes (*véase* la figura 26-10a). Algunas especies forman grupos temporales para aparearse y cuidar de sus juveniles. Otras poblaciones vegetales o animales se agrupan no por razones sociales, sino porque así los recursos son localizados. Los álamos, por ejemplo, se encuentran agrupados a lo largo de los ríos en los pastizales.

Los organismos con una **distribución uniforme** mantienen una distancia relativamente constante entre individuos. Esto es más común entre animales que muestran conductas territoriales que desarrollaron para mantener su acceso a recursos limitados. El comportamiento territorial es más común entre los animales durante sus épocas de apareamiento. Las aves marinas pueden espaciar sus nidos de manera equitativa a lo largo de la costa, justo fuera del alcance mutuo (**FIGURA 26-14b**). Entre las plantas, los arbustos maduros de chaparral con frecuencia se espacian de manera muy equitativa. La investigación demuestra que este espaciamiento resulta de la competencia entre sus sis-



(a) Distribución agrupada

(b) Distribución uniforme



(c) Distribución aleatoria

▲ **FIGURA 26-14 Distribuciones de población** **(a)** Este banco de peces puede confundir a los depredadores por su gran número de individuos. **(b)** Estos alcatraces ocupan nidos equitativamente espaciados a lo largo de la playa. **(c)** Debido a condiciones de crecimiento uniformemente buenas, muchas plantas de la selva tropical crecen en cualquier parte donde caen sus semillas.

temas de raíces, que ocupan un área más o menos circular alrededor de cada planta. Las raíces absorben eficientemente agua y otros nutrimentos del suelo, lo que evita la supervivencia de los arbustos que germinan en la vecindad. Una distribución uniforme ayuda a estos arbustos a obtener los nutrimentos y el agua que necesitan para sobrevivir y crecer.

Los organismos con una **distribución aleatoria** son relativamente raros. Tales individuos no forman grupos sociales. Los recursos que necesitan están casi igualmente disponibles a través del área que habitan y dichos recursos no son tan escasos para requerir espaciamiento territorial. Los árboles y otras plantas en la selva tropical se acercan para estar en una distribución aleatoria (FIGURA 26-14c). Probablemente no haya especies de vertebrados que mantengan una distribución aleatoria todo el año; la mayoría interactúan socialmente, al menos durante la época de reproducción.

La supervivencia en las poblaciones sigue tres patrones básicos

Los animales de diferentes especies difieren considerablemente en sus posibilidades de morir en una fase determinada de su ciclo de vida. Algunas especies producen muchos descendientes que reciben muy pocos recursos; la mayoría de dichos descendientes mueren antes de poder reproducirse. Otros producen pocos descendientes, que obtienen más recursos y con frecuencia sobreviven para reproducirse. Para determinar el patrón de supervivencia, los investigadores construyen **tablas de vida**, que rastrean grupos de organismos, nacidos al mismo tiempo, a lo largo de sus vidas, y registran cuántos sobreviven en cada año sucesivo (u otra unidad de tiempo; FIGURA 26-15a). Si se grafican dichos números, revelan las **curvas de supervivencia** características de la especie en el medio ambiente particular donde se recolectaron los datos. En la FIGURA 26-15b se muestran tres tipos de curvas de supervivencia: descritas como pérdida tardía, pérdida constante y pérdida temprana, de acuerdo con la parte del ciclo de vida durante el cual ocurre la mayoría de las muertes.

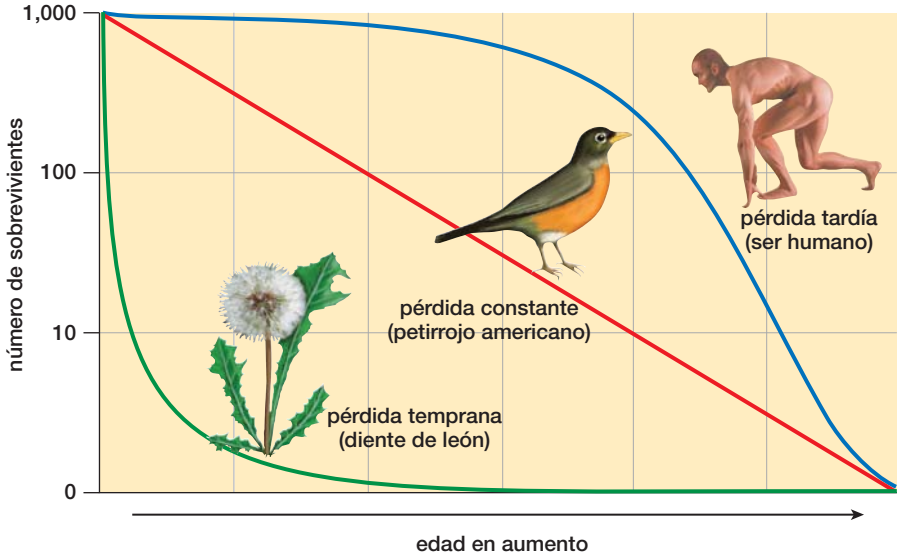
Las **poblaciones con pérdida tardía** producen curvas de supervivencia convexas. Dichas poblaciones tienen tasas de mortalidad juvenil relativamente bajas, y muchos o la mayoría de los individuos sobreviven a edades maduras. Las curvas de supervivencia de pérdida tardía son características de humanos y otros animales grandes de larga vida, como elefantes y argalíes. Tales especies producen relativamente pocos descendientes, cuyos padres protegen y nutren durante la vida temprana.

Las **poblaciones con pérdida constante** producen gráficas de supervivencia que son líneas relativamente rectas. En estas poblaciones los individuos tienen igual posibilidad de morir en cualquier momento durante su ciclo de vida. Este fenómeno se aprecia en algunas aves como las gaviotas y el petirrojo americano, y en poblaciones de laboratorio de organismos que se reproducen asexualmente, como la *hydra* y las bacterias.

Las **poblaciones con pérdida temprana** producen curvas de supervivencia cóncavas. Dichas curvas son características de los organismos que producen gran cantidad de descendientes, los cuales reciben poco o ningún cuidado o recursos por parte de los padres después de salir del cascarón o germinar. Muchas de estas especies se involucran tempranamente en la competencia anárquica por los recursos. La tasa de mortalidad es muy alta entre los jóvenes, pero quienes llegan a la adultez tienen una posibilidad razonable de sobrevivir a la edad adulta. La mayoría de los invertebrados, la mayoría de las plantas y muchos peces, muestran

Edad	Número de sobrevivientes
0 (nacimiento)	100,000
10	99,124
20	98,713
30	97,754
40	96,489
50	93,698
60	87,967
70	76,241
80	54,117
90	22,312
100	2,523

(a) Tabla de vida



(b) Curvas de supervivencia

▲ **FIGURA 26-15 Tablas de vida y curvas de supervivencia** **(a)** Una tabla de vida para la población estadounidense en 2005, que muestra cuántas personas se espera que sigan vivas a edades crecientes por cada 100,000 personas nacidas. Al graficar estos datos se producirá una curva, similar a la curva azul de la parte (b). **(b)** Se muestran tres tipos de curva de supervivencia. Dado que los tiempos de vida difieren, se usan los porcentajes de sobrevivientes (en lugar de las edades). Datos tomados de los Centers for Disease Control and Prevention (Centros para el Control y Prevención de Enfermedades), 2008. *National vital statistics reports*. 56(9).

tales curvas de supervivencia de pérdida temprana. Incluso algunas poblaciones de mamíferos caen en esta categoría; en algunas poblaciones de ciervos cola negra, por ejemplo, 75% de la población muere dentro del primer 10% de su vida.

26.4 ¿CÓMO CAMBIA LA POBLACIÓN HUMANA?

Ninguna fuerza sobre la Tierra rivaliza con la de los seres humanos. Los seres humanos poseemos un enorme poder cerebral y manos diestras con los que podemos manipular el ambiente a nuestra voluntad. El impulso para reproducirnos persiste desde tiempos prehistóricos, cuando la crianza de muchos descendientes ofrecía la única esperanza de la supervivencia continua de la especie. Irónicamente, este impulso ahora representa una amenaza para nosotros mismos y para la biosfera de la que dependemos.

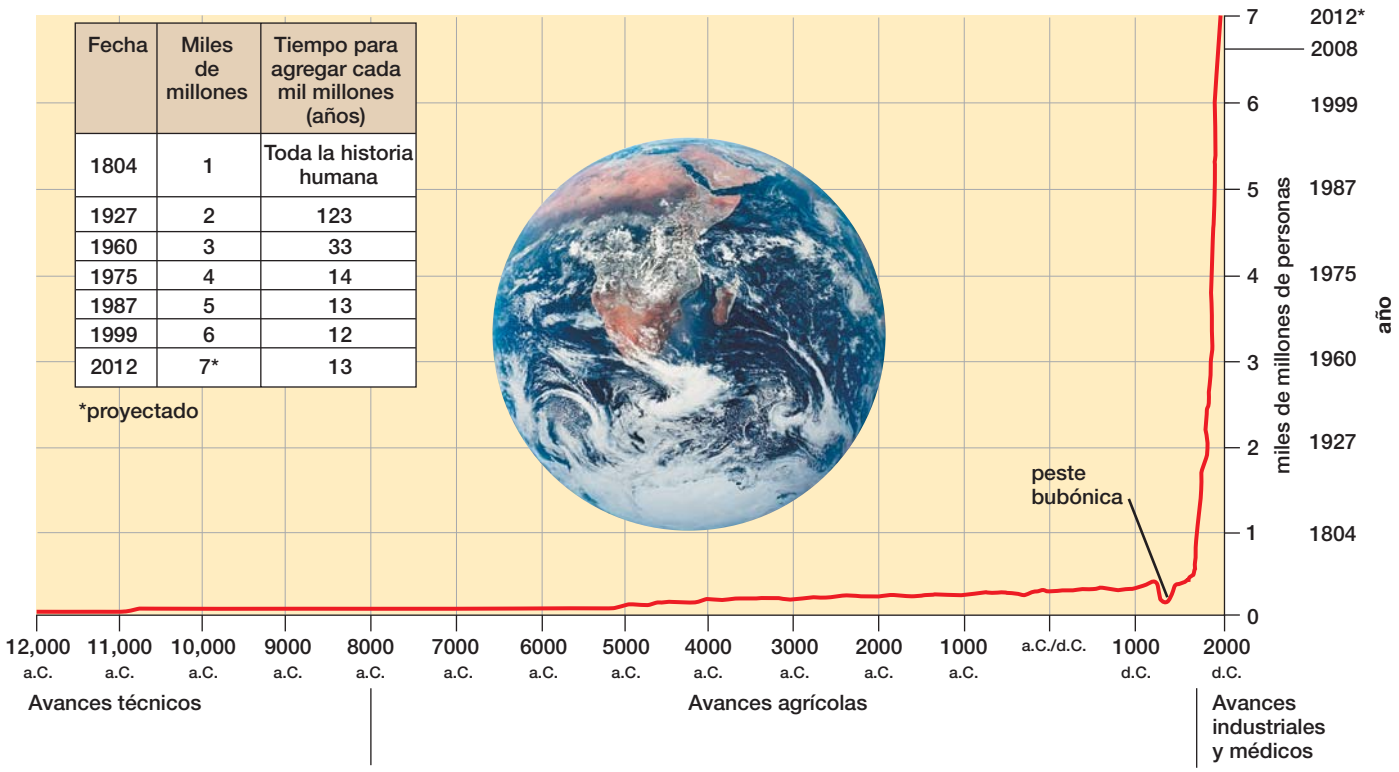
Los demógrafos rastrean los cambios en la población humana

La **demografía** es el estudio de la población humana cambiante. Los demógrafos miden las poblaciones humanas en diferentes países y regiones del mundo, rastrean cambios poblacionales y hacen comparaciones entre países en desarrollo y desarrollados; asimismo, examinan las tasas de natalidad y mortalidad por raza, sexo, nivel educativo y estatus socioeconómico tanto al interior de los países como entre uno y otro. Los demógrafos no sólo rastrean tendencias pasadas y actuales, sino que tratan de explicar dichos cambios, evaluar sus impactos y hacer predicciones para el futuro. Los datos recopilados por los demógrafos son útiles para formular políticas en áreas como salud pública, alojamiento, educación, empleo, inmigración y protección ambiental.

La población humana sigue creciendo rápidamente

Compara la gráfica del crecimiento poblacional humano en la FIGURA 26-16 con las curvas de crecimiento exponencial en las figuras 26-2 y 26-3. Los lapsos son diferentes, pero cada uno tiene la característica curva J del crecimiento exponencial. La población inicialmente creció de manera lenta; tardó aproximadamente 200 mil años para que la población humana llegara a un mil millones. En la tabla dentro de la figura 26-16 observa la cantidad de tiempo decreciente requerido para sumar miles de millones de personas; un estimado de 6% de todos los seres humanos que han vivido alguna vez sobre la Tierra está vivo hoy. Pero observa también que se agregaron miles de millones a una tasa relativamente constante desde la década de 1970. Esto sugiere que, aunque la población humana sigue creciendo con rapidez, es posible que ya no lo haga de manera exponencial. ¿Acaso los seres humanos comienzan a entrar a la parte final de la curva de crecimiento logístico con forma de S (*véase* la figura 26-6a), lo que eventualmente conducirá a una población estable? El tiempo lo dirá. Sin embargo, la población humana de la Tierra (más de 6.8 mil millones en 2009) crece alrededor de 75 millones cada año; esto es más de 1.4 millones de personas por semana. ¿Por qué la resistencia ambiental no ha puesto fin al continuo crecimiento poblacional humano?

Como todas las poblaciones, los seres humanos han encontrado resistencia ambiental; pero, a diferencia de las poblaciones no humanas, responden a la resistencia ambiental al diseñar formas de superarla. Como resultado, la población humana ha crecido durante un lapso sin precedentes. Para alojar a un número creciente de seres humanos, hemos alterado la faz del globo terrestre. El crecimiento poblacional humano se ha visto influido por una serie de avances, cada uno de los cuales supera algún tipo de resis-



▲ **FIGURA 26-16 Crecimiento poblacional humano** La población humana desde la edad de piedra hasta el presente muestra crecimiento exponencial continuo conforme varios avances superan la resistencia ambiental. Observa el descenso en el siglo XIV causado por la peste bubónica. Observa también los intervalos de tiempo durante los cuales se agregaron miles de millones adicionales. (Detalle) La Tierra es una isla de vida en un mar de vacío; su espacio y recursos son limitados.

PREGUNTA La población humana sigue creciendo rápidamente, pero existe evidencia de que ya se excedió la capacidad de carga de la Tierra de acuerdo con los niveles actuales de tecnología. ¿Cómo crees que se verá esta curva cuando llegue el año 2500? ¿Y cuando llegue el año 3000? Explica.

tencia ambiental, lo que aumenta la capacidad de carga de la Tierra para las personas. ¿Existe un límite final para dicha capacidad de carga? ¿Ya se alcanzó o acaso se superó? Estas preguntas se exploran en el "Guardián de la Tierra: ¿Hemos excedido la capacidad de carga de la Tierra?"

Una serie de avances ha aumentado la capacidad de la Tierra para sostener personas

Los primeros seres humanos descubrieron el fuego, inventaron herramientas y armas, construyeron refugios y diseñaron vestimenta protectora, una serie de avances técnicos que aumentaron la capacidad de carga. Las herramientas y las armas les permitieron cazar de manera más efectiva y aumentar su suministro de alimento, mientras que el refugio y la vestimenta ampliaron las áreas habitables del globo terrestre.

Los cultivos y animales domesticados suplantaron la cacería y la recolección en muchas partes del mundo aproximadamente en el año 8000 a.C. Dichos avances agrícolas proporcionaron a las personas un mayor suministro confiable de alimento, lo que aumentó aún más la capacidad de carga de la Tierra para los seres humanos. Un aumento en el suministro de alimentos resultó en una vida más larga y más años de crianza infantil, pero una alta tasa de mortalidad debida a las enfermedades siguió restringiendo el crecimiento poblacional.

Estudio de caso continuación

El misterio de la Isla de Pascua

Aunque la agricultura aumentó la capacidad de carga de la Tierra para los seres humanos, la actividad agrícola puede dañar el medio ambiente. Por ejemplo, cuando los bosques se limpian para dejar espacio para campos y pastizales, se pierden los recursos sustentadores de la vida proporcionados por los bosques. Después de que los polinesios colonizaron la Isla de Pascua, comenzaron a limpiar sus bosques para plantar cultivos. Muchos expertos consideran que los polinesios llevaron deliberadamente ratas consigo hacia las nuevas islas como una fuente de alimento. Las ratas en la Isla de Pascua prosperaron, mataron aves que anidaban en el suelo y se alimentaron de semillas de las palmeras nativas. La pérdida de semillas habría contribuido a la desaparición del ecosistema boscoso de la Isla de Pascua y de las comunidades de vida silvestre que éste sostenía.

El crecimiento poblacional humano continuó lentamente durante miles de años, hasta que grandes avances industriales y médicos permitieron una explosión poblacional. Dichos avances comenzaron en Inglaterra a mediados del siglo XVIII, y se dispersaron por toda Europa y América del Norte durante el siglo XIX

y hasta el siglo XX. El avance médico redujo de manera dramática la tasa de mortalidad al disminuir la resistencia ambiental causada por las enfermedades. El descubrimiento de las bacterias y su papel en las infecciones resultó en un mejor control de las enfermedades bacterianas a través del mejoramiento sanitario y, más tarde, el uso de antibióticos. Las vacunas para enfermedades como la viruela redujeron las muertes por infecciones virales.

La transición demográfica explica las tendencias en el tamaño de la población

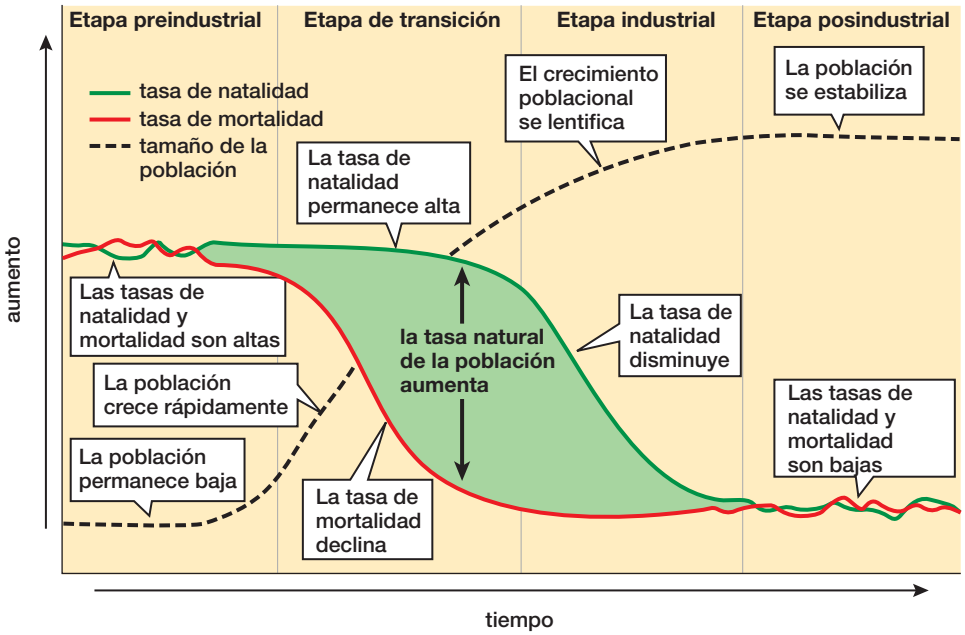
En la actualidad, los países por lo general se describen como desarrollados o en desarrollo. Las personas en los **países desarrollados** (incluidos Australia, Nueva Zelandia, Japón y países de América del Norte y Europa) se benefician de un estándar de vida relativamente alto, con acceso a tecnología moderna y atención médica, incluida la anticoncepción. El ingreso promedio es relativamente alto, las oportunidades de educación y empleo están disponibles para ambos sexos, y las tasas de mortalidad por enfermedades infecciosas son bajas. Pero menos de 20% de la población mundial vive en países desarrollados. La mayoría de los habitantes de la Tierra, que viven en **países en desarrollo** de América Central y del Sur, África, y gran parte de Asia, carecen de estas ventajas.

La tasa de crecimiento poblacional en los países que ahora son desarrollados cambió con el tiempo en etapas razonablemente predecibles, lo que produjo un patrón llamado **transición demográfica** (FIGURA 26-17). Antes de que ocurrieran los grandes avances industriales y médicos, dichos países estaban en la *etapa preindustrial*, con poblaciones relativamente pequeñas y estables cuyas altas tasas de natalidad se equilibraban con altas tasas de mortalidad. Durante la siguiente etapa, conocida como *etapa de transición*, la producción de alimento aumentó y la atención a la salud mejoró; esto provocó la caída de las tasas de mortalidad, mientras que las tasas de natalidad permanecieron elevadas, lo que condujo a una tasa natural explosiva de crecimiento en la población. Durante la *etapa industrial*, las tasas de natalidad cayeron conforme más personas se mudaron de las granjas pequeñas a las ciudades (donde los niños eran menos importantes como fuente de mano de obra), los anticonceptivos estuvieron disponibles más fácilmente y las oportunidades de las mujeres para trabajar fuera del hogar aumentaron. La mayoría de los países desarrollados ahora están en la *etapa posindustrial* de la transición demográfica y, con excepción de Estados Unidos, sus poblaciones son relativamente estables, con bajas tasas de natalidad y de mortalidad.

Si las tasas de inmigración y emigración se equilibran, con el tiempo una población se estabilizará si los padres, en promedio, tienen justo el número de hijos requeridos para sustituirlos; a esto se le llama **fertilidad de nivel de reemplazo (FNR)**. La fertilidad de nivel de reemplazo es 2.1 hijos por mujer (en lugar de exactamente 2), porque no todos los hijos sobreviven hasta la madurez.

El crecimiento de la población mundial se distribuye de manera inequitativa

En los países en desarrollo, como la mayoría de los países en América Central y del Sur, Asia (no incluidos China y Japón) y África (excluidos los países africanos devastados por la epidemia del sida), los avances médicos han reducido las tasas de mortalidad y aumentado la esperanza de vida, pero las tasas de natalidad siguen siendo relativamente altas. China es un caso único; aunque es un país en desarrollo, desde hace años su gobierno reconoció el impacto negativo del crecimiento poblacional continuo e instituyó reformas sociales (muchas de ellas punitivas) que lle-


Etapa preindustrial
Etapa de transición
Etapa industrial
Etapa posindustrial
tasa de natalidad
tasa de mortalidad
tamaño de la población
El crecimiento poblacional se lentifica
La población se estabiliza
La tasa de natalidad permanece alta
Las tasas de natalidad y mortalidad son altas
la tasa natural de la población aumenta
La tasa de natalidad disminuye
La población crece rápidamente
La población permanece baja
La tasa de mortalidad declina
Las tasas de natalidad y mortalidad son bajas
aumento
tiempo

▲ **FIGURA 26-17 La transición demográfica** Una población que experimenta una transición demográfica pasa por cuatro etapas. Se comienza en un tamaño pequeño relativamente estable con altas tasas de natalidad y mortalidad. Las tasas de mortalidad declinan primero, lo que provoca que la población global aumente. Luego las tasas de natalidad declinan, lo que provoca que la población se estabilice en un número más alto con tasas de natalidad y mortalidad relativamente bajas.

Guardián de la Tierra

¿Hemos excedido la capacidad de carga de la Tierra?

En Costa de Marfil, un pequeño país en África Occidental, el gobierno libra una batalla para proteger de miles de cazadores, granjeros y talamontes ilegales parte de sus selvas tropicales, que rápidamente se están minando. Las autoridades queman las casas de los ocupantes ilegales, quienes regresan de inmediato y vuelven a construir. Un residente ilegal es Sep Djekoule. "Tengo 10 hijos y debemos comer", explica. "La selva es donde puedo proveer a mi familia, y todos tienen ese derecho." Sus palabras ilustran el conflicto entre crecimiento poblacional y protección ambiental, entre el "derecho" a tener muchos hijos y la capacidad de proveerlos usando los recursos finitos de la Tierra. ¿Cuántas personas puede sostener la Tierra?

Los ecólogos están de acuerdo en que el concepto de una capacidad de carga para los seres humanos es confuso. Por una parte, se aumentó la capacidad de carga de la Tierra para los seres humanos mediante avances agrícolas y de otro tipo. Por otra parte, las crecientes expectativas de comodidad, movilidad y conveniencia reducen la capacidad de carga, pues cada individuo busca mucho más que los recursos mínimos necesarios para sostener la vida. La tecnología, aplicada de manera adecuada, puede reducir el impacto sobre otros organismos y el medio ambiente al mejorar la eficiencia agrícola, conservar la energía y el agua, reducir los contaminantes, y reciclar más de lo que se usa. Sin embargo, ninguna cantidad de innovación tecnológica compensará el potencial biótico de los seres humanos, que debe restringirse si esperamos que la Tierra siga sosteniéndonos.

Un grupo internacional de científicos y profesionales de muchos campos trabaja con la Global Footprint Network para valorar el impacto de la humanidad sobre los ecosistemas globales. Este enorme proyecto compara la demanda humana de recursos (incluidos productos agrícolas, peces y otros alimentos silvestres, madera, espacio, y energía) con la capacidad de los ecosistemas del mundo para suministrar dichos recursos en una forma sustentable. Por sustentable se entiende que los recursos podrían renovarse indefinidamente, y la capacidad de la biosfera para suministrarlos no disminuiría con el tiempo.

Para evaluar el impacto humano, los investigadores estiman el área de terreno biológicamente productivo necesario para ofrecer los recursos demandados y absorber los desechos de una persona promedio. Esta área se llama **huella ecológica**. Aunque los datos más recientes son para 2005, estos expertos estiman que, durante 2008, los 6.7 mil millones de personas de la Tierra consumieron 140% de los recursos que estaban disponibles desde el punto de vista sustentable. En otras palabras, para evitar dañar los recursos de la Tierra, la población actual, de acuerdo con su estándar de vida presente, requeriría al menos 1.4 planetas Tierra. Sostener la población mundial de manera sustentable al estándar de vida promedio de Estados Unidos requeriría 4.7 planetas Tierra.

Como aprendiste en este capítulo, una población que supera la capacidad de carga daña su ecosistema y reduce su capacidad futura para sostener dicha población. Conforme se usó la proeza tecnológica para superar la resistencia ambiental, la huella ecológica colectiva de la humanidad se volvió suficientemente grande para pisotear la base de recursos sustentables de la Tierra, lo que reduce su capacidad para sostener a los seres humanos.

Por ejemplo, cada año, el pastoreo excesivo y la deforestación reducen la productividad del suelo, especialmente en los países en desarrollo. El área de cultivo disponible para sostener a cada persona se redujo a más de la mitad en los últimos 50 años, y las Naciones Unidas estiman que actualmente más de 850 millones de personas carecen de alimentos adecuados. Una porción significativa del suelo agrícola del mundo sufre erosión, lo que reduce su capacidad para sostener tanto cultivos como ganado de pastoreo (**FIGURA E26-2**). La búsqueda de suelos agrícolas impulsa a las personas a talar bosques en lugares donde el suelo es poco adecuado para la agricultura. La demanda de madera también provoca que grandes áreas sean deforestadas anualmente, lo que causa

varon la tasa de fertilidad de China abajo del nivel de reemplazo (*véase* la figura 26-21).

La mayoría de los otros países en desarrollo están dentro de la transición tardía o la etapa industrial de la transición demográfica. En muchas de dichas naciones, niños adultos brindan seguridad financiera a los padres viejos. Los niños jóvenes también pueden contribuir de manera significativa al ingreso familiar al trabajar en granjas o, en ocasiones, en fábricas. Factores sociales impulsan el crecimiento poblacional en los países donde los hijos confieren prestigio y donde las creencias religiosas promueven familias grandes. Además, en los países en desarrollo, muchas mujeres a quienes les gustaría limitar el tamaño de su familia carecen de anticonceptivos. En la nación africana de Nigeria, sólo 8% de las mujeres usan métodos anticonceptivos modernos, y la mujer promedio cría seis hijos. Nigeria sufre de erosión del suelo, contaminación del agua y pérdida de bosques y vida silvestre. Con 45% de sus 148 millones de personas con una edad por debajo de 15 años, el crecimiento poblacional continuo es inevitable, por las razones descritas anteriormente.

El crecimiento poblacional es más alto en los países que menos pueden costearlos, lo que produce un tipo de retroalimentación positiva. Cuantas más personas comparten los mismos recursos limitados, la pobreza aumenta. La pobreza aleja a los niños de las escuelas y los conduce hacia actividades que ayudan a sostener a sus familias. La falta de educación y de acceso a los anticonceptivos contribuye entonces a continuas tasas de natalidad altas. De los más de 6.8 mil millones de personas sobre la Tierra en 2009, alrededor de 5.6 mil millones residían en países en desarrollo. De forma alentadora, las tasas de natalidad en algunos países en desarrollo comenzaron a disminuir debido a cambios sociales y al aumento del acceso a los anticonceptivos. En Brasil, por ejemplo, la tasa de fertilidad es de aproximadamente 1.9 y el gobierno brasileño proyecta una lenta reducción en su población a partir de 2030. Pero las expectativas para la estabilización de la población mundial en el futuro cercano son opacas. Las Naciones Unidas predicen que para el año 2050, la población será de más de nueve mil millones y que seguirá en crecimiento (aunque de una manera mucho más lenta que en el presente), con 7.9 mil

la escorrentía de agua dulce tan necesaria, la erosión de la preciada capa superior del suelo, la contaminación de ríos y una reducción global en la capacidad del suelo para sostener futuros cultivos o bosques. La necesidad de alimentos, madera y, recientemente, biocombustibles (productos como la soya, que se cultiva para servir como combustible) impulsa la destrucción de decenas de millones de hectáreas de selva tropical cada año, y provoca la extinción de especies a una escala sin precedentes (*véanse* las páginas 587-589).

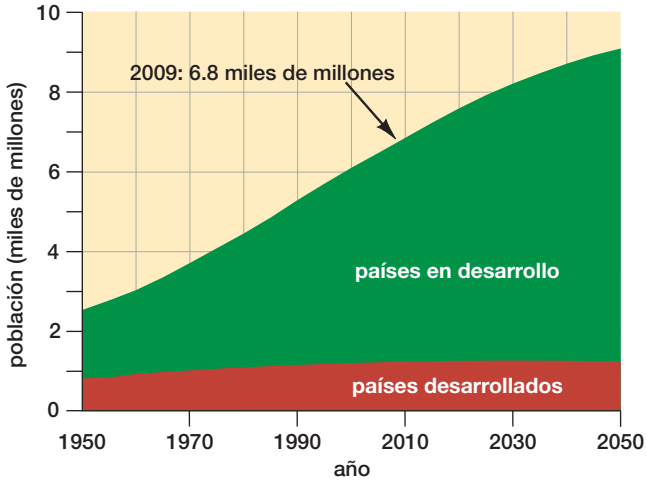
En muchos países en desarrollo, incluidos India y China (cada uno hogar de más de 1.1 mil millones de personas), el agua fresca y limpia es escasa. En dichos países, depósitos de agua subterránea se agotan para irrigar tierras de cultivo mucho más rápido de lo que vuelven a llenarse por agua de lluvia y nieve que se filtra de nuevo en el suelo. Dado que el suelo irrigado proporciona alrededor de 40% de los cultivos alimenticios humanos, la escasez de agua puede conducir rápidamente a la escasez de alimentos.

La captura mundial total de peces silvestres alcanzó un pico a finales de la década de 1980 y gradualmente ha ido en declive, a pesar del aumento de inversiones en equipo, tecnología mejorada para encontrar peces y el aumento en cultivos de especies pesqueras más pequeñas y menos deseables. Casi 70% de las poblaciones de peces oceánicos comerciales se usan completamente o se pescan en exceso, y muchas de las poblaciones de peces que antes eran abundantes (como el bacalao que se pesca en Nueva Inglaterra, Canadá y el Mar del Norte) ahora han disminuido dramáticamente debido a la pesca excesiva.

Nuestra población actual, con el nivel de tecnología con que cuenta, claramente "realiza un pastoreo en exceso" de la biosfera. Conforme los 5.5 mil millones de personas en los países menos desarrollados luchan por aumentar su estándar de vida, el daño a los ecosistemas de la Tierra se acelera. Para estimar el número de personas que la Tierra puede —o debe— sostener, es importante reconocer que las personas desean de la vida mucho más que simplemente sobrevivir. Pero, debido a nuestro elevado número, el estándar de vida en los países desarrollados ya es un lujo inalcanzable para la mayoría de los habitantes de la Tierra.

▲ **FIGURA E26-2 El pastoreo excesivo puede conducir a la pérdida de suelo productivo** Las actividades humanas, como el pastoreo excesivo, la deforestación y las prácticas agrícolas pobres, reducen la productividad del suelo. (Detalle) Una población humana en expansión, junto con una pérdida de suelo productivo, puede llevar a la tragedia.

Inevitablemente, la población humana dejará de crecer. Ya sea que de forma voluntaria se reduzca la tasa de natalidad o que varias fuerzas de resistencia ambiental —incluidas enfermedades y hambruna— incrementen de manera dramática la tasa de mortalidad humana. La elección es de los seres humanos. La esperanza del futuro se encuentra en reconocer las señales de la explotación excesiva de los recursos de la Tierra por parte de los humanos y en actuar para reducir la población antes de que la biosfera se dañe de manera irrevocable.



▲ **FIGURA 26-18 Población mundial histórica y proyectada**

millones de personas viviendo en las naciones en desarrollo (**FIGURA 26-18**).

La estructura etaria actual de una población predice su crecimiento futuro

Los datos recopilados por los demógrafos permiten graficar la **estructura etaria** de las poblaciones humanas. Los diagramas de estructura etaria muestran grupos de edad sobre el eje vertical y el número (o porcentaje) de individuos en cada grupo etario sobre el eje horizontal, con hombres y mujeres mostrados en lados opuestos. Los diagramas de estructura etaria se elevan hasta un pico que refleja la esperanza de vida humana máxima, pero la forma del resto del diagrama revela si la población se expande, es estable o se encoje. Si los adultos en el grupo en edad reproductiva (15 a 44 años) tienen más hijos (el grupo de 0 a 14 años) de los que se necesitan para reemplazarlos, la población está por arriba de la FNR y se expande; su estructura etaria será aproximadamente triangular (**FIGURA 26-19a**). Si los adultos en edad reproductiva tienen

justo el número de hijos necesarios para reemplazarlos, la población está en la FNR. Una población que ha estado en FNR durante muchos años tendrá un diagrama de estructura etaria con lados relativamente rectos (**FIGURA 26-19b**). En las poblaciones que se encogen, los adultos que se reproducen tienen menos hijos de los que se requieren para reemplazarlos, lo que hace que el diagrama de estructura etaria se estreche en la base (**FIGURA 26-19c**).

La **FIGURA 26-20** muestra las estructuras etarias promedio para las poblaciones de países desarrollados y en desarrollo del año 2009, con proyecciones para 2050. Incluso si los países con crecimiento rápido lograran la FNR inmediatamente, su crecimiento poblacional continuaría durante décadas, porque los hijos de hoy crean un impulso para el crecimiento futuro conforme entran a sus años reproductivos y comienzan sus propias familias, incluso si sólo tienen dos hijos por pareja. Este impulso alimenta el crecimiento poblacional de China de 0.5% al año (lo que agregó a más de 6.6 millones de personas en 2008) incluso con una tasa de fertilidad de 1.6, muy por abajo de la FNR. En una población humana estable, menos de 20% de los individuos caerán en el grupo etario prerreproductivo (0 a 14 años). En México, este grupo etario constituye 32% de la población, y en muchas naciones africanas, los niños comprenden más de 40% de la población.

La fertilidad en Europa está por debajo del nivel de reemplazo

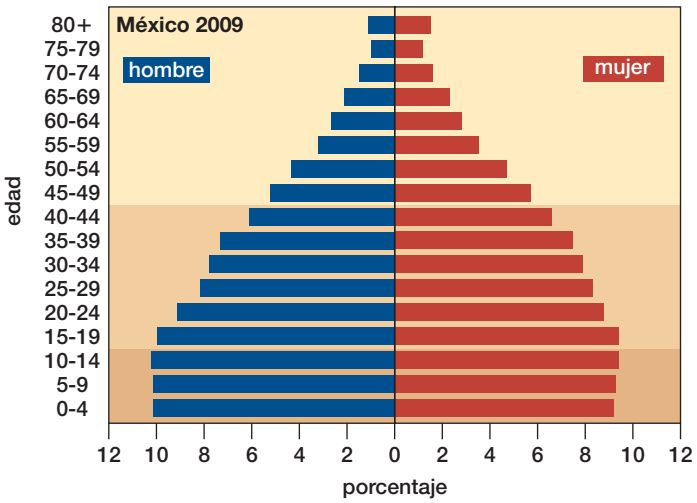
La **FIGURA 26-21** ilustra tasas de crecimiento para varias regiones del mundo. En Europa, el cambio anual promedio en población es 0%, con una tasa de fertilidad promedio de 1.5 (sustancialmente por debajo de la FNR), pues muchas mujeres demoran el momento de tener hijos o renuncian a ello.

Esta situación plantea preocupaciones acerca de la disponibilidad de trabajadores y contribuyentes fiscales futuros para sostener el aumento temporal resultante en el porcentaje de ancianos. Muchos países europeos ofrecen o están considerando incentivos (como grandes deducciones fiscales) para parejas que tengan hijos a una edad más temprana, lo que acorta el tiempo de generación y aumenta la población. El gobierno de Japón también está preocupado por la baja tasa de fertilidad del país (1.3) y ofrece subsidios para alentar la conformación de familias más grandes. Esto ocurre aun cuando Japón, que tiene aproximadamente el tamaño del estado estadounidense de Montana, hogar de casi 128 millones de personas (42% de toda la población estadounidense).

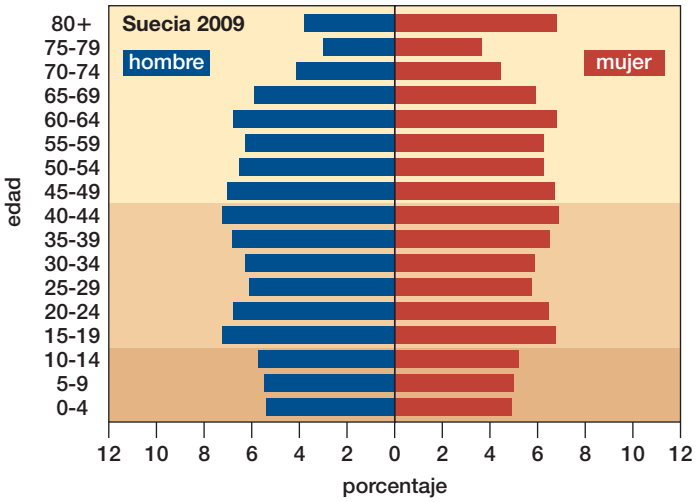
Aunque una población reducida a final de cuentas ofrecerá tremendos beneficios tanto para las personas como para la biosfera que los sustenta, las estructuras económicas actuales en países a lo largo del mundo se basan en poblaciones crecientes. Los difíciles ajustes que se requieren conforme las poblaciones disminuyen, o simplemente se estabilizan, motivan a los gobiernos a adoptar políticas que alientan más nacimientos y crecimiento continuo.

La población estadounidense crece rápidamente

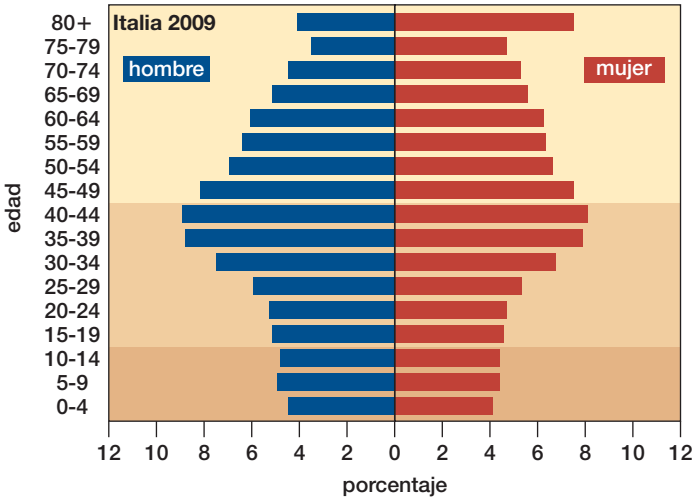
Con una población de más de 307 millones, y una tasa de crecimiento de alrededor de 1% anual, Estados Unidos es el país desarrollado de más rápido crecimiento en el mundo (**FIGURA 26-22**). Entre 2006 y 2008, este país agregó casi tres millones de personas al año (más de ocho mil cada día), con inmigración legal e ilegal



(a) Pirámide poblacional para México

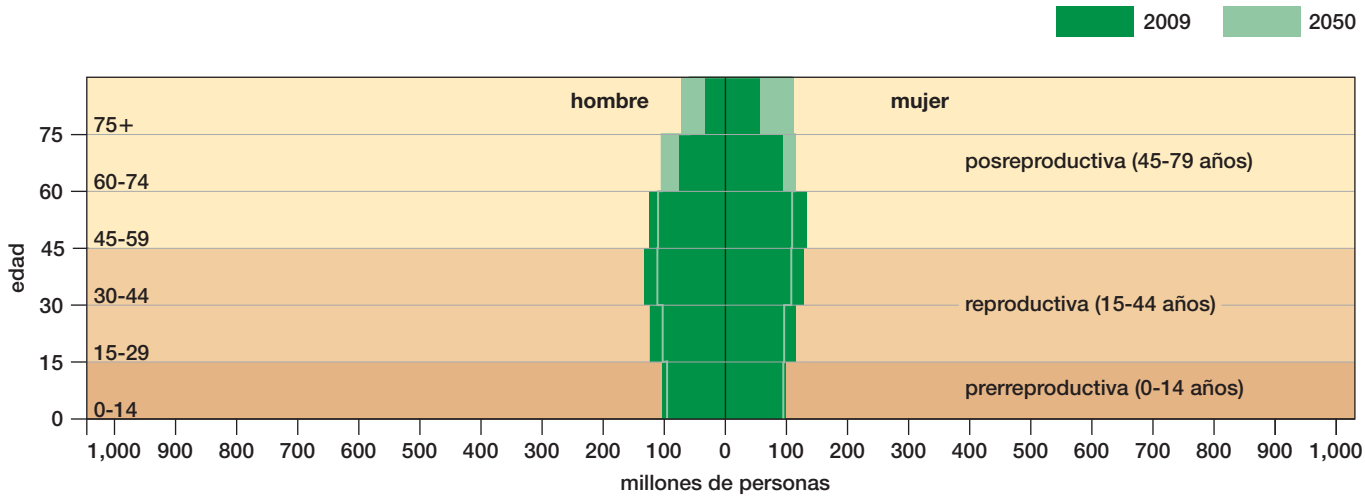


(b) Pirámide poblacional para Suecia

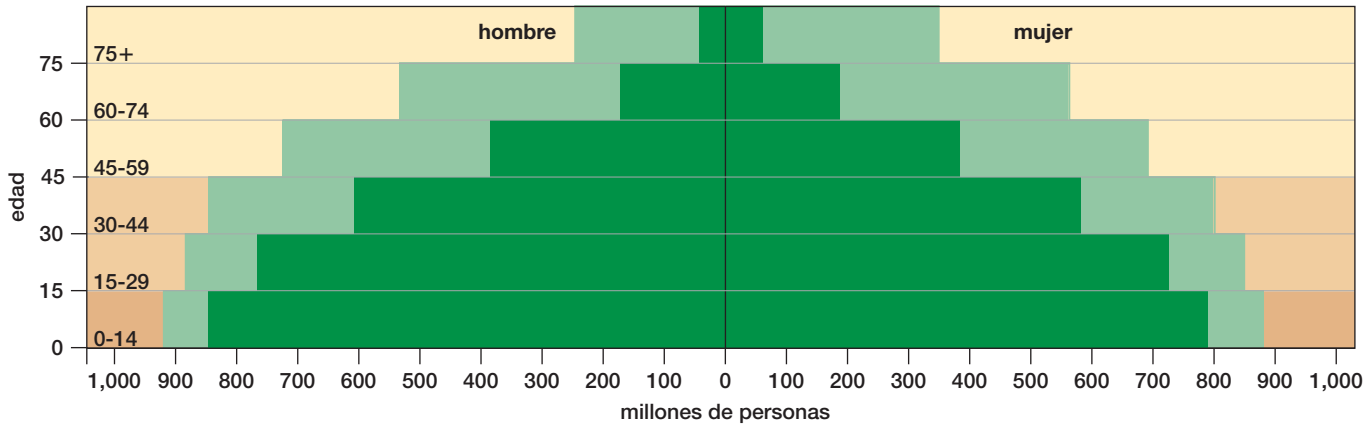


(c) Pirámide poblacional para Italia

▲ **FIGURA 26-19 Diagramas de estructura etaria** **(a)** México crece aproximadamente 1.6% al año. **(b)** Suecia tiene una población estable. **(c)** La población de Italia se encoge. Los diferentes fondos de color indican tres grupos etarios; de abajo arriba: prerreproductivo (0 a 14 años), reproductivo (15 a 44 años) y posreproductivo (45 a 80+ años). Dado que las barras superiores incluyen a todos los que tienen más de 80 años de edad, son desproporcionadamente grandes. Estos datos también muestran que las mujeres, en promedio, viven más que los hombres. Datos tomados de la U.S. Census Bureau (Oficina de Censo de Estados Unidos).



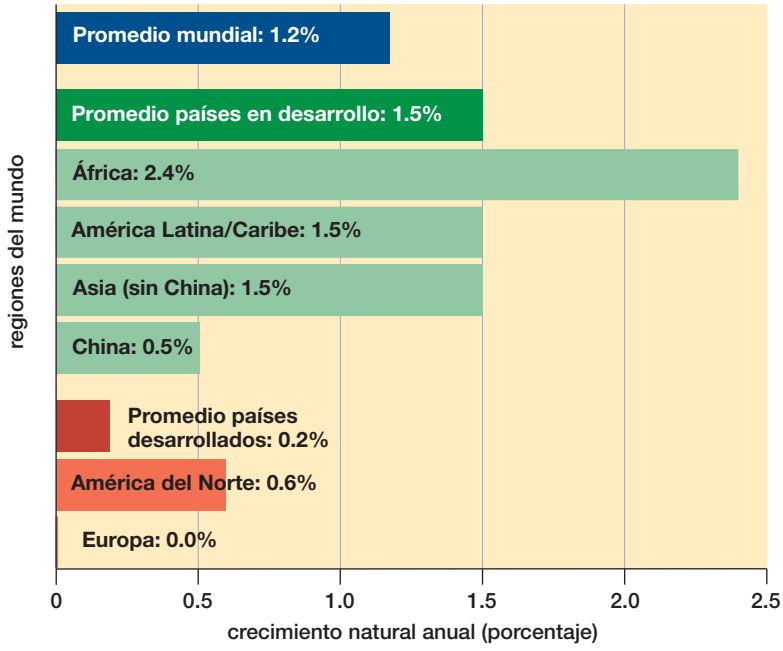
(a) Países desarrollados



(b) Países en desarrollo

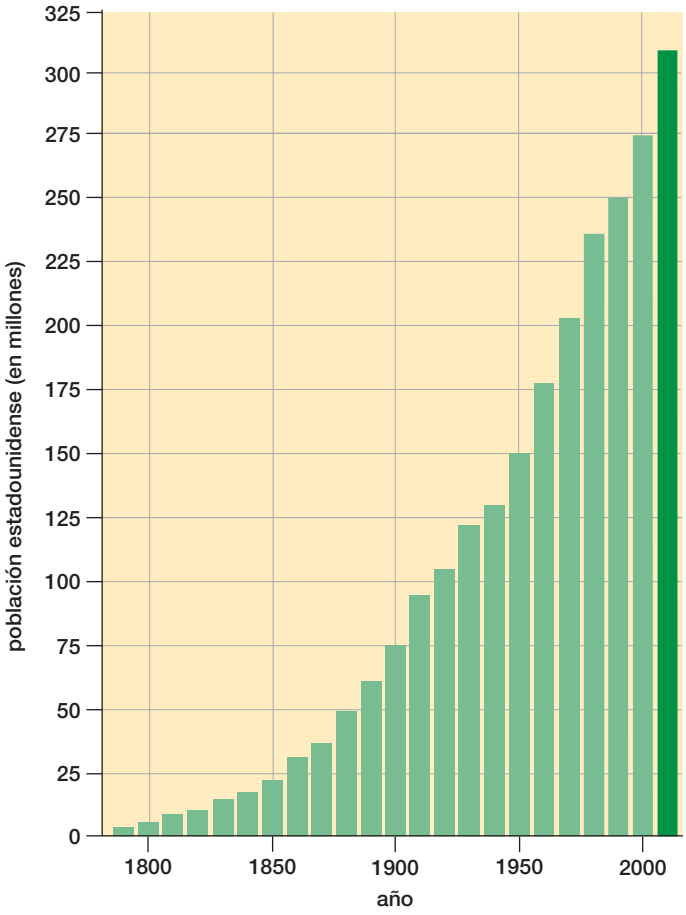
▲ **FIGURA 26-20 Diagramas de la estructura etaria de países desarrollados y en desarrollo** Observa que la diferencia prevista en el número de niños en relación con los padres en los países en desarrollo es menor en 2050, conforme dichas poblaciones se acerquen a la FNR. El gran número de jóvenes que entrará a su edad de criar niños provocará un crecimiento continuo. Datos tomados de la U.S. Census Bureau (Oficina de Censo de Estados Unidos).

PREGUNTA ¿Cómo una tasa de fertilidad por arriba de la FNR produce un efecto de retroalimentación positiva (en el que un cambio crea una situación que se amplifica a sí misma) sobre el crecimiento poblacional?



◀ **FIGURA 26-21 Cambio poblacional por regiones del mundo** Las tasas de crecimiento que se muestran se deben a un crecimiento natural (nacimientos-muertes) expresado como el aumento porcentual anual para varias regiones del mundo (las regiones en desarrollo se indican en verde, las regiones desarrolladas en rojo). Estas cifras no incluyen inmigración o emigración. Datos tomados del Population Reference Bureau. 2008. *World population data sheet*.

PREGUNTA ¿Por qué existen diferencias poblacionales tan grandes entre los países desarrollados y en desarrollo?



◀ FIGURA 26-22 Crecimiento poblacional estadounidense Desde 1790, el crecimiento poblacional estadounidense ha producido una curva con forma de J similar a la vista para crecimiento exponencial. Cada barra representa un intervalo de 10 años. La barra verde oscuro es la población proyectada para 2010.

PREGUNTA ¿En qué etapa de la curva S se encuentra la población estadounidense? ¿Qué factores consideras que provocarán su estabilización y cuándo?

que explica un estimado de 40% del aumento poblacional. La tasa de fertilidad promedio de los nuevos inmigrantes a Estados Unidos está por arriba de la FNR, lo que agrava su impacto sobre el crecimiento. La inmigración asegurará el crecimiento poblacional estadounidense continuo para el futuro indefinido, a menos que la tasa de fertilidad de dicho país (que estuvo sólo a nivel de reemplazo en 2008) caiga suficientemente abajo de la FNR para compensar el influjo de personas.

El rápido crecimiento de la población estadounidense tiene grandes implicaciones ambientales tanto para esta nación como para el mundo. La persona promedio en Estados Unidos usa cinco veces más energía que la persona promedio a nivel mundial. Los tres millones de personas que se agregaron a la población estadounidense en 2008 usaron 2.5 veces más energía que todos los casi 18 millones de personas que expandieron la población de la India durante el mismo año. La inexorable dispersión de alojamiento, establecimientos comerciales y empresas de extracción de energía degradan y destruyen hábitats naturales, lo que reduce la capacidad de carga para la vida no humana de los ecosistemas a lo largo de Estados Unidos.

Estudio de caso otro vistazo

El misterio de la Isla de Pascua

La datación con carbono radiactivo de sedimentos, el examen de polen y excavaciones arqueológicas sugieren que, cuando los polinesios llegaron a la Isla de Pascua, encontraron un paraíso boscoso. Huesos antiguos ofrecen evidencia de que seis especies de aves terrestres y 25 especies de aves marinas anidaban en la isla. La ahora extinta palmera de la Isla de Pascua proporcionaba nueces comestibles y savia que podía convertirse en jarabe y vino. Sus troncos servían para construir grandes canoas desde las cuales los isleños arponeaban marsopas, cuyos huesos fueron abundantes en montones de desperdicios datados entre los años 900 y 1300.

La composición variable de los montones de desperdicios a lo largo del tiempo atestigua la dieta variada de los nativos conforme su ecosistema isleño se degradaba y sus opciones se limitaban cada vez más. Las palmeras desaparecieron alrededor del año 1400 y los huesos de marsopa desaparecieron de los montones de desperdicios alrededor del año 1500, probablemente conforme las últimas canoas disponibles ya no eran útiles. Todas las aves terrestres de la Isla de Pascua fueron exterminadas hace mucho, y sólo una especie de ave marina todavía anida ahí. La evidencia soporta la hipótesis de que la población creció hasta que excedió la capacidad del medio ambiente para sostenerla. Así como el reno de la isla St. Paul (*véase* la figura 26-7), la población humana de la Isla de Pascua dañó el ecosistema del que dependía.

¿Qué puedes aprender de la Isla de Pascua? De acuerdo con el biólogo y escritor Jared Diamond: "El significado de la Isla de Pascua para nosotros debe ser aterradoramente obvio. La Isla de Pascua es la Tierra escrita en minúsculas. En la actualidad, nuevamente, una población creciente confronta recursos que se reducen. Todavía no tenemos válvula de emigración, porque todas las sociedades humanas están ligadas mediante transporte internacional, y no podemos escapar al espacio como los isleños de Pascua lo hicieron hacia el océano. Si seguimos nuestra ruta actual, habremos agotado las mayores pescaderías del mundo, las selvas tropicales, los combustibles fósiles y gran parte del suelo para cuando mis hijos tengan mi edad actual".

Considera esto

Recientemente, una pareja en Estados Unidos recibió publicidad positiva al dar a luz a su hijo número 18. Todos los hijos están bien cuidados y bien educados, y la familia no recibe asistencia gubernamental. ¿Debería considerarse un derecho humano básico para las parejas el tener tantos hijos como puedan elegir? Explica tu posición.

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

26.1 ¿Cómo cambia el tamaño de la población?

Los individuos se unen a las poblaciones a través del nacimiento o la inmigración y las abandonan al morir o mediante la emigración. El tamaño final de una población estable resulta de las interacciones entre el potencial biótico (la máxima tasa de crecimiento poblacional) y la resistencia ambiental (factores que limitan el crecimiento poblacional).

Todos los organismos tienen el potencial biótico para lograr más que reemplazarse a ellos mismos durante sus vidas, lo que resulta en crecimiento poblacional. Las poblaciones en circunstancias ideales tienden a crecer exponencialmente, con un creciente número de individuos agregados durante cada periodo sucesivo. Las poblaciones no pueden mantener un crecimiento exponencial durante mucho tiempo; o se estabilizan o experimentan ciclos periódicos de auge-decadencia como resultado de la resistencia ambiental.

26.2 ¿Cómo se regula el crecimiento poblacional?

La resistencia ambiental restringe el crecimiento poblacional al aumentar la tasa de mortalidad o reducir la tasa de natalidad. El tamaño máximo al cual una población puede ser sostenida indefinidamente por un ecosistema se llama *capacidad de carga* (*K*), que está determinada por recursos limitados como espacio, nutrimentos y luz. La resistencia ambiental por lo general mantiene a las poblaciones en o por debajo de la capacidad de carga. En la naturaleza, las poblaciones pueden exceder temporalmente *K* al agotar su base de recursos. Dependiendo del grado de daño a los recursos cruciales, esto conduce a (1) que la población oscile en torno a *K*; (2) la población caiga estrepitosamente y luego se estabilice en una *K* reducida, o (3) la población comience a ser eliminada del área.

El crecimiento poblacional está restringido por formas de resistencia ambiental independientes de la densidad (tiempo y clima) y por aquellas dependientes de la densidad (competencia, depredación y parasitismo).

BioFlix™ Populaltion Ecology (disponible en inglés)

26.3 ¿Cómo se distribuyen las poblaciones en el espacio y en el tiempo?

Las poblaciones pueden distribuirse en tres formas generales: agrupada, uniforme y aleatoria. La distribución agrupada puede ocurrir por razones sociales o alrededor de recursos limitados. La distribución uniforme con frecuencia es resultado de espaciamiento territorial. La distribución aleatoria es rara y ocurre sólo cuando los individuos no interactúan socialmente y cuando los recursos son abundantes y están distribuidos de manera equitativa.

Las poblaciones muestran curvas de supervivencia específicas que describen la probabilidad de supervivencia a una edad dada. Las curvas de pérdida tardía (convexas) son características de las especies de vida larga con pocos descendientes, que reciben atención de sus padres. Las especies con curvas de pérdida constante tienen la misma posibilidad de morir a cualquier edad. Las curvas de pérdida temprana (cóncavas) son típicas de organismos que producen numerosos descendientes, la mayoría de los cuales muere antes de llegar a la madurez.

26.4 ¿Cómo cambia la población humana?

La población humana ha mostrado crecimiento exponencial durante un tiempo sin precedentes, resultado de una combinación de altas tasas de natalidad y avances tecnológicos, agrícolas, industriales y médicos que han superado varios tipos de resistencia ambiental y aumentaron la capacidad de carga de la Tierra para los seres humanos. Los diagramas de estructura etaria representan ciertos números de machos y hembras en varios grupos de edad. Las estructuras etarias de las poblaciones en expansión tienen formas piramidales; las de las poblaciones estables muestran lados más bien rectos, y las que corresponden a poblaciones en reducción están restringidas en la base.

La mayoría de las personas de la Tierra viven en países en desarrollo con poblaciones en crecimiento. Aunque las tasas de natalidad se redujeron de forma considerable en muchos lugares, el impulso de las anteriores tasas de natalidad altas asegura un crecimiento poblacional sustancial continuo. Estados Unidos es el país desarrollado de más rápido crecimiento, y se debe tanto a tasas de natalidad más altas como a tasas de inmigración altas. En fechas recientes, los científicos concluyeron que las demandas de los 6.7 mil millones de personas de la Tierra ya superaron sustancialmente los recursos disponibles. Conforme la población siga creciendo, y conforme las personas en los países menos desarrollados luchen por aumentar su estándar de vida, el daño se acelerará. A diferencia de otros animales, las personas pueden tomar decisiones conscientes para revertir las tendencias dañinas.

Términos clave

biosfera *489*
capacidad de carga (*K*) *494*
ciclo de auge y decadencia *492*
ciclo poblacional *497*
competencia *498*
competencia anárquica *498*
competencia interespecífica *498*
competencia intraespecífica *498*
competencia por concurso *499*
comunidad *489*
crecimiento exponencial *490*
crecimiento poblacional logístico *494*
curva de supervivencia *500*
curva en forma de J *490*
curva S *495*
demografía *501*
dependiente de la densidad *496*
depredador *497*
distribución agrupada *499*
distribución aleatoria *500*
distribución uniforme *499*
ecología *489*
ecosistema *489*
emigración *489*
especie invasora *492*
estructura etaria *505*
fertilidad de nivel de reemplazo (FNR) *503*
huella ecológica *504*
huésped *498*
independiente de la densidad *496*
inmigración *489*
país desarrollado *503*
país en desarrollo *503*
parásito *498*
población *489*
población con pérdida constante *500*
población con pérdida tardía *500*
población con pérdida temprana *500*
potencial biótico *489*
presa *497*
resistencia ambiental *489*
tabla de vida *500*
tasa de crecimiento *490*
tasa de mortalidad *490*
tasa de natalidad *490*
transición demográfica *503*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Dos ejemplos de formas de resistencia ambiental independientes de la densidad son _____ y _____. Dos tipos importantes de resistencia ambiental dependiente de la densidad son _____ y _____.

2. Las gráficas que muestran cómo cambia con el tiempo el número de individuos nacidos al mismo tiempo se llaman _____. El tipo específico de curva que se aplica a un diente de león que libera 300 semillas, cuya mayoría nunca germina, se llama _____. La curva para los humanos es un ejemplo de _____.
3. El tipo de crecimiento que ocurre en una población que crece 0.1% al año es _____. ¿Esta forma de crecimiento agrega el mismo número de individuos cada año? _____. ¿Qué forma de curva se genera si se grafica este tipo de crecimiento? _____ ¿Este tipo de crecimiento puede sostenerse indefinidamente? _____.
4. El máximo tamaño de población que puede sostenerse indefinidamente sin dañar el medio ambiente se llama _____. Una curva de crecimiento en la que una población primero crece logarítmicamente y luego se equilibra en (o por debajo) de este máximo tamaño sostenible se llama curva _____, o curva _____.
5. El tipo de distribución espacial que es probable que ocurra cuando los recursos son localizados es _____. El tipo de distribución espacial que resulta cuando pares de animales defienden territorios de reproducción es _____. La forma menos común de distribución es _____.
6. Una población en expansión tiene una diagrama de estructura etaria con forma de _____. Si los lados de un diagrama de estructura etaria son casi verticales, la población es _____. La forma del diagrama de estructura etaria para países en desarrollo colectivamente es _____.
7. Una población crece siempre que el número de _____ más _____ supera el número de _____ más _____. La tasa de crecimiento de una población aumenta siempre que la edad a la que el organismo se reproduce por primera vez _____, cuando la frecuencia de reproducción _____ y cuando la duración de la vida reproductiva del organismo _____.

Preguntas de repaso

1. Define potencial biótico y resistencia ambiental.
2. Dibuja la curva de crecimiento de una población antes de que ésta encuentre resistencia ambiental significativa. ¿Cuál es el nombre de este tipo de crecimiento y cuál es su característica distintiva?
3. Distingue entre formas de resistencia ambiental independientes y dependientes de la densidad.
4. ¿Qué es crecimiento poblacional logístico? ¿Qué es *K*?
5. Describe tres diferentes posibles consecuencias de exceder la capacidad de carga. Bosqueja estos escenarios en una gráfica. Explica tu respuesta.
6. Menciona tres formas de resistencia ambiental dependientes de la densidad y explica por qué cada una es dependiente de la densidad.
7. Señala cuál es la diferencia entre poblaciones que muestran curvas de supervivencia cóncava y convexa.
8. Dibuja la forma general de los diagramas de estructura etaria característicos de poblaciones (a) en expansión, (b) estables y (c) en reducción. Etiqueta todos los ejes. Explica por qué puedes predecir crecimiento futuro a corto plazo mediante la estructura etaria actual de las poblaciones.
9. Si la tasa de natalidad estadounidense en la actualidad se encuentra alrededor de la fertilidad de nivel de reemplazo, ¿por qué crece la población?
10. Discute algunos de los factores que pueden hacer que la transición de una población en crecimiento a una estable sea económicamente difícil.

Aplicación de conceptos

1. BioÉtica Estados Unidos tiene una larga historia de aceptar gran cantidad de inmigrantes. Discute los pros y los contras de permitir altos niveles de inmigración legal. ¿Qué debe hacerse acerca de la inmigración ilegal? ¿Cuáles son las implicaciones de la inmigración para la estabilización de la población?
2. Explica la selección natural en términos de potencial biótico y resistencia ambiental.
3. ¿Qué factores alientan el rápido crecimiento poblacional en los países en desarrollo? ¿Qué se requeriría para cambiar este crecimiento?
4. Contrasta las estructuras etarias en poblaciones humanas de rápido crecimiento frente a las estables. ¿Por qué una población de crecimiento rápido seguiría creciendo incluso si todas las familias inmediatamente comenzaran a tener sólo dos hijos? ¿Durante cuánto tiempo aumentaría la población?
5. ¿Por qué el concepto de capacidad de carga es difícil de aplicar a las poblaciones humanas?
6. BioÉtica Busca en Internet "huella ecológica" y calcula tu huella ecológica. Para cinco de tus actividades diarias, explica cómo y por qué cada una contribuye a tu huella.

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Interacciones de las comunidades

Capítulo 27

Estudio de caso

Mejillones intrusos

EL 31 DE ENERO DE 1989, los residentes de Monroe, Michigan, se encontraron sin agua. Las escuelas, industrias y negocios cerraron durante dos días, mientras los trabajadores laboraban para resolver el problema. ¿Cómo es que una ciudad a la orilla del lago Erie carecía de agua? La respuesta: las tuberías de admisión de su planta de tratamiento de agua estaban atascadas con cientos de millones de mejillones cebra.

Los mejillones cebra pertenecen a un gran grupo de moluscos de "dos conchas", o "bivalvos", que incluye almejas y veneras. Nombrados así por el patrón a rayas de sus conchas, los mejillones cebra pueden variar en tamaño, desde ser apenas visibles hasta medir alrededor de cinco centímetros de largo. Como otros mejillones, se pegan a las superficies usando hebras pegajosas.

¿De dónde vinieron los mejillones? Aproximadamente tres años antes, un barco de carga vació su agua de lastre en el lago St. Clair (entre los lagos Hurón y Erie). El agua, tomada en el Mar Negro del sureste de Europa, contenía polizones: millones de larvas microscópicas del mejillón cebra. En los Grandes Lagos, dichos invasores encontraron un hábitat ideal con mucho alimento y sin grandes depredadores o competidores. Su población explotó y se dispersaron a todos los Grandes Lagos, los ríos Ohio y Mississippi y sus tributarios. Para empeorar la situación, pocos años después de que llegaron los mejillones cebra se introdujo el mejillón quagga (pariente cercano del mejillón cebra) por los mismos medios y comenzó a dispersarse de forma similar.

Tanto los mejillones cebra como los quagga presentan serios problemas ecológicos a los cuerpos de agua en los que se introducen. Dado que se alimentan por filtrado, los mejillones remueven grandes cantidades de fitoplancton, que son microorganismos fotosintéticos que forman la base de las cadenas alimentarias acuáticas. A medida que el fitoplancton escasea, las poblaciones de los animales microscópicos (zooplancton) que se alimentan de él disminuyen, lo que reduce el alimento disponible para los peces pequeños. Si las poblaciones de peces pequeños disminuyen, los peces más grandes que se alimentan de ellos también se vuelven menos abundantes, y así consecutivamente a lo largo de la cadena alimentaria. Por ende, conforme los mejillones cebra y quagga filtran organismos microscópicos del agua, alteran toda la estructura comunitaria del lago o río.

Piensa en los mejillones cebra y quagga mientras lees acerca de las interacciones comunitarias que caracterizan a los ecosistemas saludables. ¿Por qué estas importaciones indeseadas han sido tan enormemente exitosas? ¿Qué impacto, si es que hay alguno, tienen una sobre otra? ¿Algo puede controlarlas?

▲ Mejillones quagga cubren una sandalia encontrada en el lago Mead en Nevada, lejos de los Grandes Lagos donde se introdujeron por primera vez.

De un vistazo

Estudio de caso Mejillones intrusos

27.1 ¿Por qué son importantes las interacciones de la comunidad?

27.2 ¿Cuál es la relación entre nicho ecológico y competencia?

El nicho ecológico define el lugar y la función de cada especie en su ecosistema

Hay competencia cuando dos organismos tratan de aprovechar los mismos recursos limitados

Las adaptaciones reducen la superposición o el traslape de los nichos ecológicos entre especies coexistentes

La competencia interespecífica puede reducir el tamaño de la población y la distribución de cada especie

La competencia dentro de una especie es un factor importante que controla el tamaño de la población

Estudio de caso continuación Mejillones intrusos

27.3 ¿Cuáles son los resultados de las interacciones entre depredadores y sus presas?

Las interacciones depredador-presa dan forma a adaptaciones evolutivas

Estudio de caso continuación Mejillones intrusos

Guardián de la Tierra: Las especies invasoras trastornan las interacciones de las comunidades

27.4 ¿Qué es parasitismo?

Investigación científica Un parásito hace que las hormigas mora sean atractivas para las aves

Los parásitos y sus huéspedes actúan como agentes de selección natural mutua

27.5 ¿Qué es mutualismo?

27.6 ¿Cómo influyen las especies clave en la estructura comunitaria?

27.7 Sucesión: ¿cómo es que las interacciones en las comunidades producen cambios con el tiempo?

Existen dos formas principales de sucesión: primaria y secundaria

La sucesión culmina en una comunidad clímax

Algunos ecosistemas se mantienen en una etapa de subclímax

Las comunidades clímax crean los biomas de la Tierra

Estudio de caso otro vistazo Mejillones intrusos

27.1 ¿POR QUÉ SON IMPORTANTES LAS INTERACCIONES DE LA COMUNIDAD?

Una **comunidad** ecológica está conformada de todas las poblaciones en interacción dentro de un ecosistema. Debido a que hay vínculos directos o indirectos entre todas las formas de vida en un área dada, una comunidad puede abarcar toda la porción **biótica**, o viviente, de un ecosistema. En el capítulo 26 aprendiste que las interacciones entre las comunidades, como competencia, depredación y parasitismo, pueden limitar el tamaño de las poblaciones. La red de vida en interacción de una comunidad tiende a mantener un equilibrio entre los recursos y el número de individuos que los consumen.

Cuando las poblaciones interactúan e influyen en la capacidad de sobrevivir y reproducirse de sus integrantes, actúan como agentes de selección natural mutua. Por ejemplo, al matar a la presa que es más fácil de atrapar, los depredadores dejan detrás a los individuos con mejores defensas contra la depredación. Dichos individuos mejor adaptados producen más descendencia y, con el tiempo, sus características heredadas aumentan dentro de la población presa. Por ende, conforme las interacciones de la comunidad limitan el tamaño de la población, simultáneamente dan forma a los cuerpos y comportamientos de las poblaciones en interacción. El proceso mediante el cual dos especies en interacción actúan como agentes de selección natural mutua se llama **coevolución**.

Las interacciones comunitarias más importantes son: competencia, depredación, parasitismo y mutualismo. Si se consideran estas interacciones como el involucramiento de dos especies diferentes, pueden clasificarse de acuerdo a si cada una de las especies está siendo dañada o beneficiada con la interacción, como se muestra en la **Tabla 27-1**.

Tabla 27-1 Interacciones entre especies

Tipo de interacción	Efecto sobre la especie A	Efecto sobre la especie B
Competencia entre A y B	Daño	Daño
Depredación de A sobre B	Beneficio	Daño
Parasitismo de A sobre B	Beneficio	Daño
Mutualismo entre A y B	Beneficio	Beneficio

27.2 ¿CUÁL ES LA RELACIÓN ENTRE NICHO ECOLÓGICO Y COMPETENCIA?

El concepto de nicho ecológico es importante para la comprensión de cómo la competencia dentro y entre las especies selecciona las adaptaciones en el aspecto corporal y de comportamiento. Aunque la palabra "nicho" puede traer a la mente una pequeña concavidad, en ecología significa mucho más.

El nicho ecológico define el lugar y la función de cada especie en su ecosistema

Cada especie ocupa un **nicho ecológico** único que abarca todos los aspectos de su forma de vida. Un aspecto importante del nicho ecológico es el hogar físico del organismo, o hábitat. El hábitat primario de un ciervo cola blanca en Estados Unidos, por ejemplo,

es el bosque caducifolio oriental. Además, un nicho ecológico incluye todas las condiciones ambientales físicas necesarias para la supervivencia y reproducción de una especie dada; éstas pueden incluir sitios de anidación o de guarida, clima, el tipo de nutrimentos que requiere la especie, su rango de temperatura óptima, la cantidad de agua que necesita, el pH y salinidad del agua o suelo que puede habitar y (para las plantas) la cantidad de Sol o sombra que puede tolerar. Finalmente, el nicho ecológico también abarca todo el "rol" que una especie determinada desempeña dentro de un ecosistema, incluido lo que come (o si obtiene energía de la fotosíntesis) y las otras especies con las que compite. Aunque diferentes especies comparten muchos aspectos de su nicho con otros, ningún par de especies ocupa jamás exactamente el mismo nicho ecológico dentro de la misma comunidad, como se explica en las siguientes secciones.

Hay competencia cuando dos organismos tratan de aprovechar los mismos recursos limitados

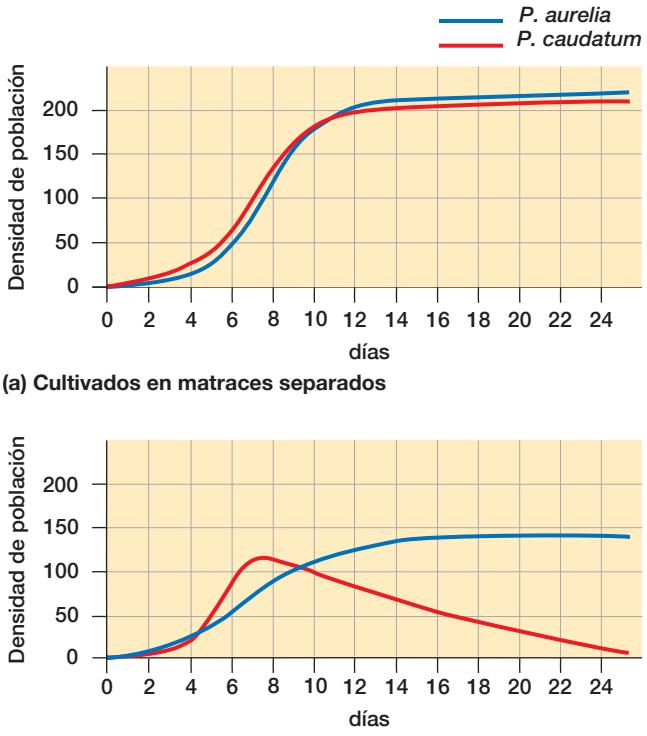
La **competencia** es una interacción que ocurre entre individuos dentro de una especie o entre individuos de diferentes especies conforme tratan de usar los mismos recursos limitados, en particular energía, nutrimentos o espacio. Cuanto más se traslapen los nichos ecológicos de dos especies, mayor será la competencia entre ellas. La **competencia interespecífica** se refiere a las interacciones competitivas entre miembros de diferentes especies, como ocurre si se alimentan de lo mismo o si requieren áreas de reproducción similares. La competencia interespecífica es dañina para todas las especies involucradas, porque reduce su acceso a recursos que están en cantidad limitada. El grado de competencia interespecífica depende de cuán similares sean los requerimientos de la especie.

Las adaptaciones reducen la superposición o el traslape de los nichos ecológicos entre especies coexistentes

Así como ningún par de organismos puede ocupar exactamente el mismo espacio físico al mismo tiempo, ningún par de especies puede habitar exactamente el mismo nicho ecológico simultánea y continuamente. Este importante concepto, llamado **principio de exclusión competitiva**, fue formulado en 1934 por el biólogo ruso G.F. Gause. Este principio conduce a la hipótesis de que, si un investigador obliga a dos especies con el mismo nicho a competir por recursos limitados, resulta inevitable que una supere competitivamente a la otra, y la especie que esté menos adaptada a las condiciones experimentales morirá.

Gause usó dos especies del protista *Paramecium* (*P. aurelia* y *P. caudatum*) para demostrar este principio. Criados por separado en matraces de laboratorio, ambas especies prosperaron con la bacteria de la cual se alimentaban en la misma región de sus matraces (**FIGURA 27-1a**). Pero cuando Gause reunió a las dos especies, una (*P. aurelia*) siempre eliminaba, o "excluía competitivamente", a la otra (*P. caudatum*; **FIGURA 27-1b**). Entonces Gause repitió el experimento y sustituyó a *P. caudatum* con una especie diferente, *P. bursaria*, que tuvo una tendencia a alimentarse en una parte diferente del matraz. En este caso, las dos especies de *Paramecium* fueron capaces de coexistir indefinidamente porque ocupaban nichos significativamente diferentes.

El ecólogo Robert MacArthur exploró aún más el principio de exclusión competitiva, bajo condiciones naturales, al observar

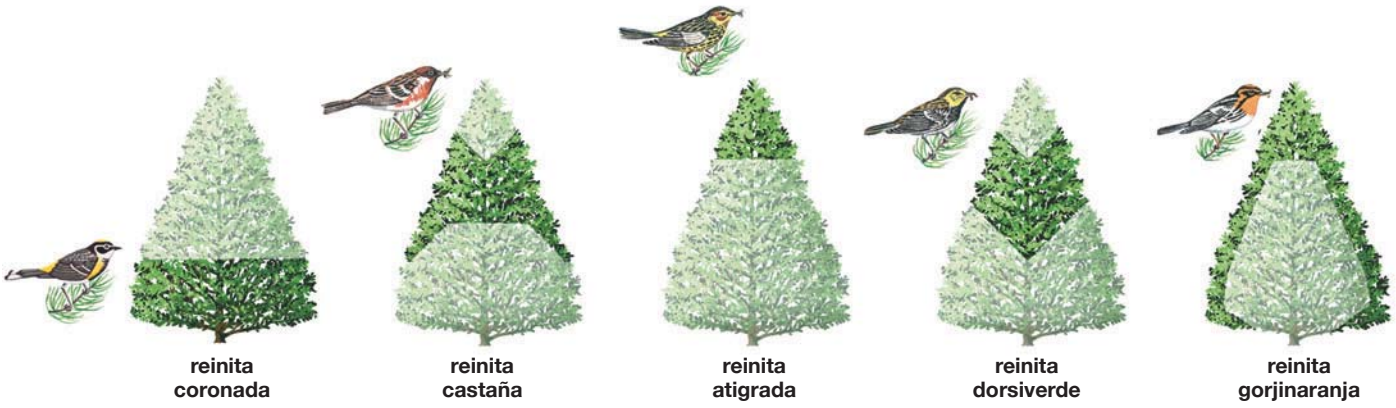


▲ **FIGURA 27-1 Exclusión competitiva** **(a)** Criados por separado con suministro constante de alimento, tanto *Paramecium aurelia* como *P. caudatum* muestran la típica curva S de una población que inicialmente crece de manera rápida y luego se estabiliza. **(b)** Criados juntos y forzados a ocupar el mismo nicho, *P. aurelia* consistentemente supera a *P. caudatum* y hace que dicha población muera. Datos tomados de Gause, G.F., 1934. *The Struggle for Existence*. Baltimore: Williams & Wilkins.

PREGUNTA Explica cómo la exclusión competitiva puede contribuir a la amenaza planteada por una especie invasiva

de manera cuidadosa cinco especies de reinita norteamericana. Estas aves cazan insectos y anidan en varias píceas. Aunque los nichos de estas aves parecen traslaparse considerablemente, MacArthur descubrió que cada especie concentra su búsqueda de alimento en regiones específicas dentro de las píceas, emplea diferentes tácticas de cacería y anida en épocas ligeramente diferentes. Al dividir los recursos proporcionados por las píceas que comparten, las reinitas minimizan el traslape de sus nichos y reducen la competencia interespecífica (**FIGURA 27-2**).

De no haber evolucionado en competencia mutua, cada una de las especies de reinita que observó MacArthur probablemente habría desarrollado su búsqueda por alimento a lo largo de toda la pícea. Con mayor disponibilidad de alimento, es posible que cada población hubiera sido más grande. Pero cuando especies con nichos ecológicos similares coexisten y compiten, cada especie ocupa un nicho más pequeño de lo que sería si estuviera sola. Este fenómeno, llamado **partición de recursos**, es una adaptación evolutiva que reduce la competencia interespecífica. La partición de recursos es resultado de la coevolución de especies con extenso (mas no total) traslape de nichos. Los individuos con menos competidores pueden utilizar más recursos y dejar más descendencia. Como resultado, a lo largo del tiempo evolutivo,



▲ **FIGURA 27-2 Partición de recursos** Cada una de estas cinco especies insectívoras de reinitas norteamericanas busca alimento en regiones ligeramente diferentes dentro de píceas. Reducen la competencia al ocupar nichos muy similares, pero no idénticos. Datos tomados de MacArthur, R.H., 1958. *Population ecology of some warblers of Northeastern coniferous forest*. Ecology 39:599–619.

las especies en competencia desarrollan adaptaciones físicas y de comportamiento que reducen sus interacciones competitivas.

Otro ejemplo de la partición de recursos lo descubrió Charles Darwin entre especies relacionadas de pinzones de las Islas Galápagos. Los pinzones que comparten la misma isla desarrollaron diferentes tamaños y formas de pico, así como distintos comportamientos de alimentación que redujeron la competencia entre ellos (*véase* la página 271).

La competencia interespecífica puede reducir el tamaño de la población y la distribución de cada especie

Aunque la selección natural conduce a una reducción de traslape de nicho entre diferentes especies, las que tienen nichos similares todavía compiten por recursos limitados, lo que provoca que las poblaciones sean restringidas. Un estudio clásico de los efectos de la competencia interespecífica lo realizó el ecólogo Joseph Connell, quien usó percebes (crustáceos con concha que se adhieren de forma permanente a rocas y otras superficies).

Los percebes del género *Chthamalus* comparten orillas oceánicas rocosas con percebes del género *Balanus*, y sus nichos se traslapan considerablemente. Ambos viven en la **zona entre mareas**, un área de la playa que de manera alternativa es cubierta y expuesta por las mareas. Connell descubrió que *Chthamalus* domina la orilla superior y *Balanus* domina la inferior. Cuando removió a *Balanus*, la población *Chthamalus* aumentó y se dispersó hacia abajo, hacia el área que alguna vez habitó su competidor. Donde el hábitat es adecuado para ambos géneros, *Balanus* conquista porque es más grande y crece más rápido. Pero *Chthamalus* tolera condiciones más secas, lo que le da una ventaja competitiva sobre la orilla superior, donde sólo las mareas altas sumergen a los percebes. Como lo ilustra este ejemplo, la competencia interespecífica puede limitar tanto el tamaño como la distribución de las poblaciones en competencia.

La competencia dentro de una especie es un factor importante que controla el tamaño de la población

Los individuos de la misma especie tienen los mismos requerimientos de recursos y, por ende, ocupan el mismo nicho ecológico. Por esta razón, la **competencia intraespecífica** (competencia entre organismos de la misma especie) es la forma más intensa de competencia. Como se explicó en el capítulo 26, la competencia intraespecífica ejerce gran resistencia ambiental dependiente de la densidad, lo que limita el tamaño de la población. El resultado evolutivo de la competencia intraespecífica es que los individuos que están mejor equipados para obtener recursos escasos tienen mayor probabilidad de reproducirse exitosamente y de transmitir sus rasgos hereditarios a sus descendientes.

Estudio de caso continuación

Mejillones intrusos

Los mejillones cebra y quagga importados accidentalmente de Europa tienen nichos que se traslapan extensamente con los de los mejillones y almejas de agua dulce norteamericanos. Donde invadieron los mejillones europeos, las poblaciones nativas disminuyeron. Ambas especies compiten directamente por espacio, pero los mejillones cebra y quagga se reproducen mucho más rápido, de modo que sus poblaciones se expandieron a costa de los moluscos nativos.

De hecho, los mejillones invasores literalmente cubren a los nativos; ¡se han encontrado más de 10 mil mejillones cebra adheridos a un solo mejillón nativo! Los mejillones cebra y quagga también compiten con los bivalvos nativos por alimento, al filtrar los mismos tipos de microorganismos del agua. Esta competencia interespecífica ha hecho que muchas especies de almejas de agua dulce nativas sean casi eliminadas del lago St. Clair y del lago Erie occidental.

27.3 ¿CUÁLES SON LOS RESULTADOS DE LAS INTERACCIONES ENTRE DEPREDADORES Y SUS PRESAS?

Los **depredadores** se comen a otros organismos. Aunque por lo general se piensa que los depredadores son **carnívoros** (animales que se alimentan de otros animales), en ocasiones los ecólogos incluyen a los **herbívoros** (animales que se alimentan de plantas) en esta categoría general. En este caso, se define la depredación de forma más general, para incluir al mejillón cebra que filtra del agua a protistas fotosintéticos microscópicos, a la pika que come césped

(a) Pika

(b) Murciélago orejas largas

(c) Azor común

▲ **FIGURA 27-3 Formas de depredación** **(a)** Una pika, cuyo alimento preferido es el césped, es un pariente pequeño del conejo y vive en las Montañas Rocosas. **(b)** Un murciélago de orejas largas usa un sofisticado sistema de ecolocalización para cazar polillas, que a su vez desarrollaron detectores sonoros especiales y comportamientos para evitar la captura. **(c)** Un azor común se da un banquete con un ave más pequeña.

(**FIGURA 27-3a**), al murciélago que busca una polilla (**FIGURA 27-3b**) y al ejemplo más conocido de un halcón que come un ave más pequeña (**FIGURA 27-3c**). Por lo general, los depredadores son menos abundantes que su presa; en el capítulo 28 aprenderás por qué.

Las interacciones depredador-presa dan forma a adaptaciones evolutivas

Para sobrevivir, los depredadores deben alimentarse y las presas deben evitar convertirse en comida. Por tanto, las poblaciones de depredadores y presas ejercen intensa presión selectiva una sobre la otra, lo que resulta en coevolución. Conforme las presas se vuelven más difíciles de capturar, los depredadores deben volverse más aptos para cazar. La coevolución dotó al puma con dientes y garras para desgarrar, y dotó al cervatillo de manchas que le sirven como camuflaje, así como del comportamiento de permanecer quieto mientras espera el regreso de su madre para alimentarse. La coevolución produjo la aguda visión del halcón y el búho, que contrarresta los colores terrosos de sus presas (ratón y ardilla). La evolución bajo presión depredadora también produjo las toxinas de la rana dardo venenosa, la coralillo y la asclepia (*véanse* las figuras 27-7, 27-9b y 27-12b).

En las siguientes secciones examinarás algunos de los resultados evolutivos de las interacciones entre depredador-presa. En el "Guardián de la Tierra: Las especies invasoras trastornan las interacciones de las comunidades" en la página 520, se describe lo que ocurre cuando los controles y equilibrios naturales son pasados por alto al transportar organismos depredadores o competidores hacia comunidades ecológicas cuyos miembros no están adaptados para lidiar con ellos.

Algunos depredadores y presas desarrollaron comportamientos neutralizadores

Las adaptaciones del murciélago y la polilla (*véase* la figura 27-3b) proporcionan excelentes ejemplos de cómo tanto las estructuras corporales como los comportamientos se modelan por coevolución. La mayoría de los murciélagos son cazadores nocturnos que emiten pulsos de sonido que tienen un tono tan alto que las personas no pueden escucharlos. Al usar los ecos que se producen conforme sus sonidos rebotan de vuelta desde los objetos cercanos, los murciélagos crean una imagen de sonar respecto de sus alrededores, lo que les permite navegar y detectar presas.

Bajo presión selectiva a partir de este inusual sistema de localización de presas, algunas polillas (una presa favorita de los murciélagos) desarrollaron oídos que son particularmente sensibles a los tonos usados por la ecolocalización de los murciélagos. Cuando escuchan un murciélago, estas polillas toman acción evasiva, vuelan en forma errática o se tiran al suelo. Los murciélagos, a su vez, desarrollaron la habilidad de contrarrestar esta defensa al cambiar la frecuencia de sus pulsos sonoros lejos del rango de sensibilidad de la polilla. Algunas polillas interfieren con la ecolocalización de los murciélagos al producir sus propios chasquidos de alta frecuencia. Incluso en otra adaptación coevolutiva, un mur-

Estudio de caso continuación

Mejillones intrusos

En 1990, en el río St. Clair, se descubrió un gobio pintato. Como los mejillones cebra y quagga, este pez es nativo del sureste de Europa y probablemente llegó a los Grandes Lagos de la misma forma que los mejillones: en el agua de lastre de embarcaciones. Al reconocer a su presa natural, este depredador de 12 cm de largo comenzó a alimentarse de los pequeños mejillones cebra y quagga, y rápidamente expandió su rango hacia los cinco Grandes Lagos.

¿La introducción del depredador natural de los mejillones invasores es una solución para el problema de los mejillones? Por desgracia, no. Los gobios ignoran a los mejillones más grandes, que producen la mayoría de los huevos. Más aún, los gobios no son depredadores selectivos. Además de los mejillones, comerán los huevos y juveniles de muchos peces, incluidos lobina boca pequeña, lucioperca y perca.

(a) Un pez camuflado

(b) Un ave camuflada

▲ **FIGURA 27-4 Camuflaje para mezclarse** **(a)** El lenguado es un pez oceánico plano que vive en el fondo marino y tiene un color moteado que se parece mucho a la arena sobre la cual descansa. **(b)** Esta chotacabras sobre su nido en América Central es apenas visible entre la cama de hojas que la rodea.

(a) Una oruga camuflada

(b) Un dragón marino foliado camuflado

(c) Toritos camuflados

(d) Cactus camuflados

▲ **FIGURA 27-5 Camuflaje que se basa en parecerse a objetos específicos** **(a)** Una oruga de papillo gigante, cuyo color y forma parecen excremento de ave, se queda inmóvil sobre una hoja. **(b)** El dragón marino foliado (un "caballito de mar" australiano) desarrolló extensiones de su cuerpo para imitar a las algas donde usualmente se esconde. **(c)** Los insectos "torito" de Florida evitan la detección al parecer espinas sobre una rama. **(d)** Este cactus del suroeste estadounidense se llama adecuadamente "cactus roca viviente".

PREGUNTA En general, ¿cómo pudo evolucionar tal camuflaje?

ciélago que caza una polilla que chasquea puede desactivar temporalmente sus propios pulsos sonoros (lo que en consecuencia evita la detección) y seguir los chasquidos de la polilla para capturarla.

El camuflaje oculta tanto a depredadores como a presas

Un viejo adagio dice que el mejor lugar para esconderse puede estar a plena vista. Tanto depredadores como presas desarrollaron colores, patrones y formas que se parecen a sus entornos. Tales disfraces, llamados **camuflaje**, vuelven poco visibles a plantas y animales, aun cuando están a plena vista (FIGURA 27-4).

Algunos animales son muy parecidos a objetos específicos como hojas, ramas, algas, espinas o incluso excremento de aves (FIGURAS 27-5a-c). Los animales camuflados tienden a permanecer inmóviles (un excremento de ave que se mueve sería bastante notorio). Mientras que muchos animales camuflados parecen partes de plantas, algunas plantas del desierto evolucionaron para parecer rocas, lo que les ayuda a evitar la depredación por parte de animales que buscan el agua que almacenan en sus cuerpos (FIGURA 27-5d).

Los depredadores que emboscan también reciben ayuda del camuflaje. Por ejemplo, un guepardo moteado se vuelve poco visible en la hierba mientras observa a los antílopes que pastan. El pez sapo se parece mucho a las esponjas y rocas cubiertas con algas donde acecha, inmóvil, en espera de peces más pequeños para alimentarse (FIGURA 27-6).

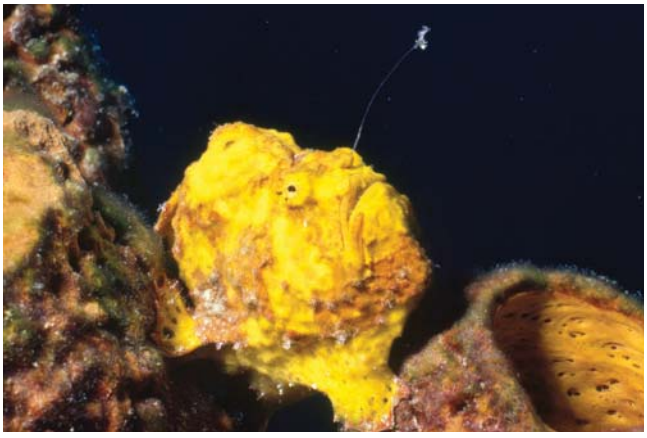
Los colores brillantes con frecuencia advierten de peligro

Algunos animales evolucionaron de manera muy diferente, y muestran **coloración de advertencia** brillante. Dichos animales pueden infligir piquetes dolorosos o pueden tener mal sabor y ser venenosos, como la rana dardo venenosa (FIGURA 27-7). Los colores brillantes parecen declarar "¡Cómeme, bajo tu propio riesgo!"

Algunos organismos presa adquieren protección mediante mimetismo

El **mimetismo** se refiere a una situación en la que los miembros de una especie evolucionaron para parecerse a otra especie. Al compartir un patrón de color de advertencia similar, muchas especies venenosas pueden beneficiarse. El mimetismo entre diferentes especies de mal sabor se llama *mimetismo mülleriano* (en honor al zoólogo alemán Johann Müller). Por ejemplo, las mariposas monarca

(a) Un guepardo camuflado



(b) Un pez sapo camuflado

▲ FIGURA 27-6 **El camuflaje ayuda a los depredadores** **(a)** Mientras espera a su presa, un guepardo se mezcla con el fondo de la hierba. **(b)** Al combinar camuflaje y mimetismo agresivo, un pez sapo espera en emboscada; su cuerpo camuflado coincide con la roca incrustada de esponjas sobre la que descansa. Arriba de su boca cuelga un cebo que es muy parecido a un pez pequeño. El cebo atrae depredadores pequeños, quienes se convertirán en presas. El pez sapo puede expandir su boca en un factor de 12 en pocas milésimas de segundo, para succionar a su presa.

▲ FIGURA 27-7 **Coloración de advertencia** La rana dardo venenosa de América del Sur anuncia su piel venenosa con brillantes y contrastantes patrones de colores.

¿Te has preguntado...

por qué algunos animales salvajes se paralizan en medio de un camino mientras tu coche se aproxima?

Los animales que son presas desarrollaron no sólo coloración de camuflaje, sino también comportamientos que aumentan su supervivencia. En respuesta a un depredador, con frecuencia permanecerán inmóviles (lo que hace al camuflaje más efectivo) y sólo saltan rápidamente en el último minuto, cuando se vuelve obvio que el depredador los detectó u olió. Tu automóvil, al parecer un depredador muy grande, es probable que evoque estos dos comportamientos instintivos. Aunque funcionan bien en situaciones naturales, estas respuestas aumentan las posibilidades del animal de morir atropellado.

(a) Monarca (de sabor desagradable)

(b) Virrey (de sabor desagradable)

▲ **FIGURA 27-8 Mimetismo mülleriano** La coloración de advertencia casi idéntica protege tanto a **(a)** la monarca de sabor desagradable como a **(b)** la igualmente desagradable mariposa virrey.

(a) Abeja (venenosa)

Sírfido (no venenoso)

(b) Coralillo (venenosa)

Falsa coral (no venenosa)

▲ **FIGURA 27-9 Mimetismo batesiano** **(a)** Una abeja, que es capaz de picar (izquierda) es imitada por un sírfido sin aguijón (derecha). **(b)** La coloración de advertencia de la coralillo venenosa (izquierda) es imitada por la inofensiva falsa coral (derecha).

tóxicas tienen patrones de ala sorprendentemente similares a los de la igualmente desagradable mariposa virrey (FIGURA 27-8). Es muy probable que las aves que enferman por consumir una especie también eviten a otra. Es probable que un sapo que es pinchado por comer una abeja evite no sólo comer abejas, sino otros insectos con tiras negras y amarillas (como las avispas) sin llegar jamás a probar alguno. En consecuencia, un patrón de color compartido ayuda a todas las especies de colores similares a evitar la depredación.

Una vez desarrollada la coloración de advertencia, surge una ventaja selectiva de los animales inofensivos para parecer venenosos, una adaptación llamada *mimetismo batesiano* (en honor al naturalista inglés Henry Bates). Mediante el mimetismo batesiano, los inofensivos sírfidos evitan la depredación al parecerse a una abeja (FIGURA 27-9a), y la inofensiva falso coral se protege mediante una brillante coloración de advertencia muy parecida a la de la enormemente venenosa coralillo (FIGURA 27-9b).

Ciertas especies presa usan otra forma de mimetismo: la **coloración de sobresalto**. Muchos insectos, e incluso algunos vertebrados (como la rana de ojos falsos), desarrollaron patrones de color que son muy parecidos a los ojos de un animal mucho más grande, y posiblemente peligroso (FIGURA 27-10). Si un depredador se acerca, la presa súbitamente muestra sus manchas oculares, y sorprende al depredador, lo que le da oportunidad a la presa de escapar.

Una sofisticada variación sobre el tema de las presas que se mimetizan para parecerse a animales peligrosos se observa en las moscas *Rhagoletis zephyria*, que son cazadas por arañas saltadoras territoriales (FIGURA 27-11). Cuando una *R. zephyria* detecta que una araña se aproxima, extiende sus alas y las mueve de ida y vuelta en un baile espasmódico. Al ver esta demostración, es probable que la araña libere a la mosca. ¿Por qué? Los investigadores observaron que las marcas en las alas de la mosca se parecen a las patas de una araña saltadora, y los movimientos espasmódicos de la mosca imitan el comportamiento de una araña saltadora que aleja a otra araña de su territorio. Por ende, la selección natural afinó bastante tanto el comportamiento como la apariencia de la mosca para que ésta evitara la depredación por parte de las arañas saltadoras.

(a) Rana de ojos falsos

(b) Polilla pavo

(c) Oruga de papilio

▲ **FIGURA 27-10 Coloración de sobresalto** **(a)** Cuando se siente amenazada, la rana de ojos falsos eleva sus ancas, que parecen los ojos de un gran depredador. **(b)** La polilla pavo de Trinidad está bien camuflada, pero en caso de que se aproxime un depredador, súbitamente abre sus alas para revelar manchas que parecen grandes ojos. **(c)** Los depredadores de esta larva de oruga de papilio son disuadidos por su parecido a una serpiente. La cabeza de la oruga es la nariz de la "serpiente" y tiene dos conjuntos de manchas que parecen ojos.

(a) Araña saltadora (depredador)

(b) *Rhagoletis zephyria* (presa)

▲ **FIGURA 27-11 Una presa imita a su depredador** **(a)** Cuando se aproxima una araña saltadora, **(b)** la *Rhagoletis zephyria* extiende sus alas, lo que revela un patrón parecido a las patas de la araña. La mosca aumenta el efecto al realizar un baile lateral espasmódico parecido a la demostración de sacudida de patas de una araña saltadora que defiende su territorio.

Guardián de la Tierra

Las especies invasoras trastornan las interacciones de las comunidades

Las **especies invasoras** son especies que se introducen en un ecosistema donde no evolucionaron, y que son dañinas para la salud humana, el ambiente o la economía de una región. Las especies invasoras con frecuencia se dispersan ampliamente porque encuentran pocas formas efectivas de resistencia ambiental, como competidores fuertes, depredadores o parásitos, en su nuevo ambiente. Su crecimiento poblacional sin control puede dañar en forma seria el ecosistema al superar competitivamente o depredar a las especies nativas.

No todas las especies no nativas se convierten en plagas; las que lo hacen por lo general se reproducen con rapidez, se dispersan extensivamente y prosperan bajo un rango de condiciones ambientales relativamente amplio. Las plantas invasoras con frecuencia se dispersan al echar brotes tanto de las raíces como de las semillas, y algunas formas acuáticas generan nuevas plantas a partir de fragmentos. Los animales invasores suelen comer una gran variedad de alimentos. Al evadir los controles y equilibrios impuestos por milenios de coevolución, las especies invasoras infligen destrozos a los ecosistemas naturales a lo largo del mundo. A continuación se presentan algunos ejemplos.

Los gorriones domésticos ingleses se introdujeron en Estados Unidos varias veces, a mediados del siglo XIX, con la esperanza de que controlarían a las orugas que se alimentaban de los árboles de sombra. En 1890, un grupo que intentaba introducir todas las aves mencionadas en las obras de Shakespeare liberó estorninos europeos en el Central Park (Parque Central) de la ciudad de Nueva York. Ambas especies de aves se han dispersado a todo lo largo de Estados Unidos. Su éxito redujo las poblaciones de algunas aves canoras nativas, como los arrendajos y las golondrinas purpúreas, con las que compite por sitios de anidación. Las hormigas rojas de fuego de América del Sur se introdujeron accidentalmente en Alabama en barcos con carga de madera en la década de 1930 y desde entonces se dispersaron a lo largo del sur de Estados Unidos. Las hormigas rojas matan hormigas, aves y reptiles jóvenes nativos. Sus montículos pueden arruinar campos de labranza, y sus feroces picaduras y temperamento agresivo pueden hacer inhabitables los patios. Los sapos de caña importados han demostrado ser imparables en su dispersión a todo lo largo del noreste australiano, pues superan competitivamente a las ranas nativas y matan a los depredadores potenciales con sus secreciones tóxicas (**FIGURA E27-1a**).

Las plantas invasoras también amenazan a las comunidades naturales. En las décadas de 1930 y 1940, la parra japonesa kudzu se plantó extensamente en el sur de Estados Unidos para controlar la erosión. En la actualidad, kudzu es una gran plaga y mata árboles y toda la demás vegetación en su camino, y engulle cualquier objeto estacionario (**FIGURA E27-1b**). Tanto los lirios acuáticos como la salicaria se introdujeron como plantas de ornato. El lirio acuático ahora obstruye vías fluviales en el sur de Estados Unidos, lo que frena el tráfico de buques y desplaza la vegetación natural. La salicaria invade de manera agresiva los humedales, donde supera competitivamente a las plantas nativas y reduce el alimento y el hábitat para los animales nativos (**FIGURA E27-1c**).

Las especies invasoras se clasifican en segundo lugar, sólo detrás de la destrucción del hábitat, en llevar a especies en peligro a la extinción. Recientemente, funcionarios de la vida silvestre realizaron intentos cautelosos por restablecer los controles y equilibrios biológicos al importar a depredadores o parásitos (llamados biocontroles) para atacar a las especies invasoras. Esto implica un gran peligro, porque las nuevas importaciones pueden tener efectos impredecibles e incluso desastrosos sobre la vida silvestre nativa. El sapo de caña, por ejemplo, se introdujo en Australia desde América del Sur en la década de 1930 para controlar a los escarabajos introducidos que amenazaban los cultivos de caña de azúcar.

(a) Sapo de caña

(b) Kudzu

(c) Salicaria

▲ **FIGURA E27-1 Especies invasoras (a)** El sapo de caña en Australia supera competitivamente a ranas y sapos nativos. **(b)** La parra kudzu japonesa cubrirá con rapidez árboles y casas enteros. **(c)** La salicaria desplaza a las plantas nativas y reduce el alimento y el hábitat para los animales nativos en los humedales.

A pesar de los riesgos de los biocontroles importados, con frecuencia existen pocas alternativas realistas, porque los venenos matan indiscriminadamente organismos nativos y no nativos. Ahora los biólogos tamizan con mucho cuidado los biocontroles propuestos para asegurarse de que son específicos para las especies invasoras pretendidas, y se han presentado algunas introducciones exitosas. Por ejemplo, los escarabajos importados ahora están entre las formas más importantes de controlar silicarias en América del Norte. Profesionales y voluntarios trabajan en conjunto para criar y liberar estos escarabajos por millones, con lo que ayudan a restringir esta hierba invasora.

(a) Escarabajo bombardero (b) Oruga monarca

▲ **FIGURA 27-12 Guerra química** **(a)** El escarabajo bombardero rocía un líquido tóxico caliente cuando un dedo presiona su pata. **(b)** Una oruga monarca se alimenta con una especie de asclepia que contiene una poderosa toxina.

PREGUNTA ¿Por qué la oruga tiene tiras de colores brillantes?

Los depredadores pueden usar el mimetismo para atraer presas

Algunos depredadores desarrollaron **mimetismo agresivo**, un enfoque de "lobo con piel de oveja", en el que buscan acercarse a sus presas mediante una especie de seducción en la que se asemejan a algo atractivo para ellas. Por ejemplo, al usar un ritmo de destellos que es único para cada especie, las luciérnagas hembras atraen a los machos para copular. Pero en una especie, las hembras en ocasiones imitan el patrón de destellos de una especie diferente, para de esta forma atraer a los machos, matarlos y comérselos. El pez sapo (*véase* la figura 27-6b) no es el único camuflado, pero muestra mimetismo agresivo al colgar, justo sobre su boca, un cebo oscilante que parece un pequeño pez. El pez atraído por el cebo es engullido en una fracción de segundo si se acerca demasiado.

Depredadores y presas pueden involucrarse en guerras químicas

Los depredadores y las presas usan toxinas para ataque y defensa. El veneno de las arañas y algunas serpientes, como la coralillo (*véase* la figura 27-9b), funciona tanto para paralizar a la presa como para disuadir a depredadores.

Ciertos moluscos (incluidos calamares, pulpos y algunas babosas de mar) emiten nubes de tinta cuando son atacados. Estas coloridas "pantallas de humo" químicas confunden a los depredadores y enmascaran el escape de la presa. Un ejemplo dramático de defensa química se ve en el escarabajo bombardero. En respuesta a la mordida de una hormiga, el escarabajo libera secreciones de glándulas especiales en una cámara abdominal. Ahí, enzimas catalizan una reacción química explosiva que dispara un rocío tóxico caliente hacia el atacante (**FIGURA 27-12a**).

Las plantas desarrollaron varias adaptaciones químicas que disuaden a sus depredadores herbívoros. Muchas, como la asclepia, sintetizan químicos tóxicos y desagradables al gusto. Conforme las plantas desarrollaban toxinas defensivas, ciertos insectos desarrollaron formas cada vez más eficientes de desintoxicarse o incluso usan dichas sustancias. El resultado es que casi toda planta tóxica es comida por al menos un tipo de insecto. Por ejemplo, las mariposas monarca ponen sus huevos en la asclepia; cuando sus larvas salen del cascarón consumen esta planta venenosa (**FIGURA 27-12b**). Las orugas no sólo toleran el veneno de la asclepia, también lo almacenan en sus tejidos como defensa contra sus propios depredadores. La toxina almacenada se conserva en la mariposa monarca metamorfoseada (*véase* la figura 27-8a). Las mariposas virrey (*véase* la figura 27-8b) usan una estrategia similar, y almacenan un compuesto amargo de los sauces (que comen las larvas) en los tejidos del adulto.

El césped tiene en sus hojas sustancias de sílice duras (vidriosas) que las hacen difíciles de masticar, y que seleccionan los animales de pastoreo con dientes más grandes y duros. A lo largo del tiempo evolutivo, conforme el césped desarrolló hojas más duras que desalentaban la depredación, los caballos desarrollaron dientes más grandes con recubrimientos de esmalte más grueso que resisten el desgaste y la abrasión del césped duro.

27.4 ¿QUÉ ES PARASITISMO?

Los **parásitos** viven dentro o sobre sus presas, que se llaman **huéspedes**, y por lo general los dañan o debilitan, mas no los matan de inmediato. Los parásitos por lo general son mucho más pequeños y más numerosos que sus huéspedes. Los parásitos familiares incluyen tenias (*taenia sp.*), pulgas, garrapatas y los muchos tipos de protistas, bacterias y virus que causan enfermedades. Muchos parásitos, como el protista que causa la malaria, tienen ciclos de vida complejos que involucran dos o más huéspedes (*véase* la figura 20-12). Los recientemente descubiertos parásitos ascáride que se presentan en "Investigación científica: Un parásito hace que las hormigas mora sean atractivas para las aves" de la página 522, parecen usar, tanto hormigas como aves, como huéspedes durante su ciclo de vida. Existen pocos vertebrados parásitos, pero la lamprea (*véase* la figura 24-5), que se pega a un pez huésped y succiona su sangre, es sólo un ejemplo.

Investigación científica

Un parásito hace que las hormigas mora sean atractivas para las aves

En un viaje de campo al bosque ecuatorial de Panamá en mayo de 2005, el ecólogo Steve Yanoviak y sus colegas investigadores examinaban una colonia de hormigas negras que vivían en árboles (*Cephalotes atratus*) y descubrieron algunas con abdómenes sorprendentemente rojos (FIGURA E27-2). Al abrir los abdómenes, éstos arrojaron cientos de huevos en los que se desarrollaban pequeños parásitos áscaris. Tanto la especie de ascárideo como su efecto sobre las hormigas eran nuevos para la ciencia, así que el equipo persiguió ansiosamente su oportunidad de observación.

Para poner a prueba la hipótesis de que sólo las hormigas adultas con abdómenes rojos albergaban áscaris, los investigadores diseccionaron a 300 adultas, todas negras, y descubrieron que ninguna estaba infectada, mientras que todas las que tenían abdómenes rojos estaban infectadas. Al observar que los abdómenes infectados se rompen con facilidad, midieron la fuerza requerida para desprender los abdómenes de las hormigas infectadas frente a las hormigas normales, y descubrieron que sólo los abdómenes infectados podían desprenderse sin quitar a la hormiga de su rama. Aunque las hormigas de esta especie por lo general muerden y emiten compuestos químicos desagradables de mal olor cuando se manipulan (como una protección contra las aves insectívoras), las hormigas infectadas no mostraban estos comportamientos. Más aún: sus abdómenes rojos se parecían enormemente, tanto en color como en forma, a las moras de los árboles sobre los cuales forrajeaban las hormigas (*véase* la figura E27-2).

Con base en estas observaciones, Yanoviak y colaboradores plantearon la hipótesis de que los áscaris engañaban a las aves comedoras de moras para dispersar sus huevos, al hacer que los abdómenes de las hormigas parecieran moras. Para investigar esto, el equipo diseccionó hormigas en todas las etapas del desarrollo y descubrió que los parásitos infectaban larvas de hormigas y se desarrollaban conforme la hormiga maduraba. Una vez que el ascárideo produce huevos que están listos para liberarse, los abdómenes de las hormigas infectadas se agrandan y se ponen rojos.

Para poner a prueba si los huevos podían sobrevivir al pasar a través del tubo digestivo de un ave, y por ende dispersarse en sus excrementos, los investigadores alimentaron un polluelo con un abdomen de hormiga infectada y, más tarde, descubrieron cientos de huevos de áscaris sanos en sus heces. ¿Pero cómo se infectaban las larvas de hormiga? Los investigadores plantearon la hipótesis de que las larvas de hormiga pueden comer excrementos de ave que contienen huevos de áscaris. El equipo recolectó partículas de alimento que las hormigas adultas llevaban a su colonia para alimentar a sus larvas, y descubrieron que, de hecho, muchas de ellas eran trozos de excrementos de ave.

▲ **FIGURA E27-2 Una hormiga parece una mora** El abdomen de una hormiga parasitada se parece mucho a una mora de los árboles en los que vive. Las aves que se alimentan de dichas moras pueden picar el abdomen de la hormiga.

Con base en sus observaciones y experimentos, los investigadores consideraban la hipótesis de que los áscaris pasan la mayor parte de su ciclo de vida dentro de los abdómenes de las hormigas, pero luego se apoyaban en las aves frugívoras para dispersar sus huevos, una estrategia que les ayudaría a sobrevivir. Si los áscaris sólo parasitaran hormigas, entonces, conforme se dispersaran a través de una colonia de hormigas, matarían a toda la colonia, y a ellas mismas en consecuencia. Sin embargo, las aves frugívoras visitan muchos árboles y dejan excrementos que recolectan las hormigas de muchas colonias. De este modo, la selección natural favorece a los áscaris, cuyas larvas hacen que los abdómenes de sus hormigas huésped se inflamen e imiten fruta madura, lo que hace que las aves las dispersen ampliamente.

Como siempre ocurre en la ciencia, los nuevos descubrimientos disparan nuevas preguntas; por ejemplo, ¿cómo es que la infección con áscaris hace que el abdomen de las hormigas se vuelva rojo? Es casi seguro que estudios futuros responderán esta pregunta, al tiempo que surgirán otras más en el proceso.

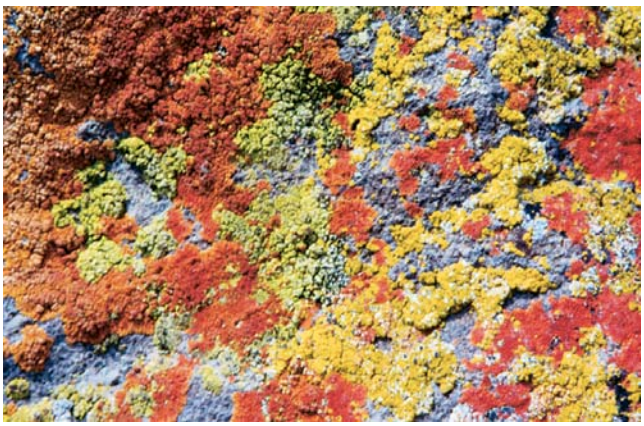
Los parásitos y sus huéspedes actúan como agentes de selección natural mutua

La variedad de bacterias y virus infecciosos y la precisión del sistema inmunitario que contrarresta sus ataques son evidencia de las poderosas fuerzas de coevolución entre microorganismos parásitos y sus huéspedes.

En la actualidad pueden observarse algunos ejemplos específicos de interacciones parasitarias que tienen una incidencia en la evolución. Uno es un protista parásito, común en África, que provoca en el ganado una enfermedad llamada nagana. Algunas razas de ganado africano de regiones infestadas de nagana desarrollaron inmunidad parcial a ella y por lo general sobreviven a la infección, mientras que diferentes razas de ganado importado a África suelen morir de nagana si no se tratan. Del mismo modo, el parásito que causa el paludismo pasa parte de su ciclo de vida en los glóbulos rojos y ejerció una fuerte presión selectiva sobre poblaciones humanas en regiones infestadas de paludismo. Una mutación en el gen de la hemoglobina hace que los glóbulos rojos se distorsionen y se vuelvan resistentes a la infección para este protista. Aunque los individuos que heredan dos copias de esta mutación tendrán anemia de células falciformes, en algunas regiones de África, de 20 a 40% de la población humana es portadora del gen de células falciformes dada la protección que confiere contra el paludismo (*véase* la página 190).

27.5 ¿QUÉ ES MUTUALISMO?

El **mutualismo** se refiere a las interacciones entre especies en las que ambas se benefician. Muchas relaciones mutualistas son sim-



(a) Liquen

(b) Pez payaso

▲ **FIGURA 27-13 Mutualismo** **(a)** Este liquen de brillantes colores que crece en roca desnuda es una relación mutualista entre una alga y un hongo. **(b)** El pez payaso se acomoda sin daño entre los tentáculos venenosos de la anémona.

bióticas; esto es, involucran un cercana asociación física a largo plazo entre las especies participantes. Si ves parches de colores sobre las rocas, es probable que sean líquenes, una asociación mutualista entre un alga y un hongo (**FIGURA 27-13a**). El hongo proporciona soporte y protección mientras obtiene alimento del alga fotosintética, cuyos brillantes colores en realidad son pigmentos que atrapan la luz. Las asociaciones mutualistas también ocurren en los tubos digestivos de vacas y termitas, donde los protistas y las bacterias encuentran alimento y resguardo. Los microorganismos degradan la celulosa, y hacen disponibles las moléculas de glucosa que la componen, tanto para ellos como para los animales que los albergan. En tus intestinos, bacterias mutualistas sintetizan vitaminas, como la K, que absorbes y usas. Las plantas leguminosas se benefician al tener cámaras en sus raíces con bacterias fijadoras de nitrógeno (*véase* la figura 19-9). Dichas bacterias están entre los pocos organismos que pueden adquirir gas nitrógeno del aire y lo modifican químicamente en una forma que las plantas pueden usar como nutrimento.

Muchas relaciones mutualistas no son tan íntimas y extensas como las recién descritas. Considera, por ejemplo, la relación entre las plantas y los insectos que las polinizan. Los insectos fertilizan las plantas al llevar gametos masculinos de la planta (que se encuentran en los granos de polen) y se benefician al absorber néctar y en ocasiones comer polen. Tanto la abeja como el sírfido que se muestran en la figura 27-9a son importantes polinizadores de plantas. El pez payaso (cubierto con una capa de moco protector) se refugia entre los tentáculos venenosos de ciertas especies de anémonas (**FIGURA 27-13b**). En esta asociación mutualista, la anémona brinda al pez payaso protección contra los depredadores, mientras que el pez payaso limpia su anémona, la defiende de depredadores y puede llevarle trozos de alimento.

27.6 ¿CÓMO INFLUYEN LAS ESPECIES CLAVE EN LA ESTRUCTURA COMUNITARIA?

En algunas comunidades, una especie particular, llamada **especie clave**, tiene un papel principal en la determinación de la estructura de la comunidad; esto es, un papel que está fuera de proporción con su abundancia en la comunidad. Si la especie clave se remueve de su comunidad, las interacciones normales en la comunidad se alteran en forma significativa y la abundancia relativa de otras especies cambia de manera dramática. Es difícil identificar experimentalmente las especies clave, porque la comunidad debe monitorizarse con cuidado durante años con la especie presente, y durante años adicionales después de que se remueve. No obstante, estudios ecológicos han proporcionado evidencia de que las especies clave son importantes en varias comunidades.

En 1969, Robert Paine, un ecólogo de la University of Washington (Universidad de Washington), eliminó a la estrella de mar depredadora *Pisaster ochraceous* (**FIGURA 27-14a**) de secciones de la costa rocosa entre mareas del estado de Washington. Los mejillones nativos, la presa favorita de *Pisaster*, se volvieron tan abundantes que superaron competitivamente a otros invertebrados y algas que por lo común coexisten con los mejillones en las comunidades entre mareas.

Algunas especies se descubren como especie clave sólo después de que se remueven como resultado directo o indirecto de actividades humanas. Por ejemplo, la langosta puede ser una especie clave de la costa este de Canadá. La pesca excesiva de langosta permitió que la población de los erizos de mar, su presa, se expandiera enormemente. La explosión poblacional de erizos de mar casi eliminó ciertos tipos de algas de los que se alimentan, lo que dejó grandes extensiones de roca descubierta donde antes existía una comunidad diversa.

La nutria marina parece ser una especie clave a lo largo de la costa occidental de Alaska. Alrededor del año 1990, el número de nutrias comenzó a disminuir drásticamente, lo que permitió un aumento en su presa: el erizo de mar. Es así que los erizos de mar comieron en exceso los bosques de algas que proporcionaban un hábitat submarino crucial para varias especies marinas. ¿Qué mató a las nutrias? Las orcas, que antes se alimentaban principalmente de focas y leones marinos, se vieron comiendo cada vez más nutrias mientras su presa favorita desaparecía. Los científicos plantearon la hipótesis de que las poblaciones de focas y leones marinos disminuyeron, a su vez, debido a la pesca humana excesiva en el Pacífico Norte, lo que agotó la fuente de alimento de estos piscívoros.

En la sabana africana, el elefante es un depredador clave. Al pacer de árboles pequeños y arbustos (**FIGURA 27-14b**), los elefantes evitan la extralimitación de los bosques y ayudan a mante-

(a) Estrellas de mar

(b) Elefante africano

▲ **FIGURA 27-14 Especies clave (a)** La estrella de mar *Pisaster ochraceous* es una especie clave a lo largo de la costa rocosa del Pacífico Noroeste. **(b)** El elefante es una especie clave de la sabana africana.

ner la comunidad del pastizal, junto con su diversa población de mamíferos de pastoreo y sus depredadores (descritos en el capítulo 29). En el capítulo 30 aprenderás acerca del papel de otra especie clave, el lobo, descrito en "Guardián de la Tierra: Restauración de un depredador clave" en la página 594.

27.7 SUCESIÓN: ¿CÓMO ES QUE LAS INTERACCIONES EN LAS COMUNIDADES PRODUCEN CAMBIOS CON EL TIEMPO?

En un ecosistema terrestre maduro, las poblaciones que constituyen la comunidad interactúan unas con otras y con su ambiente no vivo en formas intrincadas. Pero esta enmarañada red de vida no brota completamente formada de la roca o el suelo desnudos; en vez de ello, surge en etapas a través de un largo periodo, mediante un proceso llamado sucesión. La **sucesión** es un cambio estructural en una comunidad y su ambiente no vivo con el paso del tiempo. Es un tipo de "relevo comunitario" en el que congregaciones de plantas y animales se sustituyen mutuamente en una secuencia que es un poco predecible.

La sucesión está precedida y se inicia por una **perturbación** ecológica, un evento que modifica el ecosistema al alterar su comunidad, su estructura **abiótica** (no vivo) o ambas. Los cambios precisos que ocurren durante la sucesión son tan diversos como los ambientes donde se presenta ésta, pero es posible reconocer ciertas etapas generales. La sucesión comienza con unas cuantas plantas resistentes llamadas **pioneras**. Éstas alteran el ecosistema en formas que favorecen a las plantas competitivas, que gradualmente las desplazan. Si se permite que esto continúe, la sucesión avanza hacia una **comunidad clímax** diversa y relativamente estable. De manera alternativa, las perturbaciones recurrentes mantienen a muchas comunidades en etapas de sucesión más tempranas, o **subclímax**. El estudio de la sucesión de este libro se enfocará en comunidades vegetales, que dominan el paisaje y proporcionan tanto alimento como hábitat para los animales.

Existen dos formas principales de sucesión: primaria y secundaria

La sucesión toma dos grandes formas: primaria y secundaria. Durante la **sucesión primaria**, una comunidad se forma gradualmente donde no hay rastros de una comunidad previa. La perturbación que monta el escenario para la sucesión primaria puede ser un glaciar que erosiona el paisaje hasta roca desnuda, o puede ser un volcán que produce una isla totalmente nueva o que cubre un ecosistema con nueva roca conforme la lava se endurece (FIGURA 27-15a). Esta construcción de una comunidad "desde cero" por lo general requiere miles o incluso decenas de miles de años.

Durante la **sucesión secundaria**, una nueva comunidad se desarrolla después de que en un ecosistema existente ocurre una perturbación que deja significativos restos de la comunidad anterior, como suelo y semillas. Por ejemplo, castores, aludes y personas pueden poner diques en los ríos, y formar pantanos, estanques o lagos. Un alud o avalancha puede arrancar varios árboles de una montaña. Cuando el monte Santa Helena en el estado de Washington hizo erupción en 1980, dejó restos irregulares de bosque y una gruesa capa de ceniza rica en nutrimentos que alentó una rápida proliferación de vida nueva (FIGURA 27-15b). El fuego es otro perturbador común. Los incendios producen ceniza rica en nutrimentos, y perdonan a algunos árboles y raíces saludables. Algunas semillas soportan el fuego e incluso lo requieren con la finalidad de brotar, de modo que los incendios permiten una regeneración más bien rápida de los bosques y otras comunidades (FIGURA 27-15c). En las siguientes secciones observarás ejemplos específicos de sucesión que ilustran el proceso con más detalle.

(a) Monte Kilauea, Hawai

(b) Monte Santa Helena, estado de Washington

(c) Parque Nacional Yellowstone, Wyoming

▲ FIGURA 27-15 **Sucesión en progreso** **(a)** Sucesión primaria. Izquierda: el volcán hawaiano Kilauea ha hecho erupción repetidamente desde 1983, lo que envía ríos de lava sobre el paisaje que lo rodea. Derecha: un helecho pionero echa raíces en una grieta de la lava endurecida. **(b)** Sucesión secundaria. Izquierda: el 18 de mayo de 1980, la explosión del monte Santa Helena en el estado de Washington devastó el ecosistema de pinos circundante. Derecha: 20 años después, la vida abunda en el que alguna vez fue un paisaje desierto. Dado que permanecieron rastros del antiguo ecosistema, éste es un ejemplo de sucesión secundaria. **(c)** Sucesión secundaria. Izquierda: en el verano de 1988, grandes incendios barrieron los bosques del Parque Nacional Yellowstone en Wyoming. Derecha: árboles y plantas con flores prosperan a la luz solar, y las poblaciones silvestres vuelven a brotar conforme ocurre la sucesión secundaria.

PREGUNTA Las personas han suprimido los incendios durante décadas. ¿Cuáles son las implicaciones de la supresión de incendios para los ecosistemas boscosos y la sucesión?

La sucesión primaria puede comenzar en una roca desnuda

La **FIGURA 27-16** ilustra la sucesión primaria que se llevó a cabo en la Isla Royal situada en el estado de Michigan, Estados Unidos; en dicha sucesión se observa que la isla al norte del lago superior fue desgarrada a roca desnuda por glaciares que se replegaron hace aproximadamente 10 mil años. Los efectos de la meteorización producen ciclos de congelación y deshielo que hacen que las rocas se rompan, propiciando fisuras y erosiones de las capas superficiales de la roca, produciendo pequeñas partículas. La lluvia, que es naturalmente ácida y un excelente solvente, disuelve algunos de los minerales de las partículas de roca, lo que los hace disponibles para las plantas.

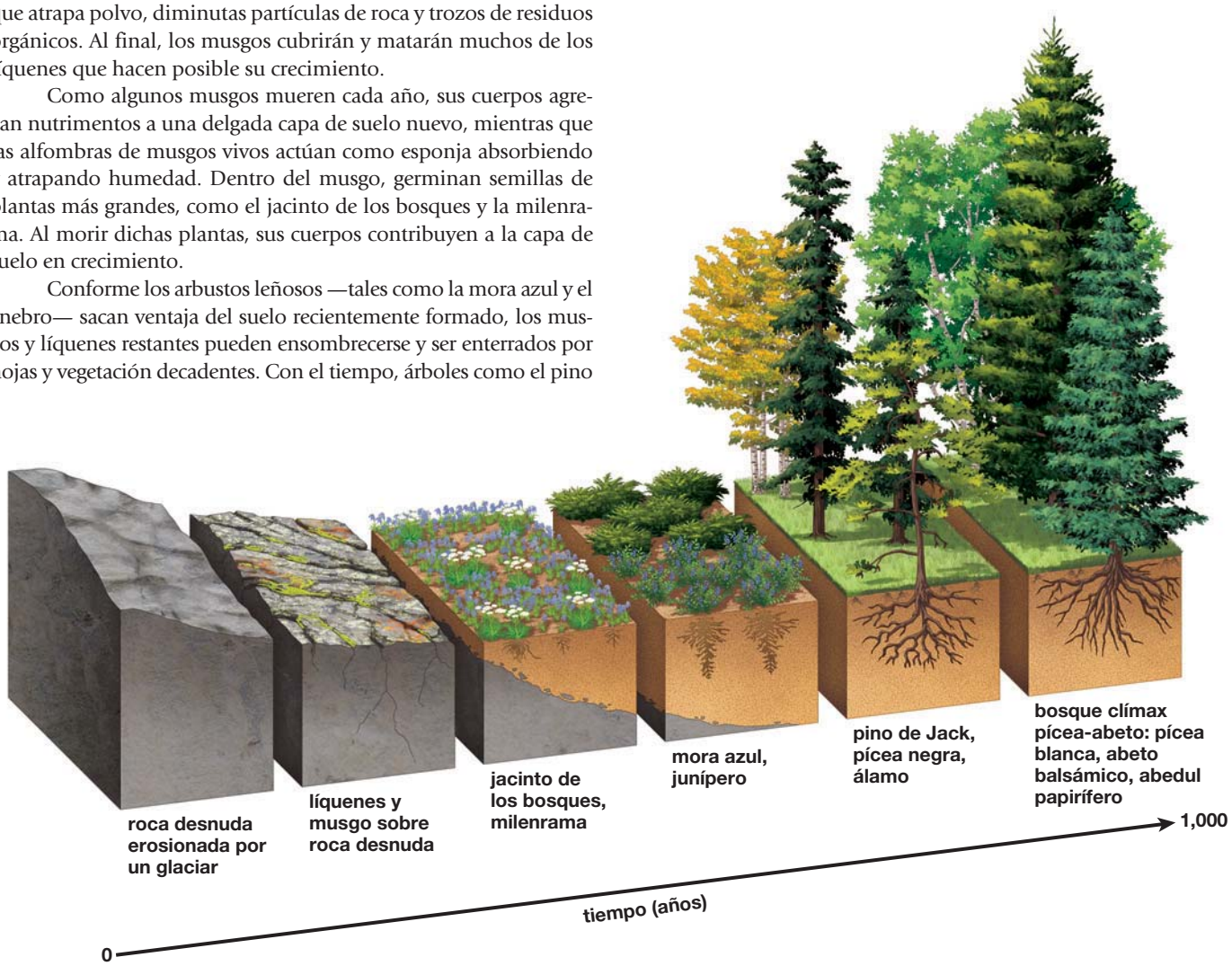
La roca expuesta a la intemperie ofrece abundante luz solar, ofreciendo un lugar para que los líquenes, que son especies pioneras, se fijen donde no hay competidores. Los líquenes obtienen energía mediante fotosíntesis y adquieren parte de sus nutrimentos minerales al disolver la roca con un ácido que secretan. Conforme los líquenes se esparcen sobre la superficie de la roca, especies de musgos que son relativamente tolerantes a la sequía comienzan a crecer en las fisuras de la roca. Fortificados por los nutrimentos liberados por los líquenes, los musgos forman una densa alfombra que atrapa polvo, diminutas partículas de roca y trozos de residuos orgánicos. Al final, los musgos cubrirán y matarán muchos de los líquenes que hacen posible su crecimiento.

Como algunos musgos mueren cada año, sus cuerpos agregan nutrimentos a una delgada capa de suelo nuevo, mientras que las alfombras de musgos vivos actúan como esponja absorbiendo y atrapando humedad. Dentro del musgo, germinan semillas de plantas más grandes, como el jacinto de los bosques y la milenrama. Al morir dichas plantas, sus cuerpos contribuyen a la capa de suelo en crecimiento.

Conforme los arbustos leñosos —tales como la mora azul y el enebro— sacan ventaja del suelo recientemente formado, los musgos y líquenes restantes pueden ensombrecerse y ser enterrados por hojas y vegetación decadentes. Con el tiempo, árboles como el pino de Jack, la pícea negra y el álamo echan raíces en las grietas más profundas y los arbustos amantes del Sol son ensombrecidos. Dentro del bosque florecen semilleros tolerantes a la sombra de árboles más altos o de más rápido crecimiento, incluidos el abeto balsámico, el abedul papirífero y la pícea blanca. Al paso del tiempo alcanzan mayor altura y sustituyen a los árboles originales, que son intolerantes a la sombra. Después de mil años o más, prospera un bosque en su más alto clímax en lo que alguna vez fue una roca desnuda.

Una granja abandonada experimentará sucesión secundaria

La **FIGURA 27-17** ilustra una sucesión secundaria sobre una granja abandonada en el sureste de Estados Unidos. Las especies pioneras amantes del Sol, plantas anuales de crecimiento rápido como la digitaria, la ambrosía y el sorgo de Alepo, echan raíces en el rico suelo. Por lo general dichas especies producen gran cantidad de semillas de fácil dispersión, lo que les ayuda a colonizar espacios abiertos, pero no compiten bien contra especies de vida más larga (perennes) que gradualmente crecen más grandes, ensombreciendo a las pioneras.


roca desnuda erosionada por un glaciar
líquenes y musgo sobre roca desnuda
jacinto de los bosques, milenrama
mora azul, junípero
pino de Jack, pícea negra, álamo
bosque clímax pícea-abeto: pícea blanca, abeto balsámico, abedul papirífero
0
1,000
tiempo (años)

▲ **FIGURA 27-16 Sucesión primaria** Sucesión primaria como ocurre sobre roca desnuda expuesta conforme los glaciares se retiraron de la Isla Royal en la parte alta de Michigan (en el extremo norte del medio oeste de Estados Unidos). Observa que el suelo se profundiza con el tiempo, y gradualmente entierra el lecho rocoso y permite que los árboles echen raíces.

Después de algunos años, algunas plantas perennes se mudan, como el caso de áster, vara dorada, espuma del mar y céspedes perennes, seguidos por arbustos leñosos como moras y zumaque liso. Estas plantas se reproducen con rapidez y llegan a dominar durante muchos años, en tanto los pinos y cedros se vuelven estables. Entonces, casi dos décadas después de que un campo se abandona, un bosque siempre verde dominado por pinos toma el control y persiste durante varias décadas más.

Como es común durante la sucesión, el nuevo bosque altera las condiciones en formas que favorecen a sus competidores. La sombra del bosque de pinos inhibe el crecimiento de sus propias semillas, mientras que favorece el crecimiento de árboles con maderas duras, cuyas semillas son tolerantes a la sombra. Las frondosas de lento crecimiento, como el roble y el nogal americano, que echan raíces por debajo de los pinos, comienzan a sustituirlos después de que los pinos se mueren de viejos, con aproximadamente 70 años. Casi un siglo después de abandonar el campo, la región está cubierta con una comunidad clímax relativamente estable dominada por robles y nogales americanos, que persistirán a menos que el bosque se perturbe, por ejemplo, con un incendio o tala.

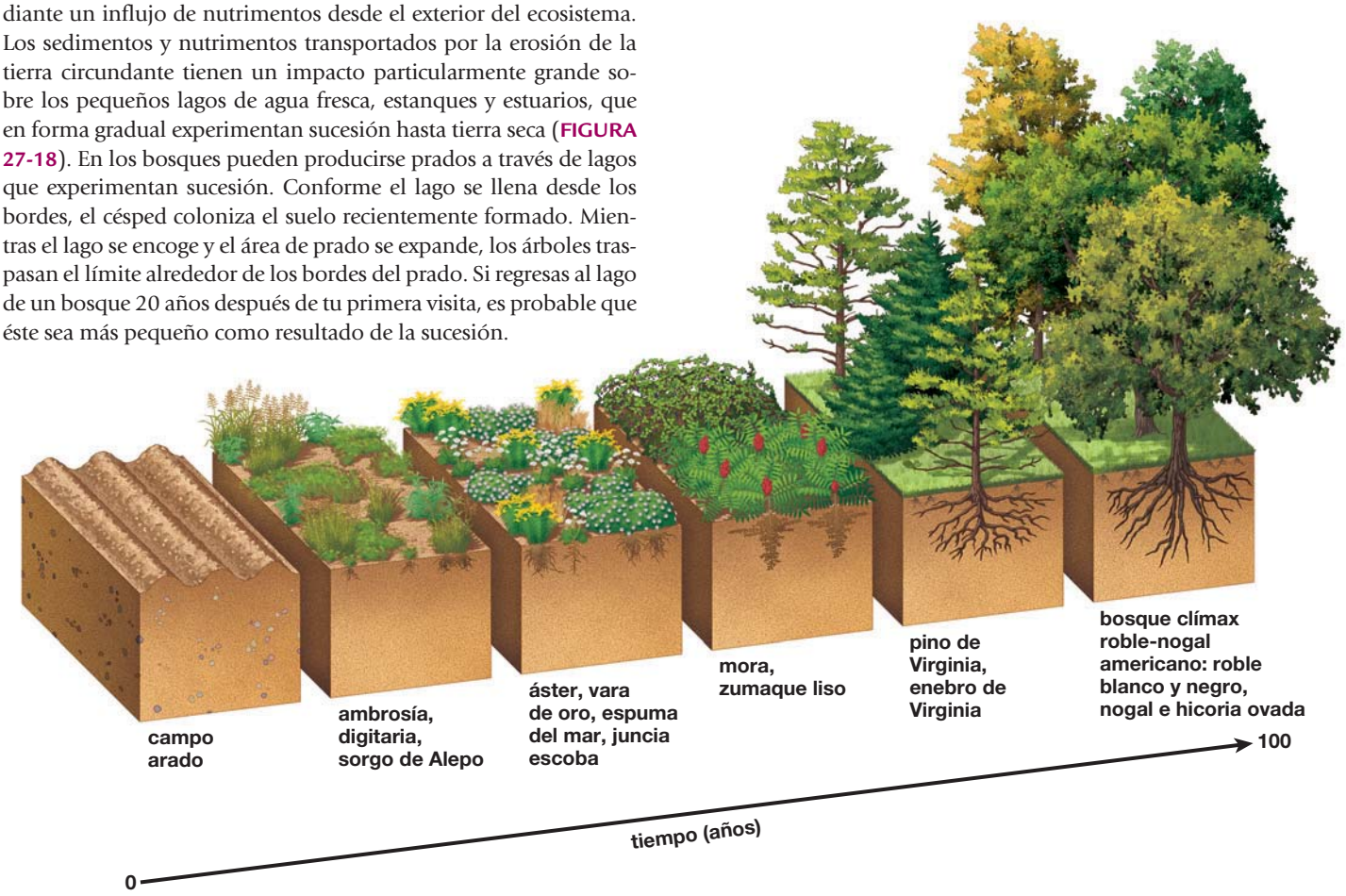
La sucesión también ocurre en estanques y lagos

En estanques o lagos de agua fresca, la sucesión ocurre no sólo a través de cambios dentro del estanque o lago, sino también mediante un influjo de nutrimentos desde el exterior del ecosistema. Los sedimentos y nutrimentos transportados por la erosión de la tierra circundante tienen un impacto particularmente grande sobre los pequeños lagos de agua fresca, estanques y estuarios, que en forma gradual experimentan sucesión hasta tierra seca (**FIGURA 27-18**). En los bosques pueden producirse prados a través de lagos que experimentan sucesión. Conforme el lago se llena desde los bordes, el césped coloniza el suelo recientemente formado. Mientras el lago se encoge y el área de prado se expande, los árboles traspasan el límite alrededor de los bordes del prado. Si regresas al lago de un bosque 20 años después de tu primera visita, es probable que éste sea más pequeño como resultado de la sucesión.

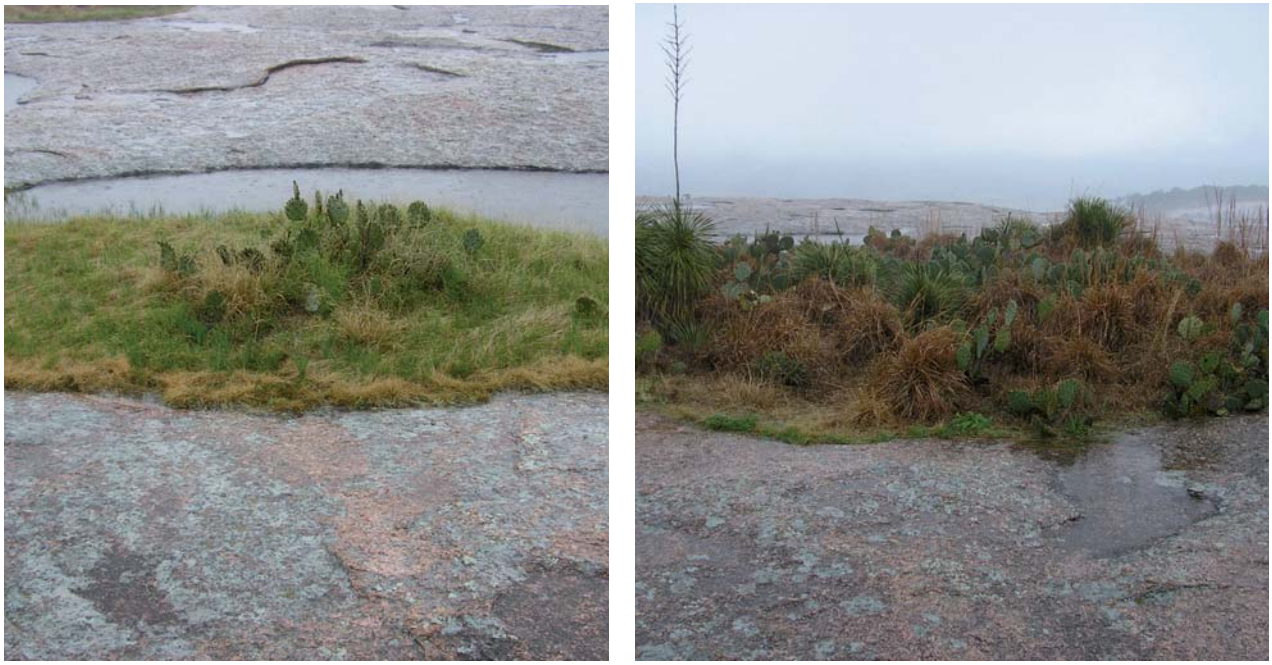
La sucesión culmina en una comunidad clímax

La sucesión termina con una comunidad clímax relativamente estable, que se perpetúa a sí misma si no es alterada por fuerzas externas (como incendios, parásitos, especies introducidas o actividades humanas). Las poblaciones dentro de una comunidad clímax tienen nichos ecológicos que les permiten coexistir sin reemplazarse mutuamente. En general, las comunidades clímax tienen más especies y más tipos de interacciones comunitarias que las primeras etapas de la sucesión. Las especies vegetales que dominan las comunidades clímax por lo general viven más tiempo y tienden a ser más grandes que las especies pioneras; esta tendencia es particularmente evidente en los ecosistemas donde el bosque es la comunidad clímax.

En tus viajes sin duda has observado que el tipo de comunidad clímax varía dramáticamente de un área a la siguiente. Por ejemplo, si conduces a través de Colorado o Wyoming, verás una comunidad clímax de pradera de césped corto sobre las planicies orientales (en aquellas áreas raras que no se han sustituido por granjas), bosques de pino-píceas en las montañas, tundra en las cumbres de las montañas y comunidades dominadas por artemisas en los valles occidentales. La naturaleza exacta de la comuni-


campo arado
ambrosía, digitaria, sorgo de Alepo
áster, vara de oro, espuma del mar, juncia escoba
mora, zumaque liso
pino de Virginia, enebro de Virginia
bosque clímax roble-nogal americano: roble blanco y negro, nogal e hicoria ovada
0
tiempo (años)
100

▲ **FIGURA 27-17 Sucesión secundaria** Sucesión secundaria como puede ocurrir en el campo arado de una granja abandonada en Carolina del Norte (en el sureste de Estados Unidos). Observa que una gruesa capa de suelo está presente desde el comienzo, lo que acelera enormemente el proceso, en comparación con la sucesión primaria.



(a) Etapa temprana de sucesión de estanque

(b) Etapa tardía de sucesión de estanque

▲ **FIGURA 27-18 Sucesión en un pequeño estanque de agua dulce** En los estanques pequeños, la sucesión se acelera por un influjo de materiales provenientes de los alrededores. **(a)** En este pequeño estanque, los minerales disueltos transportados por el desgaste de los alrededores sostiene las plantas acuáticas, cuyas semillas o esporas fueron transportadas por el viento o por aves y otros animales. **(b)** Con el tiempo, los cuerpos en degradación de las plantas acuáticas construyen el suelo que proporciona el anclaje para plantas más terrestres. Al final, el estanque se convierte por completo en suelo seco.

dad clímax está determinada por numerosas variables geológicas y climáticas, incluidos temperatura, lluvia, elevación, latitud, tipo de roca (que determina el tipo de nutrimentos disponibles) y exposición al Sol y al viento. Los eventos naturales como ventarrones, avalanchas e incendios iniciados por relámpagos pueden destruir secciones del bosque clímax, lo que reinicia la sucesión secundaria y produce un trabajo de parchado de varias etapas de sucesión dentro de un ecosistema.

En muchos bosques a lo largo de Estados Unidos, los guardabosques permiten que los incendios provocados por relámpagos sigan su curso, pues reconocen que este proceso natural es importante para el mantenimiento de todo el ecosistema. Los incendios liberan nutrimentos y matan a algunos de los árboles (pero por lo general no a todos). Como resultado, más nutrimentos y luz solar llegan al piso del bosque, lo que alienta el crecimiento de plantas subclímax. La combinación de regiones clímax y subclímax dentro del ecosistema brinda hábitats para un número mucho mayor de especies.

Algunos ecosistemas se mantienen en una etapa de subclímax

Algunos ecosistemas se mantienen en una etapa de subclímax por perturbaciones frecuentes. La pradera de césped alto que alguna vez cubrió el norte de Missouri e Illinois es una etapa subclímax de un ecosistema cuya comunidad clímax es el bosque caducifolio. La pradera subclímax se mantiene por incendios periódicos, algunos iniciados por relámpagos y otros provocados de manera deliberada por los nativos americanos para aumentar la tierra de pastoreo para el búfalo. Ahora los bosques invaden, y las reservas de pradera limitada se mantienen mediante quemas cuidadosamente reguladas.

La agricultura también depende de comunidades subclímax seleccionadas de manera escrupulosa. Los granos son céspedes especializados característicos de las primeras etapas de la sucesión, y los granjeros gastan gran cantidad de tiempo, energía y herbicidas para evitar que otros competidores —como otros céspedes, flores silvestres y arbustos leñosos— tomen el control. El césped suburbano es un ecosistema subclímax mantenido meticulosamente; la poda (una perturbación) destruye colonizadores leñosos, y las personas también usan herbicidas para matar selectivamente especies pioneras como digitaria y dientes de león.

Las comunidades clímax crean los biomas de la Tierra

Las comunidades clímax que se forman durante la sucesión están fuertemente influidas por el clima y la geografía. Las extensas áreas de comunidades vegetales clímax características se llaman **biomas**, e incluyen desiertos, pastizales y una diversidad de bosques. Estos biomas dominan grandes regiones geográficas con climas similares. En el capítulo 29 se describen los factores que influyen en el clima, así como los biomas que se forman en los diferentes climas.

Estudio de caso otro vistazo

Mejillones intrusos

Los mejillones cebra y quagga (FIGURA 27-19) tienen todas las características que los hacen especies invasoras exitosas en sus hogares introducidos. Superan competitivamente a los mejillones y ostras nativos tanto por alimento como por espacio, y tienen pocos depredadores para controlarlos. Cuentan con un potencial reproductivo fenomenal: cada hembra adulta de cualquier especie puede poner varios cientos de miles de huevos cada año. Sus larvas microscópicas pueden transportarse varios kilómetros en corrientes acuáticas, lo que les permite colonizar rápidamente todo un río. Puesto que estos mejillones pueden sobrevivir fuera del agua durante días, los que se cuelgan a las quillas de los botes pueden trasladarse hacia otros lagos y ríos con facilidad, donde rápidamente establecen nuevas colonias.

Aunque los mejillones cebra y quagga son nativos del sureste europeo, sus rangos geográficos por lo general no se traslapan. Sin embargo, los nichos ecológicos que ocupan estas especies cercanamente relacionadas sí se traslapan de manera extensa. Como resultado, las dos especies comenzaron a competir una contra otra en sus lugares introducidos. Los ecologistas que estudian estas especies plantean la hipótesis de que el quagga puede superar competitivamente al mejillón cebra debido a que está mejor adaptado para varias condiciones: es capaz de colonizar aguas más profundas y puede tolerar tanto temperaturas más bajas como niveles de oxígeno más bajos. Pero, dado que ambos dañan los ecosistemas de agua dulce de la misma forma, el hecho de que el quagga supere competitivamente al mejillón cebra en realidad tiene pocos beneficios prácticos (si es que hay alguno).

La dispersión de los mejillones cebra y quagga continúa. En 2008, ambas especies se reportaron en depósitos en Colorado y California, transportados casi seguramente por navegantes aficionados. A pesar de los grandes esfuerzos por identificar biocontroles selectivos, como pueden ser enfermedades o depredadores selectivos, en la actualidad no hay forma de restringir la explosiva tasa de crecimiento de estas poblaciones de mejillones. Algunos investigadores sugieren que la falta de fitoplancton, su principal alimento, puede frenar en un momento dado su proliferación en los Grandes Lagos. El lago Michigan, por ejemplo, se ha vuelto sorprendentemente claro desde la invasión de mejillones, pues su población de fitoplancton se ha agotado. Pero, dado que el fitoplancton directa o indirectamente sostiene a la mayoría de la vida silvestre dentro de los Grandes Lagos, la escasez de alimento no es una solución atractiva para el problema de los mejillones.

▲ **FIGURA 27-19 Un mejillón quagga (izquierda) y un mejillón cebra (derecha).**

Considera esto

Los mejillones invasores pueden minar toda la estructura comunitaria de cualquier lago en el que se introduzcan. Puesto que las larvas de los mejillones se asientan rápidamente en las quillas de las embarcaciones, una embarcación que haya estado en el agua durante 24 horas debe lavarse con una máquina con agua caliente a presión o secarse durante al menos cinco días antes de llevarse a otro cuerpo de agua. ¿Crees que exista alguna forma práctica de restringir la dispersión de estos mejillones a más lagos y depósitos? ¿Qué medidas se requerirían para lograr esto?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

27.1 ¿Por qué son importantes las interacciones de la comunidad?

Las comunidades ecológicas se componen de todas las poblaciones en interacción dentro de un ecosistema. Las interacciones de la comunidad influyen en el tamaño de la población, y las poblaciones en interacción dentro de las comunidades actúan unas sobre otras como agentes de selección natural. Por ende, las interacciones comunitarias dan forma a los cuerpos y comportamientos de los miembros de las poblaciones en interacción.

27.2 ¿Cuál es la relación entre nicho ecológico y competencia?

El nicho ecológico define todos los aspectos del hábitat y las interacciones de una especie con sus ambientes vivientes y no vivientes. Cada especie ocupa un nicho ecológico único. La competencia interespecífica ocurre cuando se traslapan los nichos de dos especies dentro de una comunidad. Cuando dos especies con el mismo nicho son forzadas (bajo condiciones de laboratorio) a ocupar el mismo nicho ecológico, una especie siempre supera competitivamente a la otra. Las especies dentro de comunidades naturales evolucionaron en formas que evitan el traslape excesivo de nichos, con adaptaciones físicas y de comportamiento que permiten la partición de los recursos. La competencia interespecífica limita tanto el tamaño de la población como la distribución de las especies en competencia. La competencia intraespecífica también limita las poblaciones porque los individuos de la misma especie ocupan el mismo nicho ecológico y compiten mutuamente para todas sus necesidades.

27.3 ¿Cuáles son los resultados de las interacciones entre depredadores y sus presas?

Los depredadores pueden alimentarse de otros organismos y por lo general son más grandes y menos abundantes que sus presas. Depredadores y presas actúan como grandes agentes de selección mutua. Los animales presa desarrollaron varias coloraciones protectoras que los presentan o como poco visibles (camuflaje) o para sorprender a sus depredadores (coloración de sobresalto). Algunas presas son ponzoñosas, tienen mal sabor o son venenosas, y exhiben una coloración de advertencia con la cual son fácilmente reconocibles y evitadas por los depredadores, mientras que otras evolucionaron para parecerse a otros organismos más desagradables mediante mimetismo. Tanto depredadores como presas han desarrollado varios compuestos químicos tóxicos para ataque y defensa. Las plantas que son depredadas desarrollaron defensas elaboradas, que van desde las toxinas hasta dureza extrema. Dichas defensas, a su vez, seleccionaron depredadores que pueden desintoxicar ponzoñas y moler tejidos duros.

27.4 ¿Qué es parasitismo?

En el parasitismo, el parásito se alimenta de un huésped más grande y menos abundante, lo daña, mas no lo mata de inmediato. Los parásitos incluyen microorganismos causantes de enfermedades así como animales, como las moscas y tenias (*taenia sp.*).

27.5 ¿Qué es mutualismo?

El mutualismo beneficia a ambas especies en interacción. Algunas interacciones mutualistas son cercanas y extensas, como la que hay entre las vacas y los microorganismos que viven en sus tubos digestivos, que las ayudan a digerir celulosa. Otras interacciones mutualistas son más temporales, como las que ocurren entre las plantas y los animales que las polinizan.

27.6 ¿Cómo influyen las especies clave en la estructura comunitaria?

Las especies clave tienen una gran influencia sobre la estructura de la comunidad que puede predecirse por su número. Por ejemplo, si el elefante africano se llevara a la extinción, los pastizales africanos que ahora habita pueden convertirse en bosques.

27.7 Sucesión: ¿cómo es que las interacciones en las comunidades producen cambios con el tiempo?

La sucesión es un cambio estructural que ocurre con el paso del tiempo en una comunidad y su ambiente abiótico (no viviente). Durante la sucesión, las plantas alteran el ambiente en formas que favorecen a sus competidores, lo que produce una progresión, un tanto predecible, de especies dominantes. La sucesión primaria, que puede tardar miles de años, ocurre donde no existen restos de una comunidad previa, como en roca desnuda. La sucesión secundaria ocurre mucho más rápidamente porque se construye sobre los restos de una comunidad perturbada, como un campo abandonado o los restos de un bosque después de un incendio. La sucesión no interrumpida termina con una comunidad clímax, que tiende a autoperpetuarse a menos que actúen sobre ella fuerzas externas, como incendios o actividades humanas. Algunos ecosistemas, incluidos la pradera de césped alto y los campos agrícolas, se mantienen en etapas subclímax de sucesión relativamente temprana por perturbaciones periódicas.

Términos clave

abiótica *524*
bioma *528*
biótica *512*
camuflaje *517*
carnívoro *514*
coevolución *512*
coloración de advertencia *517*
coloración de sobresalto *519*
competencia *513*
competencia interespecífica *513*
competencia intraespecífica *514*
comunidad *512*
comunidad clímax *524*
depredador *514*
especie clave *523*
especie invasora *520*
herbívoro *514*
huésped *521*
mimetismo *517*
mimetismo agresivo *521*
mutualismo *522*
nicho ecológico *512*
parásito *521*
partición de recursos *513*
perturbación *524*
pionero *524*
principio de exclusión competitiva *513*
subclímax *524*
sucesión *524*
sucesión primaria *524*
sucesión secundaria *524*
zona entre mareas *514*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Los organismos que interactúan funcionan como agentes de _____ mutua. Esto resulta en _____, que es el proceso mediante el cual las especies evolucionan adaptaciones mutuas. Cuatro tipos de interacciones en la comunidad descritas en este capítulo son: _____, _____, _____ y _____.
2. Los depredadores pueden ser consumidores de carne, llamados: _____; o consumidores de plantas, llamados: _____. Tanto depredadores como presas pueden mezclarse con su entorno al usar _____. Por lo general, los depredadores son _____ y de menor _____ que sus presas.
3. La competencia ocurre siempre que dos poblaciones diferentes dentro de una comunidad tienen _____ ecológicos que se traslapan. La competencia entre dos especies se llama _____, y esto puede conducir a cambios evolutivos que reducen la competencia. Este fenómeno se llama _____.
4. Escribe los tipos de coloración o mimetismo: lo usa una presa para señalar que tiene mal sabor: _____; lo usa una polilla con grandes manchas oculares sobre sus alas: _____; mimetismo de un animal ponzoñoso por un animal no ponzoñoso: _____; mimetismo que usa un depredador para atraer a su presa: _____.
5. Escribe el tipo adecuado de interacción de la comunidad: bacterias, que viven en el estómago humano, que sintetizan la vitamina K: _____; bacterias que causan enfermedades: _____; un ciervo que come césped: _____; una garrapata que succiona sangre: _____; una abeja que poliniza una flor: _____; kudzu que cubre árboles: _____.
6. Un cambio un tanto predecible en la estructura de la comunidad con el paso del tiempo se llama _____. Este proceso toma dos formas, ¿cuál de estas formas iniciaría con roca desnuda? _____ ¿Cuál ocurriría después de un incendio forestal? _____. Una comunidad relativamente estable que es el producto final de este proceso se llama comunidad _____. Podar el césped en un suburbio es un ejemplo de una comunidad _____.

Preguntas de repaso

1. Define una comunidad ecológica y menciona cuatro tipos importantes de interacciones de la comunidad.
2. Describe cuatro formas muy diferentes en las que plantas y animales específicos se protegen de ser comidos. En cada una, describe una adaptación que pueda desarrollarse en los depredadores de estas especies para superar sus defensas.
3. Define parasitismo y mutualismo y proporciona un ejemplo de cada uno.
4. Define sucesión. ¿Qué tipo de sucesión ocurriría en un bosque desmontado (una región en la que todos los árboles se talan) y por qué?

5. Menciona dos comunidades clímax y subclímax. ¿Cómo difieren?
6. ¿Qué es una especie invasora? ¿Por qué son destructivas? ¿Qué adaptaciones generales poseen las especies invasoras?

Aplicación de conceptos

1. Los animales herbívoros que se alimentan de semillas son considerados por algunos ecólogos como depredadores de plantas, y los herbívoros que comen hojas se consideran parásitos de plantas. Discute la validez de este esquema de clasificación.
2. Un ecólogo que visita una isla descubre dos especies de aves estrechamente relacionadas; una de ellas tiene un pico ligeramente más grande que la otra. Interpreta este descubrimiento con respecto al principio de exclusión competitiva y el nicho ecológico, y explica ambos conceptos.
3. Piensa en el caso del pez sapo camuflado y su presa. Mientras el pez sapo se asienta camuflado sobre el lecho marino, y sacude su cebo, un pez pequeño se aproxima al cebo y es comido, mientras que un pez depredador muy grande no percibe al pez sapo. Describe todos los posibles tipos de interacciones de la comunidad y adaptaciones que muestran estos organismos. ¡Recuerda que los depredadores también pueden ser presas y que las interacciones de la comunidad son complejas!
4. Diseña un experimento para determinar si el canguro es una especie clave en el interior de Australia.
5. ¿Por qué es difícil estudiar la sucesión? Sugiere algunas formas en que abordarías este reto para algunos ecosistemas diferentes.

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

¿Cómo funcionan los ecosistemas?

Capítulo 28

▲ Un oso grizzly intercepta un salmón en su viaje de desove. Al luchar por ascender en la corriente de una cascada, el salmón trata de llegar al mismo lecho de corriente donde nació años atrás.

Estudio de caso

Peces moribundos alimentan un ecosistema

EL SALMÓN ROJO DEL PACÍFICO NOROESTE tiene un asombroso ciclo de vida. Los huevos eclosionan en depresiones poco profundas en el lecho de grava de un torrente que fluye en forma rápida, siguen la ruta del torrente hacia ríos cada vez más grandes que eventualmente desembocan al océano. Al emerger en estuarios (humedales donde se mezclan agua dulce y agua salada), la notable fisiología del salmón le permite adaptarse al cambio del agua dulce a salada antes de llegar al mar. El pequeño porcentaje de salmones jóvenes que evaden a los depredadores crecen hasta la adultez, alimentándose de crustáceos y peces más pequeños.

Años después, sus cuerpos experimentan otra transformación. Conforme alcanzan la madurez sexual, un apremiante impulso instintivo, todavía poco entendido a pesar de décadas de investigación, los atrae de regreso al agua dulce, pero no a cualquier corriente o río. El salmón nada a lo largo de la costa (probablemente navegando de acuerdo al campo magnético de la Tierra) hasta que la esencia única de la corriente que los vio crecer los atrae hacia las aguas que se encuentran tierra adentro. Luchan contra fuertes corrientes, saltan pequeñas cascadas, ondulan sobre bancos de arena poco profundos y evaden trampas pesqueras, a fin de llevar su preciosa carga de esperma y huevos de regreso a casa y así renovar su ciclo de vida, para morir después de completar su misión.

El viaje de los peces de regreso a su lugar de nacimiento es admirable también en otro sentido. Los nutrimentos casi siempre fluyen corriente abajo, transportados de la tierra hacia el océano. Pero el salmón, provisto de músculos y grasas que adquirieron al alimentarse en el océano, no sólo lucha contra el flujo de la corriente en su viaje río arriba, sino que también invierte el movimiento usual de los nutrimentos. ¿Qué le espera al salmón al final de su viaje? ¿Cómo afecta su viaje la red de vida corriente arriba?

De un vistazo

Estudio de caso Peces moribundos alimentan un ecosistema

28.1 ¿Cómo se mueven la energía y los nutrimentos a lo largo de los ecosistemas?

28.2 ¿Cómo fluye la energía a lo largo de los ecosistemas?

La energía entra a las comunidades por la vía de la fotosíntesis

La energía se transmite de un nivel trófico a otro

La producción primaria neta es una medida de la energía almacenada en los productores

Las cadenas y las redes tróficas describen las relaciones de alimentación dentro de las comunidades

Los detritófagos y los saprófitos liberan nutrimentos para su reutilización

La transferencia de energía a través de los niveles tróficos es ineficiente

Estudio de caso continuación Peces moribundos alimentan un ecosistema

Guardián de la salud Las cadenas tróficas amplifican las sustancias tóxicas

28.3 ¿Cómo circulan los nutrimentos dentro y entre ecosistemas?

El ciclo hidrológico tiene su principal depósito en los océanos

El ciclo del carbono tiene sus principales depósitos en la atmósfera y los océanos

BioFlix™ The Carbon Cycle (disponible en inglés)

El ciclo del nitrógeno tiene su principal depósito en la atmósfera

Estudio de caso continuación Peces moribundos alimentan un ecosistema

El ciclo del fósforo tiene su principal depósito en las rocas

28.4 ¿Qué ocurre cuando los seres humanos desestabilizan los ciclos de los nutrimentos?

Sobrecargar los ciclos del nitrógeno y del fósforo daña los ecosistemas acuáticos

Sobrecargar los ciclos del azufre y del nitrógeno causa deposición ácida

Interferir con el ciclo del carbono contibuye al calentamiento global

Guardián de la Tierra Los polos en peligro

Estudio de caso otro vistazo Peces moribundos alimentan un ecosistema

28.1 ¿CÓMO SE MUEVEN LA ENERGÍA Y LOS NUTRIMENTOS A LO LARGO DE LOS ECOSISTEMAS?

Dos leyes básicas subyacen en la función de un ecosistema: los nutrimentos constantemente dan vueltas y se reciclan dentro y entre los ecosistemas, mientras que la energía se mueve a través de comunidades ecológicas (las diversas poblaciones de organismos en interacción que habitan los ecosistemas) en un flujo continuo de una sola dirección.

Los **nutrimentos** son átomos y moléculas que obtienen los organismos de su ambiente vivo y no vivo y que se requieren para la sobrevivencia. Los mismos átomos han sostenido la vida durante aproximadamente 3,500 millones de años. Las moléculas que constituyen tu cuerpo sin duda incluyen átomos de oxígeno alguna vez atrapado en el agua primigenia y liberado por primera vez por bacterias fotosintéticas antiguas. Algunos de tus átomos de carbono fueron exhalados por un dinosaurio, y algunos de tus átomos de nitrógeno probablemente fueron liberados por bacterias saprofitas (descomponedoras) que consumieron los restos de un salmón. Aunque los nutrimentos pueden transportarse, redistribuirse o convertirse a diferentes formas moleculares, no dejan la Tierra y se reciclan continuamente a través de los ciclos de nutrimentos que se describen en secciones posteriores.

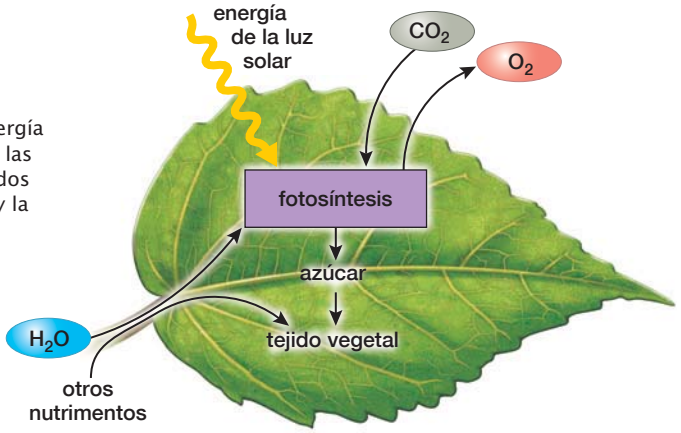
La energía, en contraste, se repone de manera continua. Las actividades de la vida, desde la migración del salmón hasta el transporte activo de moléculas a través de una membrana celular, a final de cuentas son impulsadas por la luz solar. La energía solar que continuamente bombardea la Tierra es capturada por organismos fotosintéticos, luego es transformada por miles de reacciones químicas que dan energía a la vida, y finalmente se convierte en calor que se irradia de vuelta al espacio.

28.2 ¿CÓMO FLUYE LA ENERGÍA A LO LARGO DE LOS ECOSISTEMAS?

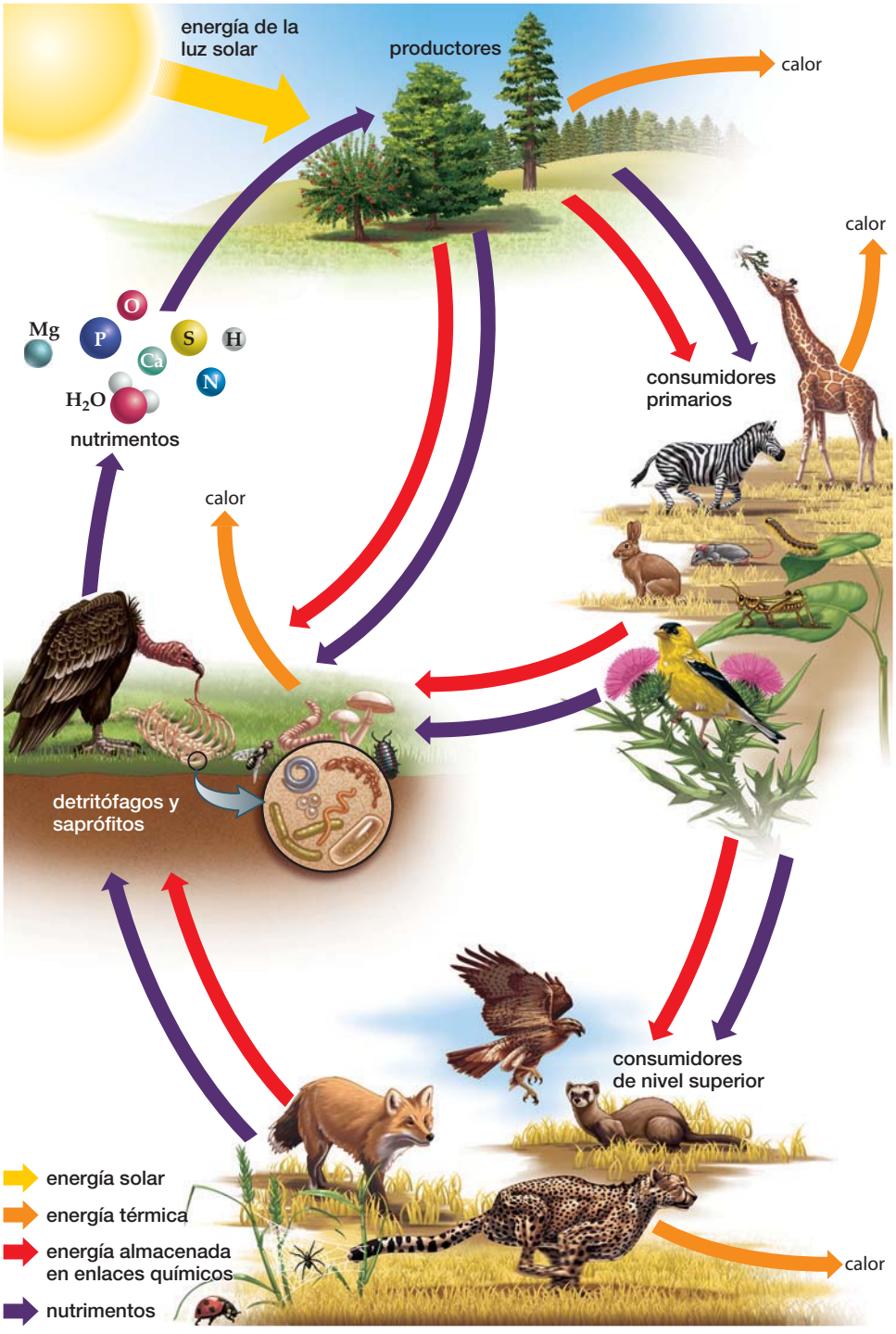
Aproximadamente a 149,600,000 kilómetros, las reacciones termonucleares en el Sol convierten hidrógeno en helio, y transforman una cantidad relativamente pequeña de materia en enormes cantidades de energía. Una pequeña fracción de esta energía llega a la Tierra en forma de ondas electromagnéticas, incluidos calor, luz y energía ultravioleta. De la energía que llega a la Tierra, gran parte es reflejada por la atmósfera, las nubes y la superficie de la Tierra. Otra parte es absorbida como calor por la Tierra y su atmósfera, lo que deja sólo alrededor de 1% para sostener la vida. Dado que sólo una fracción de esta energía solar restante es capturada por organismos fotosintéticos, la abundante vida en este planeta está sostenida por menos de 0.03% de la energía que llega a la Tierra desde el Sol.

La energía entra a las comunidades por la vía de la fotosíntesis

Durante la fotosíntesis, las moléculas de pigmento como la clorofila absorben longitudes de onda específicas de luz solar (*véase* la figura 7-4). Luego, esta energía solar se usa en reacciones que almacenan energía en enlaces químicos. Para crear nuevas moléculas, las plantas y otros organismos fotosintéticos adquieren nutrimentos de las porciones abióticas (no vivas) de los ecosistemas. Ingieren nitrógeno y fósforo del suelo y el agua, absorben carbono del CO_2 en el aire, y obtienen oxígeno del aire y las moléculas de agua. Con la energía del Sol y estos nutrimentos inorgánicos, las plantas sintetizan azúcares, almidones, proteínas, ácidos nucleicos y todas las otras moléculas biológicas que necesitan para sostener la vida (**FIGURA 28-1**). Durante la fotosíntesis, las plantas liberan el oxígeno que la mayoría de los organismos requieren para las reacciones que generan ATP. Por ende, los fotosintetizadores sirven



▶ **FIGURA 28-1 Productores** Durante la fotosíntesis, los productores capturan energía solar y liberan oxígeno como subproducto. Con esta energía y nutrimentos inorgánicos del ambiente, los productores sintetizan todas las moléculas que necesitan, incluidos carbohidratos, grasas, proteínas y ácidos nucleicos. Dichas moléculas, a su vez, proporcionan casi toda la energía y la mayoría de los nutrimentos para el resto de la vida sobre la Tierra.



▶ **FIGURA 28-2 Flujo de energía, ciclo de nutrimentos y relaciones tróficas en los ecosistemas** La energía ingresa constantemente a los productores como luz solar, que es capturada por los productores durante la fotosíntesis y almacenada en enlaces químicos. La energía química se transmite entonces a través de varios niveles tróficos. En cada nivel, parte de la energía se pierde como calor. Los nutrimentos se reciclan continuamente.

PREGUNTA ¿Por qué una parte de la energía siempre se pierde como calor? Relaciona esta pérdida con la segunda ley de la termodinámica, como se estudió en la página 99.

como un conducto tanto de energía como de nutrimentos hacia las comunidades ecológicas.

La energía se transmite de un nivel trófico a otro

Las complejas interacciones dentro de las comunidades biológicas, y entre las comunidades y sus ambientes abióticos, determinan las rutas seguidas por la energía y los nutrimentos conforme se mueven a lo largo de los ecosistemas. La FIGURA 28-2 ofrece una visión previa de lo que se estudiará en este capítulo acerca de cómo funcionan los ecosistemas.

La energía fluye en las comunidades a partir de los productores fotosintéticos a través de varios niveles de consumidores. Cada categoría de organismos se llama **nivel trófico** (literalmente, "nivel de alimentación"). Los organismos fotosintéticos, desde los robles en un bosque hasta las diatomeas unicelulares en el océano, forman el primer nivel trófico, y se llaman **productores** o **autótrofos** (del griego, "autoalimentadores"), porque producen alimento para ellos mismos usando nutrimentos inorgánicos y energía solar. Al hacerlo, directa o indirectamente también producen alimento para casi toda otra forma de vida. Los organismos que no pueden fotosintetizar, llamados **consumidores** o **heterótrofos** (del griego, "que se alimentan de otros"), deben adquirir energía y la mayoría de sus nutrimentos preempaquetados en las moléculas que comprenden los cuerpos de otros organismos.

Los consumidores ocupan varios niveles tróficos. Algunos consumidores, llamados **consumidores primarios**, se alimentan directa y exclusivamente de los productores, la fuente de energía viviente más abundante en cualquier ecosistema. Estos **herbívoros** (literalmente, "comedores de plantas"), que incluyen animales como saltamontes, ratones y cebras, forman el segundo nivel trófico. Los **carnívoros** (literalmente, "comedores de carne"), como arañas, halcones, guepardos y salmones, comprenden a los consumidores de nivel superior. Los carnívoros actúan como **consumidores secundarios** cuando sus presas son herbívoros. Algunos carnívoros comen, al menos ocasionalmente, otros carnívoros; cuando lo hacen, ocupan el cuarto nivel trófico, y se llaman **consumidores terciarios**.

La producción primaria neta es una medida de la energía almacenada en los productores

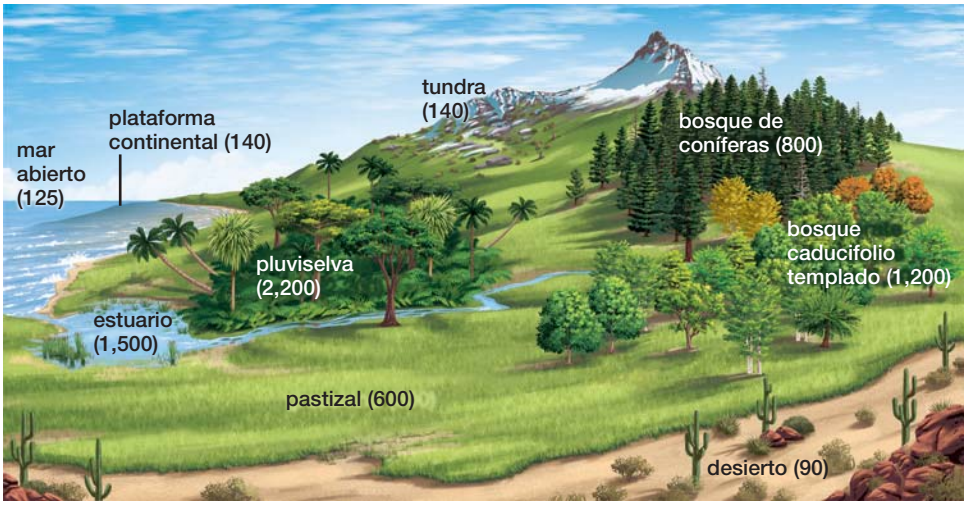
La cantidad de vida que puede soportar un ecosistema particular está determinada por la energía capturada por los productores en dicho ecosistema. La energía que los organismos fotosintéticos almacenan y ponen a disposición de otros miembros de la comunidad a lo largo de un periodo dado se llama **producción primaria neta** (FIGURA 28-3).

La producción primaria neta de un ecosistema está influida por muchas variables ambientales, incluida la cantidad de nutrimentos disponibles para los productores, la cantidad de luz solar que llega a ellos, la disponibilidad de agua y la temperatura. En el desierto, por ejemplo, la falta de agua limita la producción. En el mar abierto, la luz es un factor limitante en agua profunda, y la falta de nutrimentos restringe la productividad en la mayor parte del agua superficial. En los ecosistemas donde todos los recursos son abundantes, la productividad es alta; por ejemplo, en la pluviselva y en los **estuarios** (áreas costeras donde los ríos se juntan con el mar, y transportan nutrimentos removidos de la tierra), como se muestra en la figura 28-3.

La aportación de un ecosistema a la productividad global de la Tierra está determinada tanto por la productividad del ecosistema como por la porción de Tierra que cubre. El mar abierto, cuya productividad es baja, cubre alrededor de 65% de la superficie de la Tierra, por lo que aporta aproximadamente 25% de la productividad total de la Tierra. Ésta es más o menos la misma aportación global de la pluviselva, cuya productividad es muy alta, pero que sólo cubre alrededor de 4% de la superficie terrestre.

Las cadenas y las redes tróficas describen las relaciones de alimentación dentro de las comunidades

Para ilustrar quién se alimenta de qué en una comunidad, es común identificar un organismo representativo dentro de cada nivel

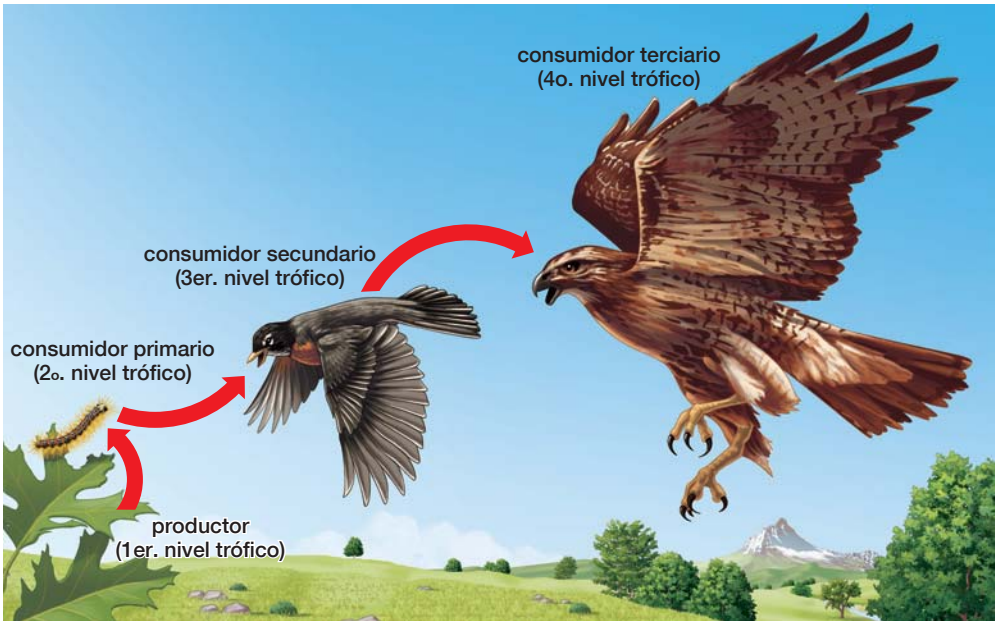


▲ **FIGURA 28-3 Productividades primarias netas de ecosistemas** Aquí se ilustra la producción primaria neta promedio de algunos ecosistemas terrestres y acuáticos, medida en gramos de material biológico producido por metro cuadrado por año. Observa las enormes diferencias.

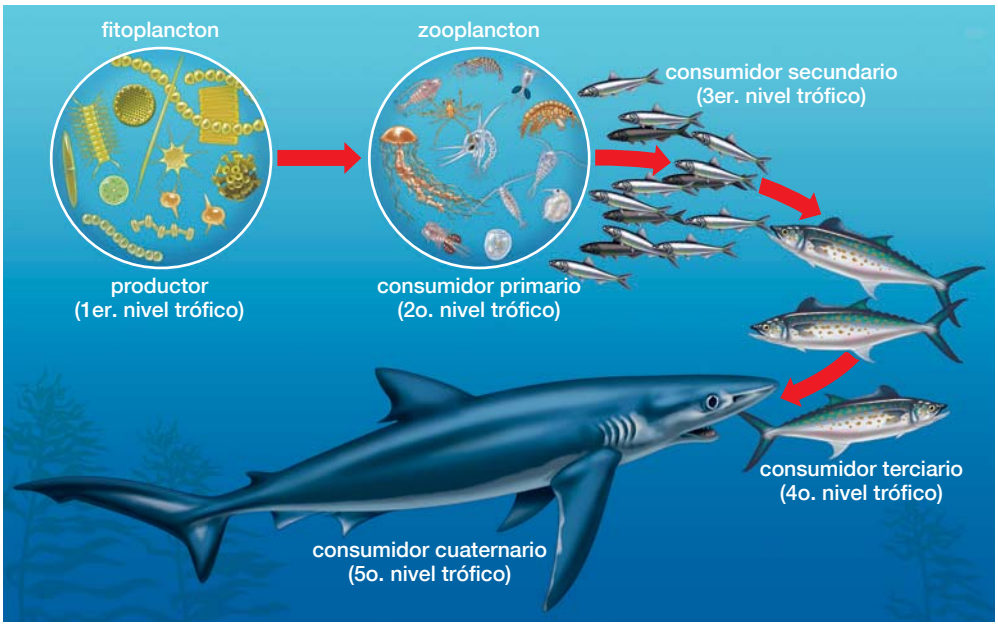
PREGUNTA ¿Qué factores contribuyen a estas diferencias en productividad?

trófico que es comido por un representante del nivel que se encuentra por encima de él. Esta relación de alimentación lineal se llama **cadena trófica**. Diferentes ecosistemas soportan cadenas tróficas radicalmente diferentes. Los productores dominantes en ecosistemas basados en tierra (terrestres) son las plantas (FIGURA 28-4a). Éstas sostienen a los familiares insectos, aves y mamíferos comedores de plantas, cada uno de los cuales puede ser presa de otros insectos, aves o mamíferos. En contraste, los productores dominantes en la mayoría de las cadenas tróficas acuáticas (como en lagos y océanos; FIGURA 28-4b) son protistas y bacterias microscópicos que colectivamente reciben el nombre de **fitoplancton** (literalmente, "derivadores de plantas"). Estos productores sostienen un grupo diverso de consumidores llamados **zooplancton** (literalmente, "derivadores de animales"), que consisten principalmente de protistas y pequeños crustáceos con forma de camarón, los cuales son comidos sobre todo por peces, que a su vez son alimento de peces más grandes.

Sin embargo, los animales en las comunidades naturales con frecuencia no encajan muy bien en las categorías de consumidores primarios, secundarios y terciarios. Una **red trófica** muestra muchas cadenas tróficas interconectadas y describe con mayor precisión las relaciones de alimentación reales dentro de una comunidad dada (FIGURA 28-5). Algunos animales, como los mapaches, los osos, las ratas y los seres humanos, son **omnívoros** (literalmente, "que comen de todo"), y actúan como consumidores primarios, secundarios y en ocasiones terciarios. Un halcón, por ejemplo, es un consumidor secundario cuando come un ratón (un herbívoro), y un consumidor terciario cuando come un petirrojo que se alimenta de insectos y lombrices. Cuando

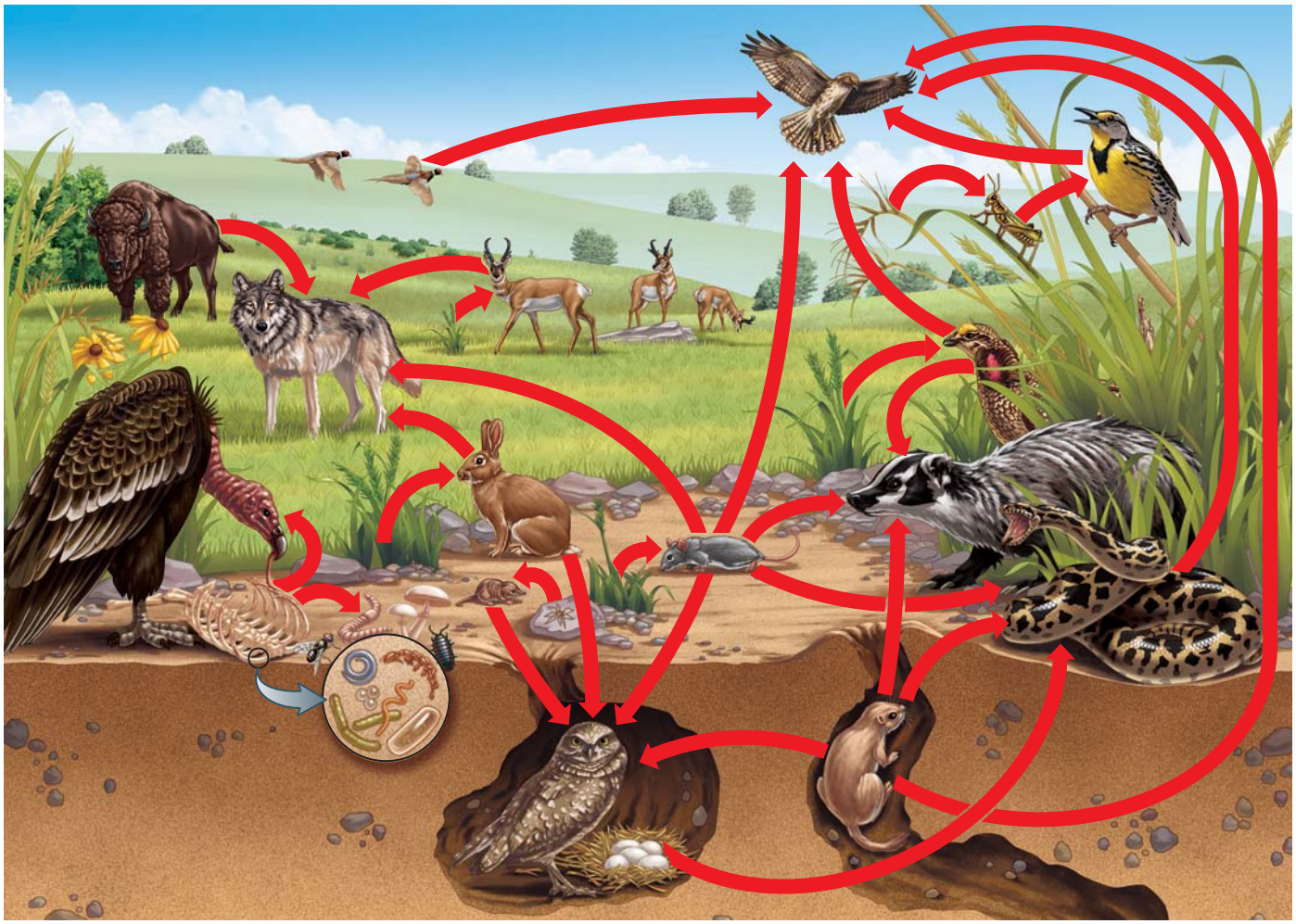


(a) Una cadena trófica terrestre simple



(b) Una cadena alimenticia marina simple

▲ FIGURA 28-4 **Cadenas tróficas en tierra y mar**



▲ **FIGURA 28-5 Una red trófica simplificada de pastizal** Los animales mostrados en primer plano incluyen un buitre (un detritófago), una serpiente toro, una marmota, un mochuelo de madriguera, un tejón, un ratón, una musaraña (que parece un ratón pequeño, pero es carnívoro) y una araña lobo. A media distancia verás un urogallo, un tordo, un saltamontes y una liebre. A lo lejos se ven un antílope, un halcón, un lobo y un bisonte.

EJERCICIO Con esta figura, genera una cadena trófica con cuatro niveles tróficos e identifica cada uno.

digiere a una araña, una planta carnívora como la Venus atrapamoscas puede enredar aún más la red trófica al actuar tanto como productor como consumidor terciario.

Los detritófagos y los saprófitos liberan nutrimentos para su reutilización

Entre las hebras más importantes en la red trófica están los detritófagos y los saprófitos. Estos dos grupos viven de los desechos de la vida, como hojas y frutos caídos, así como de los desperdicios y cuerpos muertos de otros organismos. Los **detritófagos** (*detrito* significa "desecho") son un ejército de organismos significativamente pequeños que suelen pasar inadvertidos, incluidos ciertos ácaros y protistas, nemátodos, lombrices, escolopendras, y algunos insectos y caracoles. Pocos vertebrados grandes, como el buitre, pueden encajar en esta categoría (*véase* la figura 28-5). Conforme se alimentan de restos orgánicos, los detritófagos extraen parte de la energía almacenada ahí y excretan el resto en piezas más pequeñas que proporcionan alimento a otros detritófagos o a los saprófitos.

Los **saprófitos** son principalmente hongos y bacterias. Difieren de los detritófagos por secretar enzimas digestivas fuera de sus cuerpos; estas enzimas descomponen la materia orgánica cercana, lo que permite a los saprófitos absorber los nutrimentos que requieren, mientras que los elementos restantes y las moléculas pequeñas se liberan al ambiente. Los hongos en el césped o el moho que observas en el pan viejo son saprófitos fúngicos que trabajan duro, y el apestoso limo en la carne podrida señala la presencia de saprófitos bacterianos.

A través de las actividades de los detritófagos y saprófitos, los cuerpos y desechos de los organismos vivientes se reducen a moléculas simples (como dióxido de carbono, agua y minerales) que regresan a la atmósfera, el suelo y el agua. Al liberar nutrimentos para su reutilización, los detritófagos y saprófitos realizan las etapas finales del reciclado de nutrimentos y forman un vínculo vital en los ciclos de nutrimentos de los ecosistemas.

¿Qué ocurriría si desaparecieran los detritófagos y saprófitos? Esta porción de la red trófica, aunque inadvertida, es absolutamente esencial para la vida sobre la Tierra. Sin ella, las comunidades gradualmente quedarían enterradas por los desechos y cuerpos muertos acumulados. Los nutrimentos almacenados en dichos cuerpos no estarían disponibles para enriquecer el suelo y el agua. Con el tiempo, las plantas y otros organismos fotosinté-

ticos no podrían obtener suficientes nutrimentos para sobrevivir. Con la eliminación de dichos productores, dejarían de entrar a la comunidad energía y nutrimentos, y los niveles tróficos superiores, incluidos los seres humanos, también desaparecerían.

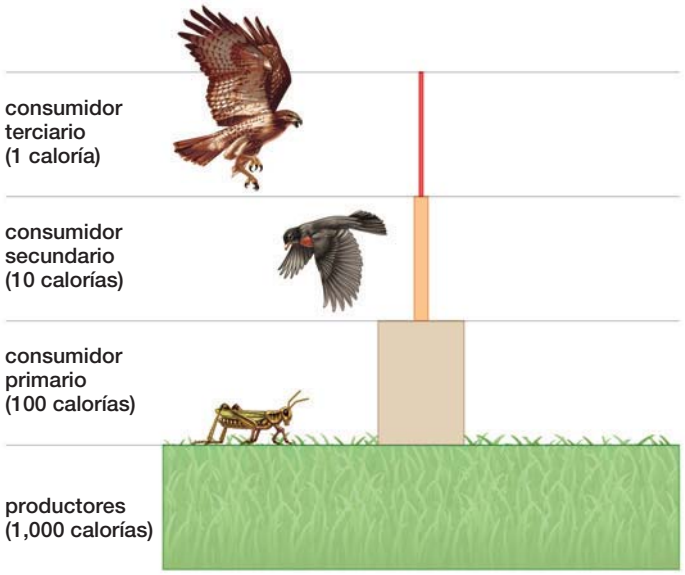
La transferencia de energía a través de los niveles tróficos es ineficiente

Como se explicó en el capítulo 6, una ley básica de la termodinámica es que el uso de energía nunca es completamente eficiente. Por ejemplo, cuando se quema gasolina, alrededor de 75% de la energía liberada se pierde como calor. Esto también es cierto en los sistemas vivientes: todas las reacciones químicas que mantienen vivas a las células producen desperdicio de calor. Por ejemplo, romper los enlaces químicos del adenosín trifosfato (ATP) para provocar la contracción muscular libera energía térmica; es por eso que caminar vigorosamente en un día frío te hará entrar en calor.

La transferencia de energía de un nivel trófico al siguiente también es bastante ineficiente. Cuando un saltamontes (un consumidor primario) come las hojas de una planta (un productor), sólo parte de la energía solar atrapada por la planta está disponible para el insecto; cierta cantidad fue aprovechada por la planta para actividades de metabolismo celular, y otra tanta se perdió como calor durante dichos procesos. Otra parte de la energía se convirtió en enlaces químicos de celulosa, que el saltamontes no puede digerir. Por tanto, sólo una fracción de la energía capturada por los productores del primer nivel trófico puede ser usada por los organismos en el segundo nivel trófico. Un petirrojo que come al saltamontes (el tercer nivel trófico) no obtendrá toda la energía que el insecto adquirió de la planta: ya que una parte se usó para impulsar los saltos, el vuelo y el rechinido de las piezas sonoras; otra parte de la energía se gastó en la construcción del exoesqueleto no digerible del saltamontes, y mucha de ella se perdió como calor. Del mismo modo, la energía proveniente del cuerpo del petirrojo no estará disponible por completo para el halcón que eventualmente lo consumirá.

Las pirámides de energía ilustran la transferencia de energía entre niveles tróficos

Aunque la transferencia de energía entre niveles tróficos dentro de diferentes comunidades varía de manera significativa, estudios de varias comunidades indican que la transferencia neta de energía entre niveles tróficos tiene una eficiencia aproximada de 10%. Esto significa que, en general, la energía almacenada en los consumidores primarios sólo representa 10% de la energía almacenada en los cuerpos de los productores. A su vez, los cuerpos de los consumidores secundarios poseen más o menos 10% de la energía almacenada en los consumidores primarios. Esta transferencia ineficiente de energía entre niveles tróficos se llama "ley del 10%". Una **pirámide de energía**, que muestra la máxima energía disponible en la base y cantidades que disminuyen de manera constante en los niveles superiores, ilustra las relaciones de energía generales entre niveles tróficos (FIGURA 28-6). En ocasiones, los ecólogos miden la **biomasa**, que es el peso del material viviente (generalmente medido como peso seco dentro de un área dada), en cada nivel trófico. Dado que el peso seco de los cuerpos de los organismos en cada nivel trófico es aproximadamente proporcional a la cantidad de energía almacenada en dicho nivel, una pirámide de biomasa para una comunidad determinada usualmente tiene la misma forma general que su pirámide de energía.



▲ **FIGURA 28-6 Una pirámide de energía para un ecosistema de pastizal** El ancho de cada rectángulo es proporcional a la energía almacenada en dicho nivel trófico. Los organismos representativos para los tres primeros niveles tróficos en el ecosistema de pastizal estadounidense que se ilustra aquí son un saltamontes, un petirrojo y un halcón cola roja.

¿Qué significa esto para la estructura de la comunidad? Si recorres un ecosistema sin perturbación, observarás que los organismos predominantes son las plantas, porque tienen la mayor energía disponible para ellas. Los animales más abundantes serán los herbívoros, y los carnívoros serán relativamente raros, porque hay mucho menos energía disponible para sostenerlos. La ineficiencia de la transferencia de energía también tiene implicaciones importantes para la producción de alimentos dirigidos a los seres humanos. Cuanto más bajo sea el nivel trófico que se utilice, habrá más energía alimenticia disponible; en consecuencia, muchas más personas podrán alimentarse de granos que de carne.

Estudio de caso continuación

Peces moribundos alimentan un ecosistema

Los salmones son carnívoros y comen pequeños peces y zooplancton grande. La pesca excesiva y la perturbación ambiental condujeron a una drástica reducción en sus poblaciones silvestres, lo que a su vez condujo a un aumento en las operaciones de granjas de salmón. Pero el salmón de granja con frecuencia se alimenta de carne y aceite de pescado elaborados a partir de pequeños peces silvestres capturados. Dada la ineficiencia de la transferencia de energía, se requieren 1.4 kilogramos del pez silvestre para criar menos de medio kilo de salmón de granja. Por tanto, existe preocupación de que las granjas de salmones trasladen la presión de la pesca de los salmones silvestres hacia los peces de mar más pequeños que se capturan para alimentar al salmón. Estos peces más pequeños son un importante vínculo en las cadenas tróficas oceánicas, y proporcionan alimento para carnívoros marinos más grandes, como la macarela, el atún, la ballena, la foca y las aves marinas.

Un desafortunado efecto colateral de la ineficiencia de la transferencia de energía, junto con la producción humana y la liberación de compuestos químicos tóxicos, es que ciertas sustancias tóxicas persistentes se concentran cada vez más en los cuerpos de los animales que ocupan niveles tróficos cada vez más altos, un proceso llamado **amplificación biológica**. Con frecuencia, los productores ingieren los compuestos tóxicos persistentes, como el mercurio, que luego transmiten a los consumidores primarios (quienes comen gran cantidad de productores) y luego a los carnívoros, quienes acumulan la toxina de los consumidores que están abajo de ellos en la cadena trófica. Los animales carnívoros de larga vida, como el pez espada, pueden acumular suficiente mercurio como para plantear un potencial riesgo sanitario a los seres humanos, quienes actúan como consumidores de nivel superior cuando comen a dichos depredadores superiores (*véase* la sección "Guardián de la salud: Las cadenas tróficas amplifican las sustancias tóxicas").

Guardián de la salud

Las cadenas tróficas amplifican las sustancias tóxicas

En Estados Unidos, los biólogos de la vida silvestre durante la década de 1950 y 1960 atestiguaron un alarmante declive en las poblaciones de varias aves predatorias, en especial las piscívoras, como águilas calvas, cormoranes, águila pescadora y pelícanos pardos. El declive puso a algunas, incluido el pelícano pardo y el águila calva, cerca de la extinción. ¿Qué provocó esto? Los ecosistemas acuáticos que sostienen a dichas aves se han rociado con cantidades relativamente bajas del DDT para controlar insectos. En los tejidos de estos depredadores superiores, los científicos encontraron concentraciones de DDT hasta un millón de veces mayores que las del agua donde vivían sus peces presa; esto deterioró su capacidad para reproducirse.

Las aves fueron víctimas de amplificación biológica, proceso mediante el cual las sustancias tóxicas se acumulan en concentraciones cada vez mayores en los animales que ocupan niveles tróficos superiores. Por fortuna, las aves depredadoras vulnerables al DDT se recuperaron significativamente desde que se prohibió el pesticida en Estados Unidos en 1973.

Las sustancias que experimentan amplificación biológica (como el DDT) comparten dos propiedades que las hacen peligrosas. Primero, los organismos saprófitos no las degradan fácilmente en sustancias inofensivas; esto es, no son **biodegradables**. Segundo, tienden a almacenarse en el tejido vivo (con frecuencia en grasa), y a acumularse a lo largo de los años en los cuerpos de los animales de larga vida. La exposición a altos niveles de pesticidas y otros contaminantes persistentes se vincula con algunos tipos de cáncer, infertilidad, cardiopatías, supresión de la respuesta inmunitario y daño neurológico.

La contaminación con mercurio es una causa particular de preocupación, porque el mercurio es una neurotoxina extremadamente potente que se acumula en los músculos, así como en la grasa. Sus altos niveles en algunos tipos de depredadores marinos de larga vida (como el pez espada, el tiburón y el atún blanco) hicieron que la Food and Drug Administration (FDA, Administración de Alimentos y Medicamentos) en Estados Unidos advirtiera a las mujeres en edad reproductiva y niños pequeños que evitaran o limitaran el consumo de este tipo de peces, porque los niveles de mercurio pueden representar un riesgo potencial para la salud. En Estados Unidos, las plantas eléctricas que queman carbón son la principal fuente de contaminación con mercurio: el mercurio atmosférico puede trasladarse con el viento a miles de kilómetros desde dichas plantas y depositarse en lo que serían ambientes prístinos, como el Ártico. Los inuit, nativos del norte del Círculo Ártico, presentan altos niveles de mercurio y otros contaminantes en su organismo por consumir grandes cantidades de mamíferos marinos y peces depredadores.

Una clase de compuestos químicos orgánicos llamados *interruptores endocrinos* —que incluyen algunos pesticidas, plastificantes (que hacen flexible el plástico) y retardadores de flama de extenso uso— se han dispersado de una manera muy extensa en el ambiente. Como el DDT, estos compuestos se acumulan en la grasa, e imitan y/o interfieren con las acciones de las hormonas animales. Existe evidencia convincente de que estos químicos interfieren con la reproducción y el desarrollo de los peces (incluido el salmón), aves piscívoras (como los cormoranes), ranas (FIGURA E28-1), salamandras, lagartos y muchos otros animales. Los interruptores endocrinos y otros contaminantes orgánicos se bioacumulan en los mejillones que filtran gran cantidad de agua para obtener alimento. Los mejillones cebra (que invadieron los Grandes Lagos; consulta el capítulo 27) acumulan gran variedad de contaminantes orgánicos, lo que pone en peligro a los peces y aves que los consumen.

▲ **FIGURA E28-1 El precio de la contaminación** Las deformaciones como la que muestra esta rana descubierta en Oregon se vinculan con la bioacumulación de compuestos químicos. Las anormalidades en el sistema reproductor y en el inmunitario también son comunes en muchos tipos de organismos expuestos a estos contaminantes. Las ranas, que tienen una piel extremadamente delgada y pasan gran parte de su vida en el agua, son en particular vulnerables a los contaminantes que se encuentran en ella.

Comprender el funcionamiento de las redes tróficas permite entender por qué ocurre la bioacumulación, y por qué las personas, así como la vida silvestre, son susceptibles a ello. Cuando comes atún o pez espada, por ejemplo, actúas como consumidor terciario o incluso cuaternario, y por tanto eres vulnerable a las sustancias que se bioacumulan. Además, la larga vida de los seres humanos ofrece más tiempo para que las sustancias se acumulen dentro del cuerpo. Las amenazas a la salud humana ofrecen un incentivo adicional para estudiar lo que ocurre con los compuestos químicos liberados en el ambiente, y para restringir la fabricación y la disposición inadecuada de las sustancias que se bioacumulan.

28.3 ¿CÓMO CIRCULAN LOS NUTRIMENTOS DENTRO Y ENTRE ECOSISTEMAS?

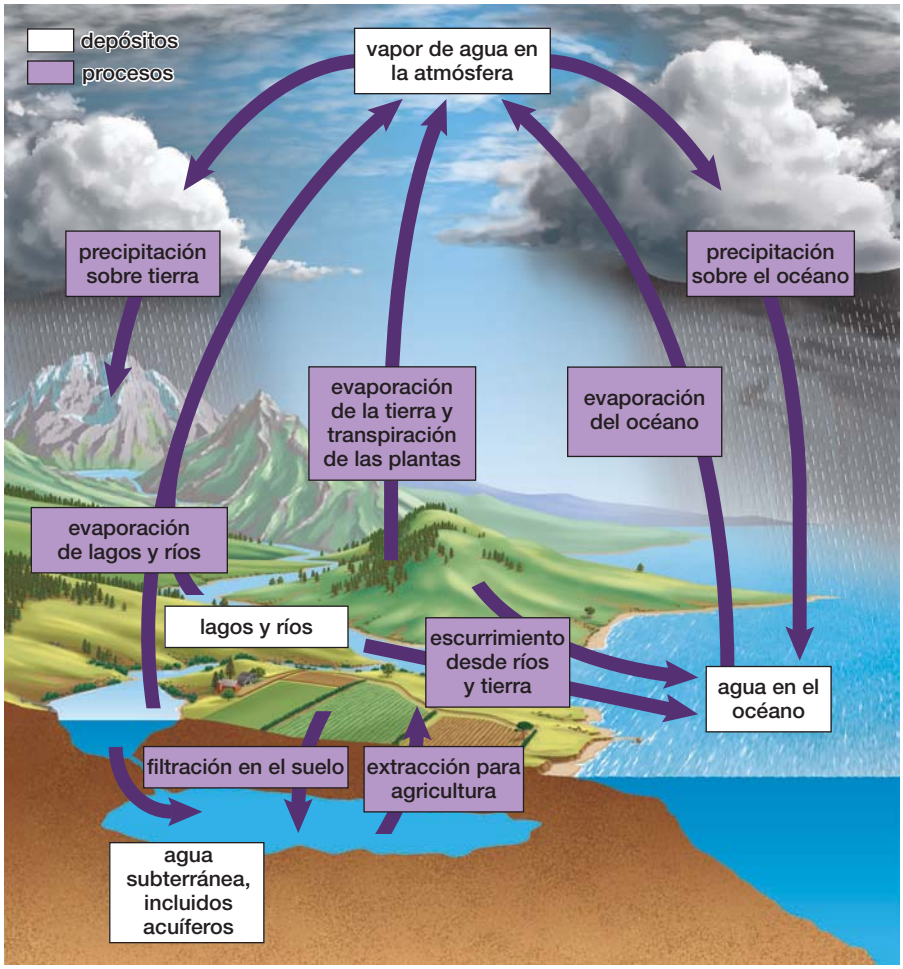
En contraste con la energía de la luz solar, los nutrimentos no descienden sobre la Tierra en un flujo continuo. Los nutrimentos son elementos y pequeñas moléculas que forman los bloques constructores químicos de la vida. Algunos, llamados **macronutrimentos**, los requieren los organismos en grandes cantidades; algunos de ellos son agua, carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, fósforo, azufre y calcio. Los **micronutrimentos**, incluidos zinc, molibdeno, hierro, selenio y yodo, sólo se requieren en pequeñas cantidades. Los **ciclos de nutrimentos**, también llamados **ciclos biogeoquímicos**, describen las rutas que siguen estas sustancias conforme se mueven desde las porciones abióticas de los ecosistemas a través de las comunidades y de vuelta a los sitios de almacenamiento no vivos.

Las principales fuentes y sitios de almacenamiento de los nutrimentos se llaman **depósitos**, y casi siempre están en el ambiente no vivo o abiótico. En las siguientes secciones se describen los ciclos del agua, del carbono, del nitrógeno y del fósforo. Verás los depósitos de nutrimentos indicados en recuadros blancos en cada figura del ciclo del nutrimento. Los eventos que impulsan el movimiento de los nutrimentos están en recuadros púrpuras, y los niveles tróficos a través de los cuales se mueven los nutrimentos están en recuadros amarillos.

El ciclo hidrológico tiene su principal depósito en los océanos

El ciclo del agua, o **ciclo hidrológico** (FIGURA 28-7), describe la ruta que sigue el agua mientras viaja desde su principal depósito, los océanos, a través de la atmósfera, a los depósitos en lagos, ríos y acuíferos de agua dulce, y luego de vuelta nuevamente a los océanos. El ciclo hidrológico difiere significativamente de los otros ciclos de nutrimentos en que la porción biótica de los ecosistemas tiene sólo un pequeño papel; el proceso fundamental del ciclo hidrológico continuaría incluso si la vida sobre la Tierra desapareciera.

El ciclo hidrológico es impulsado por energía térmica solar, que evapora el agua e impulsa los vientos que la transportan como vapor de agua en la atmósfera. La gravedad lleva al agua de vuelta al suelo en forma de precipitación (principalmente lluvia y nieve), la empuja y hace que fluya en ríos que se vacían en los océanos. Éstos cubren casi tres cuartos de la superficie de la Tierra y contienen más de 97% del agua total de la Tierra, con otro 2% del agua total atrapada en hielo, lo que deja sólo 1% como agua dulce líquida. La mayor evaporación ocurre desde los océanos, y la mayoría de la precipitación cae de vuelta sobre ellos. Del agua que cae sobre el suelo, una parte se evapora del mismo, así como de las plantas, de lagos y torrentes; una porción corre de vuelta a los océanos, y una pequeña cantidad entra a depósitos subterráneos naturales llamados **acuíferos**. Los acuíferos están compuestos de



▲ FIGURA 28-7 El ciclo hidrológico

sedimentos permeables al agua como cieno, arena o grava, que están saturados con agua. Con frecuencia se explotan para suministrar agua para cultivos de riego.

Por desgracia, en muchas áreas del mundo (entre ellas, China, India, África del Norte y el Medio Oeste estadounidense) los acuíferos subterráneos han sido "minados" por la actividad de la agricultura; esto es, el agua se saca más rápido de lo que se vuelve a llenar. Los suministros de agua subterránea se agotan con rapidez en India, que se apoya enormemente en ellos para el riego. La población de India, que ahora supera los 1,000 millones de habitantes, podría verse afectada si sus cultivos mueren en la medida que el agua subterránea se agote.

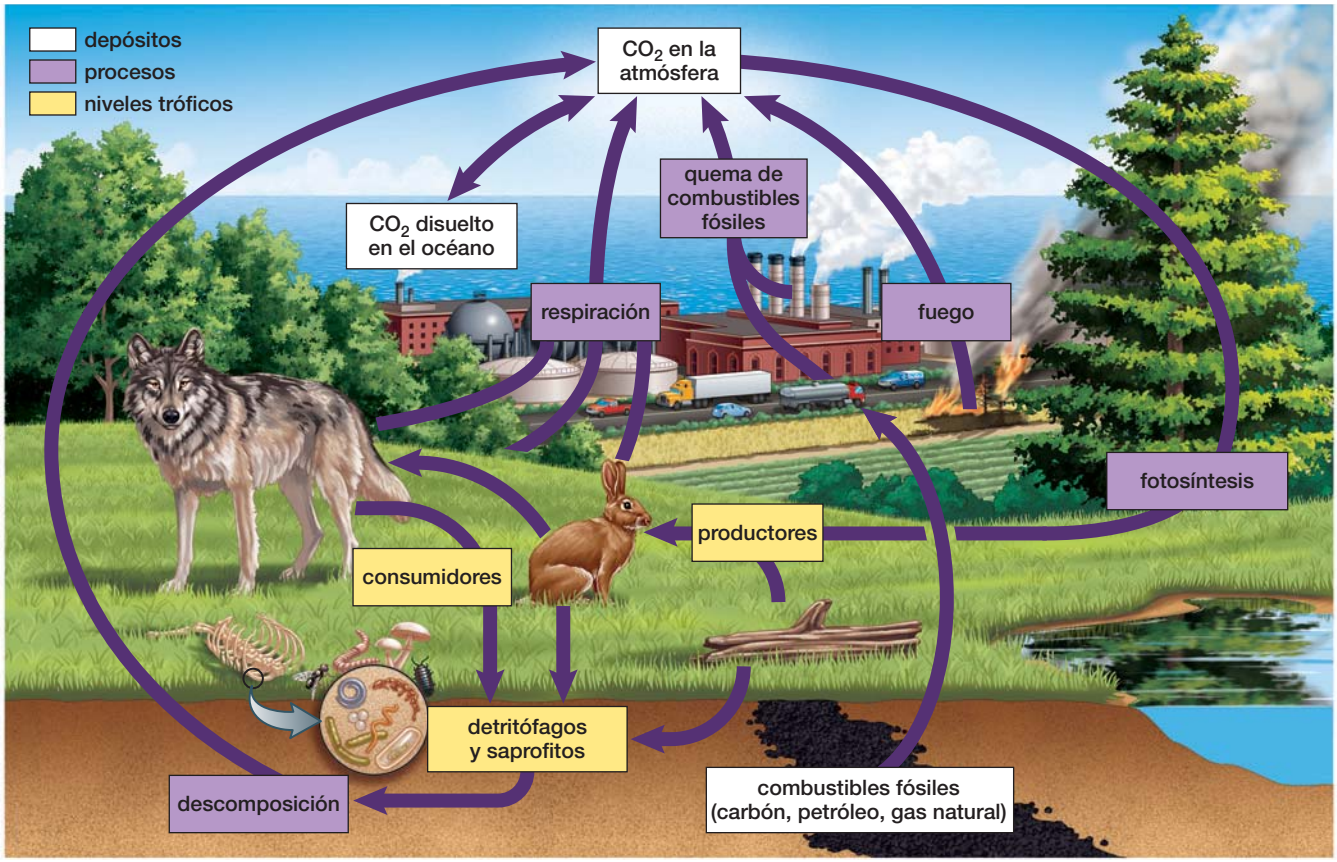
Los cuerpos de los seres vivientes son aproximadamente 70% agua, pero sólo una pequeña porción del agua total involucrada en el ciclo hidrológico global entra a las comunidades vivientes de ecosistemas terrestres. Una parte es absorbida por las raíces de las plantas, y mucha de ésta se evapora de vuelta a la atmósfera desde sus hojas mediante un proceso llamado **transpiración**. Una cantidad relativamente minúscula de agua participa en las reacciones químicas de la fotosíntesis, y se vuelve a sintetizar y a liberar durante la respiración celular.

El ciclo hidrológico es crucial para las comunidades terrestres porque continuamente restaura el agua dulce necesaria para la vida terrestre. El agua es un solvente para todos los otros nutrimentos, y ninguno de éstos puede entrar o salir de las células de un organismo a menos que se disuelva en agua. Mientras estudias los ciclos de nutrimentos que siguen, ten en mente que los nutrimentos en el suelo deben disolverse en agua del suelo para que sean absorbidos por las raíces de las plantas o por bacterias. Las hojas de las plantas sólo pueden absorber dióxido de carbono gaseoso después de disolverse en una pequeña capa de agua que recubre las células dentro de la hoja. El ciclo hidrológico no depende de los organismos terrestres, pero ellos desaparecerían rápidamente sin dicho ciclo.

El ciclo del carbono tiene sus principales depósitos en la atmósfera y los océanos

Las cadenas de átomos de carbono forman el armazón de todas las moléculas orgánicas, los bloques constructores de la vida. El **ciclo del carbono** (FIGURA 28-8) describe el movimiento del carbono desde sus principales depósitos a corto plazo en la atmósfera y los océanos, a través de los productores y hacia los cuerpos de los consumidores y detritófagos, y luego de vuelta nuevamente a sus depósitos. El carbono entra a la comunidad viviente cuando los productores capturan dióxido de carbono (CO_2) durante la fotosíntesis. En tierra, los organismos fotosintéticos adquieren CO_2 de la atmósfera, donde representa 0.038% de todos los gases atmosféricos. Los productores acuáticos como el fitoplancton obtienen el CO_2 (que necesitan para la fotosíntesis) del agua, donde está disuelto.

Los productores regresan parte del CO_2 a la atmósfera o agua durante la respiración celular, e incorporan el resto en sus cuerpos. La quema de bosques regresa dióxido de carbono desde estos productores de vuelta a la atmósfera. Cuando los consumidores primarios comen productores, adquieren el carbono almacenado en los tejidos de los productores. Como ocurre con los productores, dichos herbívoros y los organismos en los niveles tróficos superiores que los consumen liberan CO_2 durante



▲ FIGURA 28-8 El ciclo del carbono

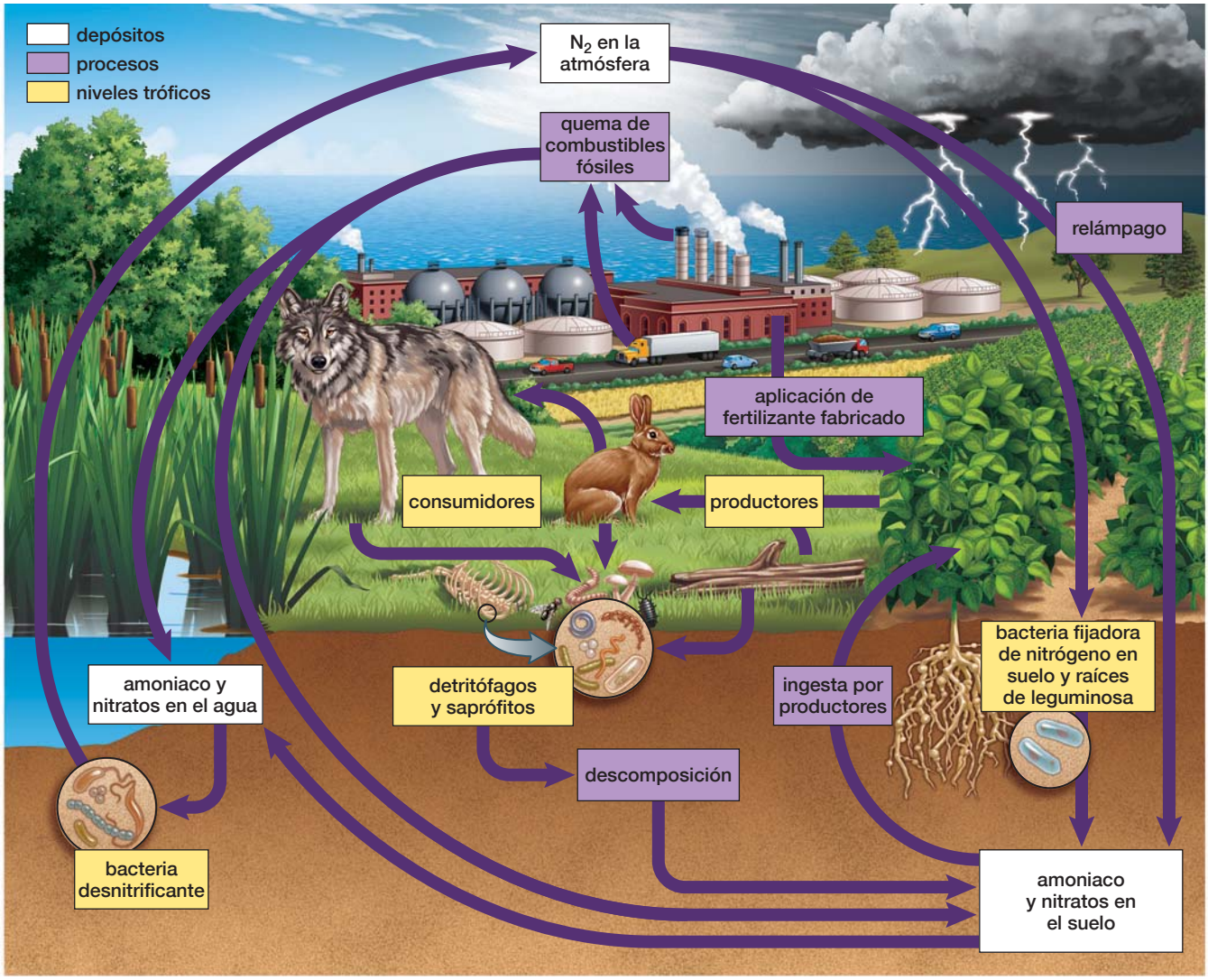
la respiración, excretan compuestos de carbono en sus heces y almacenan el resto en sus tejidos. Todos los seres vivientes eventualmente mueren, y sus cuerpos se descomponen con ayuda de los detritófagos y los saprófitos. La respiración celular por parte de estos organismos regresa CO_2 a la atmósfera y a los océanos. El CO_2 pasa libremente entre estos dos grandes depósitos (*véase* la figura 28-8). Los procesos complementarios de ingesta por fotosíntesis y liberación por respiración celular continuamente transfieren carbono desde las porciones abióticas hacia las bióticas de un ecosistema y de vuelta.

Sin embargo, parte del carbono se recicla de una manera mucho más lenta. Gran parte del carbono de la Tierra está ligado en la piedra caliza, que se forma con carbonato de calcio ($CaCO_3$) depositado en el lecho marino en las conchas de fitoplancton prehistórico. Pero, dado que el movimiento del carbono —desde esta fuente hasta la atmósfera y de vuelta— requiere millones de años, este proceso extremadamente largo tiene muy poca aportación para el carbono en circulación que sostiene los ecosistemas. Otro depósito a largo plazo de carbono está en los **combustibles fósiles**, que incluyen carbón, petróleo y gas natural. Estas sustancias se produjeron a través de millones de años a partir de restos de organismos prehistóricos enterrados profundo en el subsuelo y sujetos a elevadas temperaturas y presiones. Además del carbono, la energía de la luz solar prehistórica (que fue capturada por organismos fotosintéticos) está atrapada en dichos depósitos. Cuando los seres humanos queman combustibles fósiles para usar esta energía almacenada, se libera CO_2 en la atmósfera, con consecuencias potencialmente severas, como se describe más adelante en este capítulo.

BioFlix™ The Carbon Cycle (disponible en inglés)

El ciclo del nitrógeno tiene su principal depósito en la atmósfera

El nitrógeno es un componente crucial de aminoácidos, proteínas, muchas vitaminas, nucleótidos (como el ATP) y ácidos nucleicos (como el ADN). El **ciclo del nitrógeno** (FIGURA 28-9) descri-



▲ **FIGURA 28-9 El ciclo del nitrógeno**

PREGUNTA ¿Qué incentivos hacen que los seres humanos capturen nitrógeno del aire y lo bombeen en el ciclo del nitrógeno? ¿Cuáles son algunas consecuencias del acrecentamiento del ciclo del nitrógeno provocado por los seres humanos?

be el proceso por el cual el nitrógeno se mueve desde su depósito principal, el gas nitrógeno en la atmósfera, hacia los depósitos de amoniaco y nitrato en el suelo y el agua, a través de los productores y hacia los consumidores y detritófagos, para regresar de nuevo hacia sus depósitos.

La atmósfera contiene alrededor de 78% de gas nitrógeno (N_2), pero entre todas las formas de vida, sólo algunos tipos de bacterias son capaces de convertir N_2 en una forma útil para las plantas y otros productores. Estos microorganismos proporcionan el mayor conducto natural entre el depósito atmosférico y las comunidades ecológicas. En un proceso llamado **fijación de nitrógeno**, las bacterias que fijan nitrógeno en el suelo y el agua descomponen los enlaces en el N_2 y lo combinan con átomos de hidrógeno para formar amoniaco (NH_3). Algunas bacterias que fijan nitrógeno entraron en una asociación simbiótica con las plantas, de tal manera que las bacterias viven en tubérculos especiales en las raíces (*véase* la figura 19-9). Dichas plantas, llamadas **leguminosas** (que incluyen alfalfa, soya, trébol y guisantes), se siembran extensamente en las granjas, en parte porque liberan el amoniaco en exceso producido por las bacterias, y fertilizan el suelo. Otras bacterias en el suelo y el agua convierten este amoniaco en nitrato (NO_3^-), que también pueden usar los productores. Los nitratos también se producen durante tormentas eléctricas, cuando la energía de los relámpagos combina los gases nitrógeno y oxígeno para formar compuestos de óxido de nitrógeno, que se disuelve en la lluvia. Cuando la lluvia cae, enriquece el suelo y el agua con este importante nutrimento.

Los detritófagos y los saprófitos también tienen un papel en el ciclo del nitrógeno, y producen amoniaco a partir de los compuestos que contienen nitrógeno de los cuerpos muertos y desechos. Los productores absorben el amoniaco y el nitrato y los incorporan en varias moléculas biológicas. Éstas se transmiten a niveles tróficos sucesivamente más altos conforme los consumidores primarios comen a los productores y ellos mismos son comidos. En cada nivel trófico, los cuerpos y desechos se descomponen por la actuación de los saprófitos, lo que libera el amoniaco de vuelta al depósito en el suelo y el agua. El ciclo del nitrógeno se completa mediante **bacterias desnitrificantes**. Dichas residentes del suelo húmedo, pantanos y estuarios descomponen el nitrato y liberan gas nitrógeno de vuelta a la atmósfera (*véase* la figura 28-9).

Las fábricas de fertilizantes usan energía de combustibles fósiles y N_2 de la atmósfera para sintetizar amoniaco, nitrato y urea (un compuesto nitrogenado orgánico que también se encuentra en la orina). La quema de combustibles fósiles combina N_2 y O_2 atmosféricos, lo que genera óxidos de nitrógeno que forman nitratos. Los compuestos de nitrógeno introducidos en los ecosistemas por los campos agrícolas que se fertilizan y por la quema de combustibles fósiles ahora dominan el ciclo del nitrógeno, lo que crea serias preocupaciones ambientales, como se discute más adelante en este capítulo.

El ciclo del fósforo tiene su principal depósito en las rocas

El **ciclo del fósforo** (FIGURA 28-10) describe el proceso mediante el cual el fósforo se mueve desde su depósito principal, la roca rica en fosfato, hacia los depósitos de fosfato en el suelo y el agua, a través de los productores y hacia los consumidores y detritófagos, y luego de vuelta a sus depósitos. El fósforo se encuentra en las moléculas biológicas que incluyen nucleótidos (como el ATP), ácidos nucleicos (como el ADN) y los fosfolípidos de las membranas celulares. También forma un componente principal de los dientes y huesos de los vertebrados.

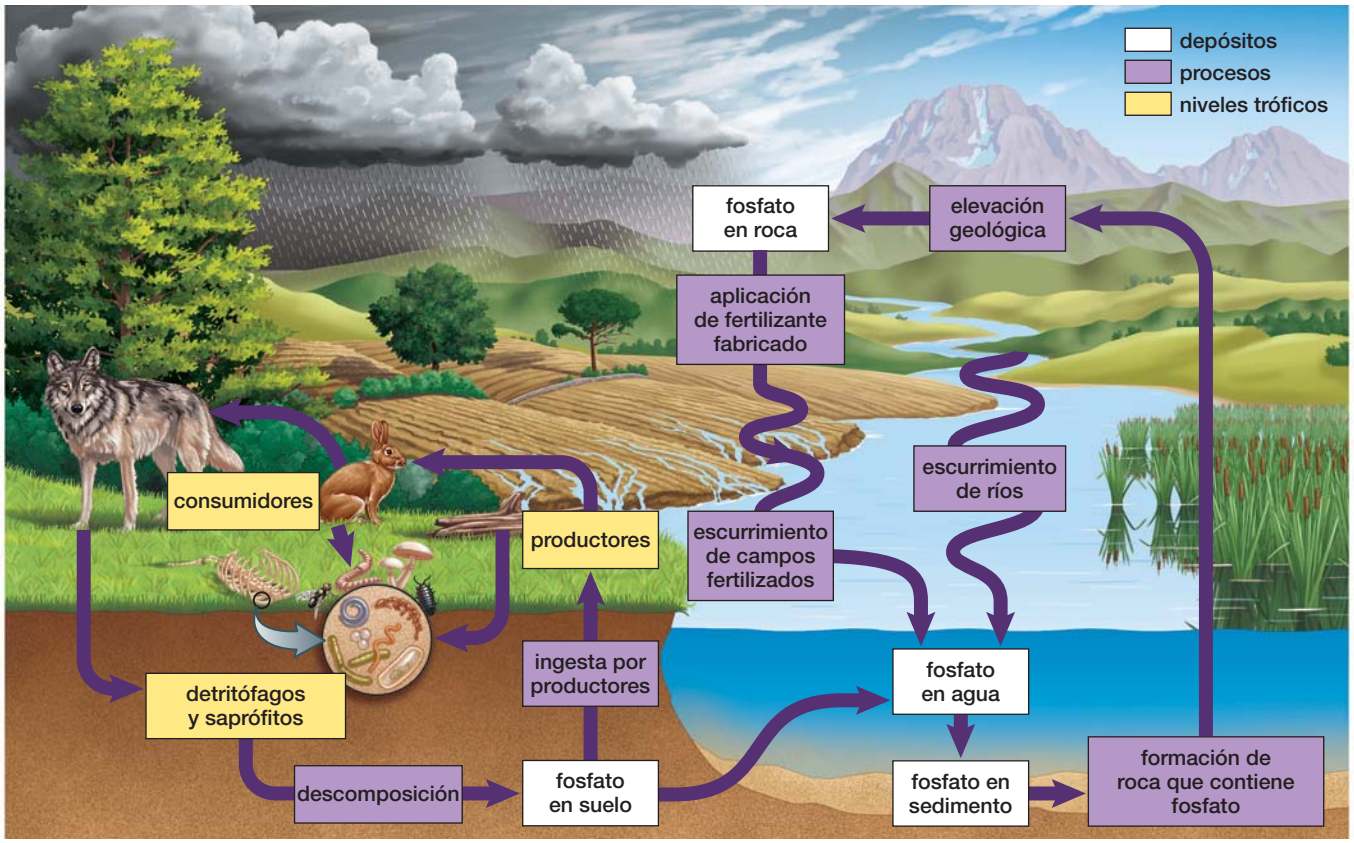
En contraste con el carbono y el nitrógeno, el fósforo no tiene un depósito atmosférico. A lo largo de su ciclo, el fósforo permanece enlazado al oxígeno en la forma de fosfato (PO_4^{3-}). A medida que las rocas ricas en fosfato se exponen mediante procesos geológicos, parte del fosfato se disuelve por la lluvia y el agua que fluye, lo que lo lleva al suelo, los lagos y el océano, y forma los depósitos de fósforo que están directamente disponibles para las comunidades ecológicas. El fosfato disuelto se absorbe con facilidad por los productores, que lo incorporan en moléculas biológicas que contienen fosfato. A partir de estos productores, el fósforo se transmite a través de las redes tróficas; en cada nivel, el fosfato en exceso se expulsa. Al final, los detritófagos y saprófitos regresan el fosfato al suelo y al agua, donde entonces lo pueden reabsorber los productores o puede regresar al sedimento oceánico y eventualmente volver a formarse en roca.

Parte del fosfato disuelto en agua dulce se transporta hacia los océanos. Aunque gran parte de este fosfato termina en sedimentos marinos, cierta cantidad es absorbida por los productores marinos y eventualmente se incorpora en los cuerpos de invertebrados y peces. Algunos de éstos, a su vez, los consumen las aves marinas, que excretan grandes cantidades de fósforo de vuelta a la tierra. En una época, el excremento de las aves marinas (llamado "guano") depositado a lo largo de la costa occidental de América del Sur se recolectaba y constituía una fuente importante de fósforo del mundo. Conforme se agotaba este recurso, se minó roca rica en fósforo, principalmente para producir fertilizante. El suelo que se erosiona de los campos fertilizados transporta grandes cantidades de fosfatos hacia lagos, ríos y el océano, donde estimula el crecimiento de los productores. En los lagos, el escurrimiento rico en fósforo desde la tierra puede estimular un crecimiento excesivo de algas y bacterias cuyas interacciones comunitarias naturales son perturbadas.

Estudio de caso continuación

Peces moribundos alimentan un ecosistema

Los cuerpos de los salmones contienen grandes niveles de nitrógeno, y los ecólogos están interesados en cuánto nitrógeno aportan sus cuerpos a las comunidades que rodean sus corrientes de desove. Casi todo el nitrógeno tiene un peso molecular de 14 (^{14}N), pero una pequeña cantidad es un isótopo más pesado (^{15}N). La razón entre estos dos isótopos es diferente en el océano, en el agua dulce y en los ambientes terrestres. Puesto que el salmón obtiene alrededor de 95% de su peso en el océano, su cuerpo tiene la razón de isótopo de nitrógeno de los animales marinos. Los ecólogos pueden medir el nitrógeno en la vegetación alrededor de los torrentes donde el salmón llega a desovar y morir. El porcentaje de nitrógeno que muestra la razón del océano se supone proviene del salmón. Al usar este tipo de análisis, los ecólogos descubrieron que la aportación de los salmones moribundos al nitrógeno de las plantas cerca de sus corrientes de desove puede ser tan alta como 70%.



▲ **FIGURA 28-10** **El ciclo del fósforo**

28.4 ¿QUÉ OCURRE CUANDO LOS SERES HUMANOS DESESTABILIZAN LOS CICLOS DE LOS NUTRIMENTOS?

Muchos de los problemas ambientales que ahora son una plaga para la sociedad moderna se dieron como resultado de la interferencia del ser humano en el funcionamiento de los ecosistemas. Los seres humanos primitivos se sostenían de manera exclusiva por la energía que fluía del Sol, y producían desechos que eran fácilmente incorporados en los ciclos de nutrimentos. A mediados del siglo XIX, caballos, bueyes y mulas transportaban personas, así como sus bienes y tiraban de los arados de los granjeros. La energía empleada por estas "bestias de carga" provenía de la luz solar atrapada por las plantas que dichos animales consumían, y sus desechos se convertían en fertilizantes.

Pero a medida que la población creció y la tecnología aumentó, los seres humanos comenzaron a actuar de manera cada vez más independiente de estos procesos naturales. La Revolución Industrial, que comenzó a mediados del siglo XIX, resultó en un tremendo aumento de la dependencia de la energía almacenada en los combustibles fósiles para calor, iluminación, transportación, industria y agricultura. Al minar y transportar dichos combustibles, los ecosistemas se exponen a varias sustancias que son extrañas y con frecuencia tóxicas para ellos, como los derrames de petróleo en los cuerpos de agua (**FIGURA 28-11**). La dependencia de los combustibles fósiles también perturbó los ciclos de nutrimentos globales de nitrógeno, fósforo, azufre y carbono.

Sobrecargar los ciclos del nitrógeno y del fósforo daña los ecosistemas acuáticos

En los ecosistemas dominados por los seres humanos (como campos de cultivo, jardines y prados suburbanos) el amoniaco, el nitrato y el fosfato son suministrados por fertilizantes químicos para estimular el crecimiento de las plantas. Cada año se producen aproximadamente 150 millones de toneladas de fertilizantes de fosfato a partir de roca de fosfato minada. Una cantidad similar de fertilizante a base de nitrógeno se fabrica usando nitrógeno atmosférico. Éstos se aplican a los campos de cultivo para ayudar a satisfacer las demandas agrícolas de una población creciente.

El agua, impulsada por el ciclo hidrológico, lava la tierra, y disuelve y retira enormes cantidades de fosfato y fertilizantes con

▲ **FIGURA 28-11** **Una sustancia natural fuera de lugar** Un ave empapada en petróleo sobre las costas del Mar Negro después de un derrame de petróleo.

base nitrogenada. Conforme el agua drena hacia lagos, ríos y al final de cuentas al océano, dichos fertilizantes perturban el delicado equilibrio de las redes tróficas al estimular en exceso el crecimiento de fitoplancton. Esto hace que los "auges" de fitoplancton puedan volver el agua razonablemente clara en una sopa verde opaca. A medida que el fitoplancton muere, sus cuerpos se hunden hacia aguas más profundas, proporcionando un festín para los saprófitos. La respiración celular de los saprófitos agota la mayor parte del oxígeno disuelto disponible. Privados de oxígeno, los invertebrados acuáticos y los peces mueren (lo que contribuye al problema) o dejan el área. Un ejemplo dramático ocurre cada año en el Golfo de México fuera de la costa de Louisiana, donde el río Mississippi arroja enormes cantidades de nitratos lavados de los campos agrícolas fertilizados en el Medio Oeste. Cada verano, esto crea una "zona muerta" que cubre de 18,000 a casi 21,000 km^2, donde los niveles de oxígeno son tan bajos que pocos tipos de organismos pueden sobrevivir. A nivel mundial, las zonas muertas aumentan rápidamente tanto en tamaño como en número a medida que se intensifican las actividades agrícolas.

Sobrecargar los ciclos del azufre y del nitrógeno causa deposición ácida

Aunque los procesos naturales (como la actividad de las bacterias fijadoras de nitrógeno y los saprófitos, los incendios, y los relámpagos) producen óxidos de nitrógeno y amoniaco, alrededor de 60% del nitrógeno disponible para los ecosistemas de la Tierra resulta ahora de las actividades de los seres humanos. La quema de combustibles fósiles combina nitrógeno atmosférico con oxígeno, lo que produce la mayoría de las emisiones de óxidos de nitrógeno. Aunque el azufre es liberado como dióxido de azufre (SO_2) por los volcanes, fuentes termales y saprófitos, las actividades industriales de los seres humanos, como la quema de combustibles fósiles que contienen azufre, representa cerca de 75% de todas las emisiones mundiales de dióxido de azufre. La producción excesiva de óxidos de nitrógeno y dióxido de azufre se identificó a finales de la década de 1960 como la causa de una creciente amenaza ambiental: la "lluvia ácida", llamada con mayor rigor **deposición ácida**.

Cuando se combinan con vapor de agua en la atmósfera, los óxidos de nitrógeno y el dióxido de azufre se convierten en ácido nítrico y ácido sulfúrico, respectivamente. Días después, y con frecuencia a cientos de kilómetros de la fuente, dichos ácidos caen a la Tierra disueltos en el agua de lluvia. La deposición ácida daña los bosques, puede matar la vida en los lagos y desintegrar edificios y estatuas (**FIGURA 28-12**). En Estados Unidos, las regiones noreste, la región media del Atlántico, medio oeste y regiones occidentales y el estado de Florida son las más vulnerables, porque las rocas y suelos que predominan en dichas áreas tienen poca capacidad para neutralizar ácidos.

La deposición ácida daña la vida en los lagos y bosques

En las montañas Adirondack del estado de Nueva York, a favor del viento desde las plantas eléctricas que queman carbón y la industria en el medio oeste, la lluvia ácida ha vuelto a muchos lagos y estanques demasiado ácidos para sostener a los peces y las redes tróficas que los sustentan. La deposición ácida aumenta la exposición de los organismos a metales tóxicos (como aluminio, mercurio, plomo y cadmio), los cuales son mucho más solubles en agua ácida que en agua de pH neutro. El aluminio disuelto de la roca puede inhibir el crecimiento vegetal y matar peces.

▲ **FIGURA 28-12 La deposición ácida es corrosiva** Esta estatua se esculpió en piedra caliza y se ha erosionado severamente por deposición ácida.

En la tierra, la lluvia ácida remueve nutrimentos vegetales esenciales como calcio, magnesio y potasio. También puede matar microorganismos saprófitos, lo que evita el regreso de nutrimentos al suelo. Las plantas en suelo ácido se vuelven débiles y más vulnerables a infecciones y ataques de insectos. Desde 1965, los científicos han atestiguado la muerte de casi la mitad de las píceas rojas y hayas, y un tercio de los arces en las montañas Green de Vermont. La nieve, la lluvia y la niebla densa que por lo general cubren dichas cumbres son enormemente ácidas. Por ejemplo, en una estación de monitoreo en lo alto del monte Mitchell en Carolina del Norte, el pH de la niebla se ha registrado en 2.9 —más ácida que el vinagre— (**FIGURA 28-13**).

Desde 1990, las regulaciones gubernamentales han conseguido reducciones sustanciales en emisiones tanto de dióxido de azufre como de óxidos de nitrógeno de las plantas eléctricas estadounidenses. La calidad del aire ha mejorado y la lluvia se ha vuelto menos ácida. Sin embargo, la liberación total de óxido de nitrógeno sigue siendo elevada porque ahora hay más quema de gasolina por parte de los automóviles, lo que libera más óxido de nitrógeno de esta fuente. Los ecosistemas dañados se recuperan lentamente. Los lagos Adirondack han tenido una disminución gradual en cuanto a acidez, aunque la recuperación plena todavía está a décadas de distancia. En el Sureste todavía están en aumento los niveles de acidez de algunos cuerpos de agua fresca. Muchos ecólogos creen que se necesitarán controles mucho más estrictos sobre las emisiones de nitrógeno para evitar mayor deterioro y para permitir la recuperación de los ecosistemas dañados.

Interferir en el ciclo del carbono contribuye al calentamiento global

Bajo las calurosas condiciones húmedas del periodo carbonífero, que inició hace 345 millones de años y concluyó hace 280 millones de años, enormes cantidades de carbono se desviaron del ciclo del carbono. Cuando los cuerpos de los organismos prehistóricos quedaron enterrados en sedimentos, y escaparon de la descomposición. Con el tiempo, el calor y la presión convirtieron sus cuerpos (que contenían energía almacenada de la luz solar) en combustibles fósiles como carbón, petróleo y gas natural. Sin embargo, desde mediados del siglo XIX, la humanidad depende cada vez más

▲ **FIGURA 28-13 La deposición ácida puede destruir bosques** La lluvia ácida y la neblina ácida destruyeron este bosque.

de la energía liberada por la quema de dichos combustibles. Un investigador estima que un tanque de gasolina de un automóvil común contiene los restos transformados de 100 toneladas de vida prehistórica, principalmente fitoplancton microscópico. Al quemar combustibles fósiles en las plantas eléctricas, fábricas y automóviles, se cosecha la energía de la luz solar prehistórica y se libera CO_2 a la atmósfera. La quema de combustibles fósiles representa de 80 a 85% del CO_2 agregado a la atmósfera cada año.

Una segunda fuente de CO_2 atmosférico agregado es la **deforestación**, que destruye decenas de millones de hectáreas de bosque al año y representa alrededor de 15% de las emisiones de CO_2. La deforestación ocurre principalmente en los trópicos, donde la pluviselva se está convirtiendo de manera vertiginosa en tierra agrícola para alimentar a las crecientes poblaciones y suministrar la demanda mundial de biocombustibles, como etanol y biodiésel. El carbono almacenado en los árboles masivos en dichas selvas regresa a la atmósfera cuando se cortan y queman.

De manera colectiva, se estima que las actividades de los seres humanos liberan más de 10 mil millones de toneladas de carbono (en forma de CO_2) en la atmósfera cada año, una cantidad que aumenta conforme la población humana crece y los países menos desarrollados aumentan sus estándares de vida. Aproximadamente la mitad de este carbono lo absorben los océanos, las plantas y el suelo, mientras el resto permanece en la atmósfera. Como resultado, desde 1850 (cuando las personas comenzaron a quemar grandes cantidades de combustibles fósiles durante la Revolución Industrial) el contenido de CO_2 de la atmósfera ha aumentado casi 37% [de 280 partes por millón (ppm) a 383 ppm] y crece en alrededor de dos ppm al año (*véase* la figura 28-15b). Con base en un análisis de burbujas de gas atrapadas en hielo antártico antiguo, el contenido de CO_2 atmosférico ahora es aproximadamente 30% más alto que en cualquier época durante los pasados 650 mil años.

¿Te has preguntado...

cuál es tu huella de carbono?

Cada persona impacta a la Tierra a través de sus decisiones personales y las elecciones que realiza. Una "huella de carbono" es una medida del impacto que las actividades de los seres humanos tienen sobre el clima, con base en la cantidad de gases de efecto invernadero que emiten.

La huella de carbono proporciona una percepción de los impactos individuales. Por ejemplo, cada litro de gasolina quemado libera cerca de 3 kg de CO_2 al aire. De este modo, si tu automóvil obtiene 10 kilómetros por litro, entonces cada kilómetro que conduzcas agregarás alrededor de 300 g de CO_2 a la atmósfera.

Los sitios Web de la U.S. Environmental Protection Agency (Agencia de Protección Ambiental de Estados Unidos), así como los de varias organizaciones ambientales, proporcionan calculadoras de emisiones domésticas que te permiten estimar tu huella de carbono, y brindan consejo acerca de cómo puedes reducirla. Para comenzar, sólo escribe "huella de carbono" en tu navegador de Internet.

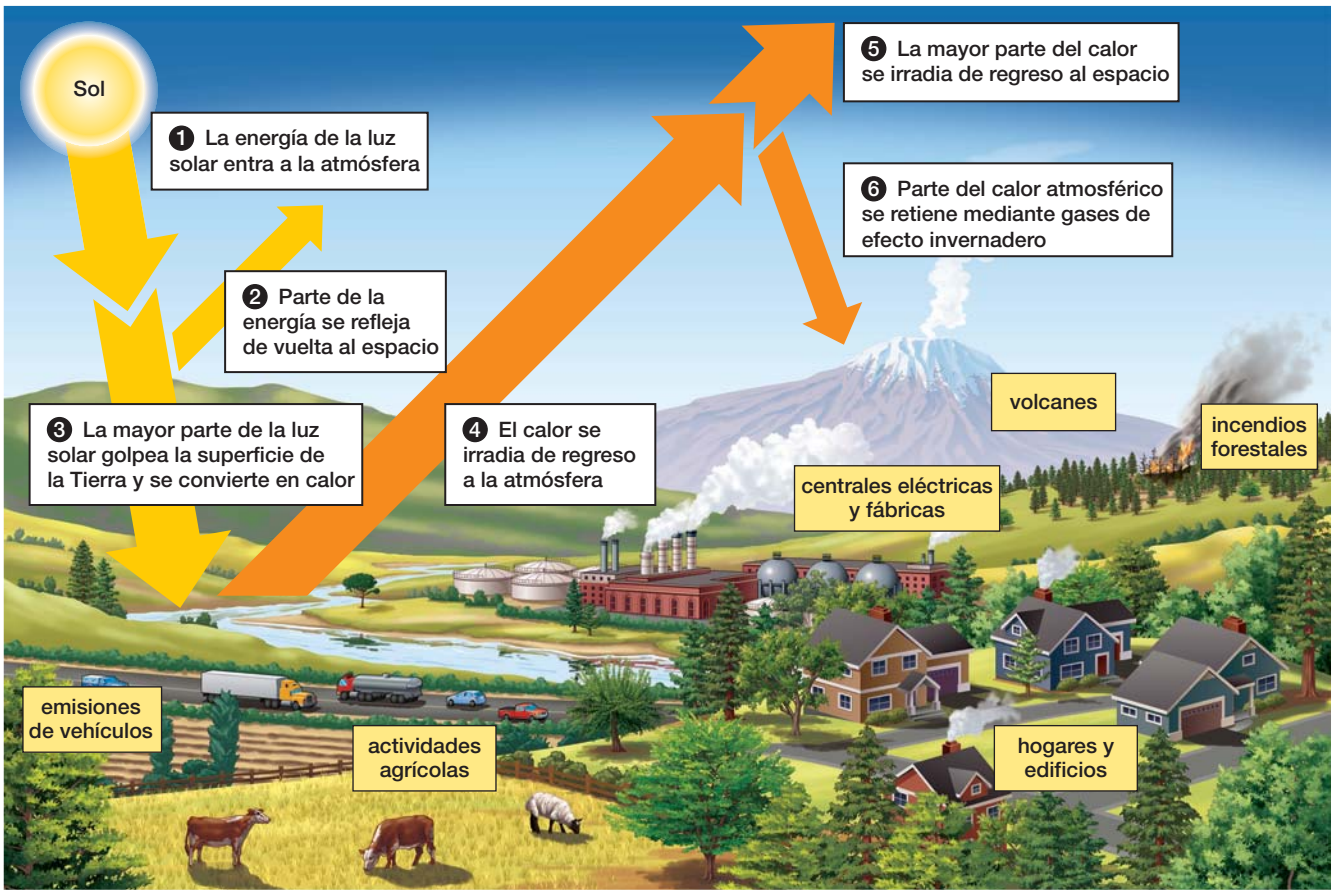
El dióxido de carbono y otros gases de efecto invernadero atrapan el calor en la atmósfera

El destino de la luz solar que entra a la atmósfera de la Tierra se muestra en la **FIGURA 28-14**. Parte de la energía proveniente de la luz solar se refleja de vuelta al espacio, y rebota en el vapor de agua en las nubes y en otras partículas en el aire (**FIGURA 28-14** ❷). Sin embargo, la mayor parte de la luz solar llega a la Tierra y se convierte en calor (**FIGURA 28-14** ❸) que luego se irradia de vuelta al espacio (**FIGURA 28-14** ❹). Aunque la mayoría del calor se libera al espacio (**FIGURA 28-14** ❺), el dióxido de carbono y muchos otros **gases de efecto invernadero** atrapan parte de este calor en la atmósfera (**FIGURA 28-14** ❻). Éste es un proceso natural llamado **efecto invernadero**, que mantiene a la atmósfera relativamente caliente y permite la vida sobre la Tierra como se le conoce.

Sin embargo, un gran y creciente cuerpo de evidencia indica que las actividades de los seres humanos amplificaron el efecto invernadero natural, lo que produjo un fenómeno llamado **calentamiento global**. Para que la temperatura de la Tierra permanezca constante, la energía total que entra y sale de la atmósfera de la Tierra debe ser igual. Conforme se elevan los niveles de gas de efecto invernadero, se retiene más calor del que se irradia de vuelta al espacio, lo que hace que la Tierra se caliente. Aunque el CO_2 representa la mayor parte de las emisiones humanas de gases de efecto invernadero, otros importantes gases de efecto invernadero incluyen metano (CH_4), liberado por actividades agrícolas, vertederos y minas de carbón, y óxido nitroso (N_2O), liberado por actividades agrícolas y quema de combustibles fósiles.

El aumento en la temperatura global tiene un aumento paralelo en el dióxido de carbono atmosférico

La década de 1998 a 2008 fue la más caliente jamás registrada. Los datos de temperatura superficial global se registraron desde miles de estaciones meteorológicas alrededor del mundo y desde satélites que miden las temperaturas superficiales oceánicas. Los datos de CO_2 atmosférico se recolectan del aire que usualmente ha viajado cientos de kilómetros antes de llegar al sitio de muestreo cerca de la cumbre árida del Mauna Loa, una montaña en Hawai, donde diariamente se toman numerosas mediciones. Elaborados procedimientos estadísticos se usan para eliminar las lecturas que muestran gran variabilidad durante un lapso corto, lo que indica que fueron influidas por fuentes cercanas de CO_2. Los registros de temperatura históricos y recientes revelaron un aumento en la temperatura global (**FIGURA 28-15a**) que se presenta en paralelo con el aumento medido en CO_2 atmosférico (**FIGURA 28-15b**).


Sol
1 La energía de la luz solar entra a la atmósfera
2 Parte de la energía se refleja de vuelta al espacio
3 La mayor parte de la luz solar golpea la superficie de la Tierra y se convierte en calor
4 El calor se irradia de regreso a la atmósfera
5 La mayor parte del calor se irradia de regreso al espacio
6 Parte del calor atmosférico se retiene mediante gases de efecto invernadero
volcanes
incendios forestales
centrales eléctricas y fábricas
emisiones de vehículos
actividades agrícolas
hogares y edificios

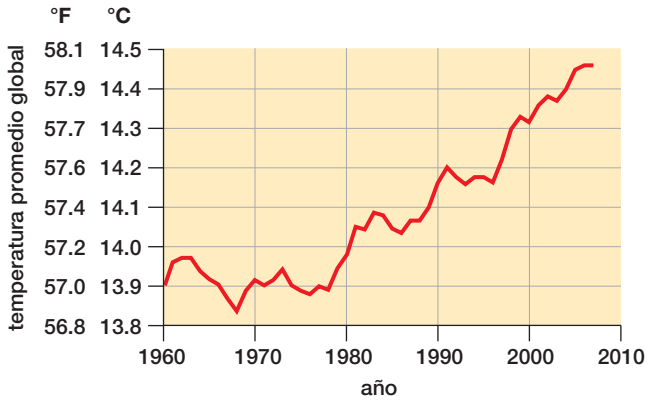
▲ **FIGURA 28-14 Gases de efecto invernadero y calentamiento global** La luz solar entrante calienta la superficie de la Tierra y se irradia de regreso a la atmósfera. Los gases de efecto invernadero, liberados por procesos naturales y aumentados sustancialmente por actividades de los seres humanos (rectángulos amarillos), absorben cantidades crecientes de este calor, lo que eleva la temperatura global.

Cualquier científico dirá que las correlaciones entre eventos no prueban que un evento causó el otro. Sin embargo, la evidencia de que las actividades de los seres humanos impulsan el calentamiento global es tan convincente que la abrumadora mayoría de los científicos acepta esta hipótesis y está convencida de que se necesitan medidas urgentes para frenar el proceso. El The Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC, Panel Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático), es un consorcio que involucra a cientos de científicos, así como a otros expertos de 130 naciones diferentes. En su reporte de 2007, el IPCC predijo que incluso bajo el mejor escenario, en el que se haga un esfuerzo mundial concertado para reducir las emisiones de gases de efecto invernadero, la temperatura global promedio se elevará al menos 1.8 °C hacia el año 2100; un escenario de alto nivel de emisiones proyecta un aumento de 4.0 °C (**FIGURA 28-16**). Pequeños cambios en la temperatura global pueden tener impactos enormes. Por ejemplo, las temperaturas promedio durante el pico de la última Era de Hielo (hace 20 mil años) sólo estuvieron más o menos 5 °C más abajo que en la actualidad.

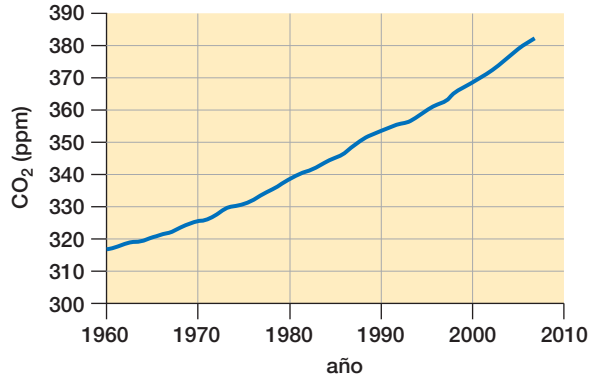
El calentamiento global tendrá graves consecuencias

Como sentenció sarcásticamente el geoquímico James White, de la University of Colorado (Universidad de Colorado): "Si la Tierra tuviera un manual de operación, el capítulo acerca de clima podría comenzar con la advertencia de que: 'el sistema se ajustó desde la fábrica para óptima comodidad, de modo que no hay que tocar los controles.'" Acaso los efectos más visibles del calentamiento global están en el derretimiento de los glaciares a lo largo del mundo (**FIGURA 28-17**). Por ejemplo, cada año, alrededor de 1.6 millones de personas se reúnen en el Glacier National Park, en Montana, llamado así por su espectacular abundancia de glaciares. De los cerca de 150 glaciares que daban garbo a sus laderas en 1850, actualmente quedan menos de 30.

Se predicen más extremos en el clima y es posible que ya estén ocurriendo Muchos climatólogos líderes ven evidencia de que el calentamiento global ya está afectando el clima. Los científicos en el Center for Atmospheric Research (Centro Nacional de Investigación Atmosférica) concluyeron que el calentamiento global aumentó las temperaturas de la superficie oceánica más allá del rango de las fluctuaciones normales, lo que contribuye, desde mediados de la década de 1960, a un aumento en huracanes severos que generan una velocidad del viento mayor, así como más lluvias. A medida que el mundo se calienta, los expertos predicen un aumento en las olas de calor. Algunas regiones del mundo experimentarán más inundaciones, mientras que en otras áreas es probable que las sequías duren más tiempo y sean más intensas. Desde la década de 1970, el área de la Tierra impactada por sequía severa se ha duplicado como resultado del aumento de las temperaturas y de las disminuciones locales de lluvias. La perturbación agrícola



(a) Cambio de la temperatura desde 1960

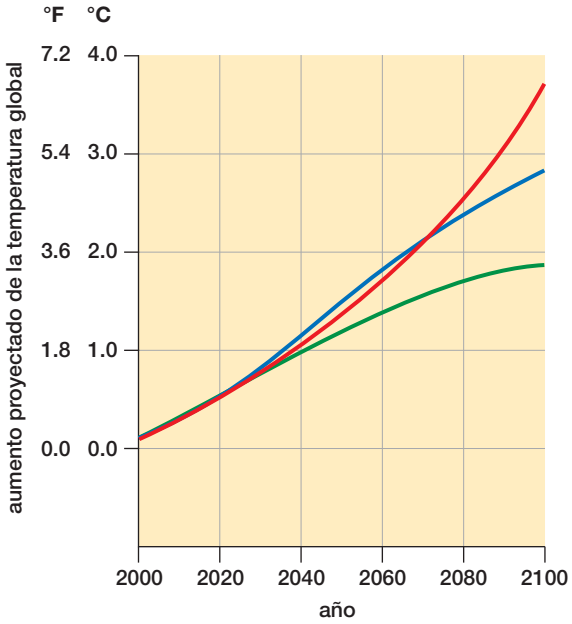


(b) Cambio del CO_2 atmosférico desde 1960

▲ FIGURA 28-15 El calentamiento global es paralelo al aumento de CO_2 atmosférico (a) Temperaturas superficiales globales. Puesto que la temperatura global varía considerablemente de un año al otro, esta curva de temperatura muestra tendencias al promediar cada año sucesivo con los cuatro años que lo anteceden. **(b)** Concentraciones anuales promedio de CO_2 en partes por millón. Estas mediciones se registraron a 3,400 metros sobre el nivel del mar, cerca de la cima del Mauna Loa, Hawai. Datos tomados de la National Oceanographic and Atmospheric Administration (NOAA, Administración Nacional Oceanográfica y Atmosférica).

resultante de tales extremos en el clima podría ser desastrosa para las naciones que ya padecen de una producción insuficiente de alimento.

Las interacciones comunitarias pueden perturbarse El rápido aumento predicho en la temperatura global superará la tasa a la que la selección natural puede permitir la adaptación de la mayoría de los organismos. El impacto del calentamiento global sobre los bosques podría ser profundo. Conforme el mundo se calienta, cambiarán las distribuciones de árboles con base en su tolerancia al calor. Por ejemplo, los arces pueden desaparecer de los bosques estadounidenses del noreste, mientras que algunos bosques del sureste podrían ser sustituidos por pastizales. El calentamiento contribuye a la destrucción masiva de árboles perennifolios en el occidente de Estados Unidos y Canadá por el escarabajo de



▲ FIGURA 28-16 Intervalo proyectado de aumento de temperatura Las proyecciones IPCC para el siglo XXI se basan en tres diferentes escenarios de emisiones de gases de efecto invernadero. Las líneas de datos roja, azul y verde son proyecciones con base en el crecimiento alto, moderado y sustancialmente reducido de emisiones de gases de efecto invernadero, respectivamente. Incluso bajo las suposiciones más optimistas, se predice un aumento continuo en el calentamiento global. El cambio de temperatura global se expresa en relación con una línea de referencia de cero grados de cambio. La línea de referencia es la temperatura promedio de 1980 a 1990. Datos tomados de IPCC, 2007, *Fourth assessment report: Summary for policymakers.*

(a) Glaciar Carroll, 1904

(b) Glaciar Carroll, 2004

▶ FIGURA 28-17 Los glaciares se derriten Fotografías tomadas desde el mismo ángulo en **(a)** 1904 y **(b)** 2004 documentan el repliegue del glaciar Carroll en Glacier Bay, Alaska.

corteza de pino, que se beneficia de inviernos más cálidos y temporadas reproductivas más largas (*véanse* las páginas 591 y 592). Es probable que los arrecifes de coral sufran, además de la perturbación que ya presentan debido a las actividades de los seres humanos, un daño aún mayor por aguas más calientes, que alejan a las algas simbióticas que les proporcionan energía a partir de fotosíntesis. Además, a medida que los océanos absorban más CO_2, sus aguas se volverán más ácidas. Puesto que el ácido disuelve la piedra caliza, esto hace más difícil que los corales formen sus esqueletos de piedra caliza.

La primavera llega más temprano en Europa y en el noreste de Estados Unidos. El periodo de temporada de cultivo en Europa aumentó en más de 10 días durante las tres décadas pasadas. En el hemisferio norte, animales tan diversos como mariposas, aves y ballenas han desplazado sus áreas de distribución hacia el Norte. El peso acumulado de los datos de diversas fuentes a nivel mundial constituye un fuerte indicio de que ya han comenzado los cambios biológicos relacionados con el calentamiento. También se prevé el aumento del dominio de organismos portadores de enfermedades tropicales, como los mosquitos transmisores del paludismo, con consecuencias negativas para la salud humana. La vida silvestre ártica y antártica (desde osos polares hasta pingüinos) está entre la más duramente golpeada, como se describe en la sección "Guardián de la Tierra: Los polos en peligro".

Guardián de la Tierra

Los polos en peligro

En ninguna otra parte los efectos del calentamiento global son más visibles que en los extremos alejados de la Tierra, donde están los únicos ecosistemas del planeta dominados por hielo. La península Antártica en el hemisferio sur es particularmente vulnerable al calentamiento global porque su temperatura promedio todo el año oscila cerca del punto de congelación. Conforme las temperaturas globales se elevaron, las temperaturas en la península aumentaron a un ritmo más rápido que el promedio global, y el flujo de hielo glacial hacia el mar se aceleró. Enormes extensiones de plataformas de hielo flotante se han desintegrado, con consecuencias a largo plazo. El hielo marino crea condiciones que favorecen el crecimiento abundante de fitoplancton y algas, que proporcionan alimento para el krill larvario (zooplancton parecido al camarón que es una especie clave en la comunidad antártica). El krill comprende una gran porción de la dieta de focas, pingüinos y muchas especies de ballenas. Los investigadores están preocupados de que el impacto de la pérdida de krill pueda repercutir a lo largo de la red trófica antártica, y dañar a todos los demás organismos que se alimentan de él.

En el hemisferio norte, la cubierta de hielo de Groenlandia se derrite a tasas récord, y las temperaturas árticas se han elevado el doble de rápido que la temperatura promedio global durante los últimos 50 años. Durante el siglo XXI, la pérdida de hielo marino durante los veranos árticos ha batido repetidamente los récords, y la cubierta de hielo veraniego total ha disminuido cerca de 30% durante los últimos 30 años. Esta pérdida representa malas noticias para los osos polares y otros mamíferos marinos que dependen de los témpanos de hielo, que les sirven como guarderías para sus crías y como andamiaje para la caza de peces o focas. Conforme el hielo de verano disminuye, las poblaciones de morsas y de osos polares se mueven hacia tierra en números impresionantes para dar a luz, y la pérdida de plataformas de hielo reduce la extensión del océano donde dichos depredadores pueden cazar. En 2008, debido a la disminución en su número y a la proyectada pérdida continua de su hábitat, el oso polar se agregó a la lista de especies amenazadas, la primera en citarse principalmente como resultado del calentamiento global. La pérdida completa de hielo marino ocurrirá dentro del siguiente siglo como predicen los modelos climatológicos, provocando la extinción de los osos polares en la naturaleza (**FIGURA E28-2**).

El descongelamiento de las regiones del norte del planeta y el derretimiento del hielo marino son causa de particular preocupación porque ambas situaciones generan circuitos de retroalimentación positiva que aceleran aún más el calentamiento global. Extensas áreas de suelo congelado llamado *permafrost* (permahielo) yacen bajo Siberia y Alaska. Estos suelos almacenan enormes depósitos de materia orgánica de plantas y animales prehistóricos, que no se han descompuesto porque los organismos saprófitos son inhibidos por el frío. De forma fatídica, algunas de estas regiones ahora se descongelan por primera vez desde la última era de hielo que terminó hace más de 10 mil años. En Siberia, por ejemplo, una región de suelo de turba congelada más grande que Texas y Oklahoma juntos se descongela, lo que crea pantanos gigantescos que podrían liberar enormes cantidades de CO_2 y gas metano en tanto las condiciones se vuelven favorables para los saprófitos. Puesto que el metano es aproximadamente 20 veces más efectivo que el dióxido de carbono para atrapar calor atmosférico, esta circunstancia resulta de particular preocupación. En un ejemplo de retroalimentación positiva, los gases de efecto invernadero liberados por el descongelamiento del *permafrost* (permahielo) calentarán aún más la atmósfera, lo que provocará que se descongele todavía más *permafrost*.

El hielo marino refleja de vuelta la mayor parte de la energía solar que lo golpea, pero el agua del océano que se expone cuando el hielo desaparece absorbe la mayoría de la energía solar y la convierte en calor. Esta situación es un segundo ejemplo de retroalimentación positiva, porque el calor absorbido por el agua expuesta calentará aún más la superficie de la Tierra, y hará que más hielo se funda. El hielo fundido también es un acceso abierto a áreas del Océano Ártico y su lecho marino que han sido inaccesibles durante siglos. Esto alimentó un fervor de varios países por reclamar los campos petroleros que se predice yacen bajo el lecho del Océano Ártico. Irónicamente, esto sugiere otro tipo de retroalimentación positiva: la quema de este petróleo acelerará aún más el cambio climático que ahora lo ha hecho accesible.

▲ **FIGURA E28-2 Los osos polares están sobre hielo delgado** El oso polar ahora es una especie amenazada como resultado del calentamiento global.

Estudio de caso otro vistazo

Peces moribundos alimentan un ecosistema

Los profesionales que investigan el regreso del salmón rojo a un río de Alaska atestiguan un acontecimiento sorprendente. Cientos de brillantes cuerpos rojos se retuercen en agua tan poco profunda que apenas los cubre. Una hembra bate su cola y excava una depresión poco profunda en la grava donde libera sus huevos con color de coral; mientras tanto, un macho los baña con esperma. Pero, después de su larga y extenuante migración, estos salmones adultos mueren. Su carne cuelga, sus músculos se carcomen, y el acto final de reproducción vacía lo último de su energía. Pronto, el río estará plagado con cuerpos moribundos, muertos y en descomposición: una abundancia de nutrimentos no disponibles en ningún otro momento del año. Águilas, osos grizzly y gaviotas se reúnen para engullirlos aprovechando esta abundancia momentánea. Las moscas crecen en los cadáveres, y alimentan a arañas, aves y truchas. Los ciclos de reproducción de las poblaciones locales de mink evolucionaron alrededor del evento; las hembras amamantan en la época en la que el salmón les proporciona comida abundante. Los osos llevan los cadáveres al bosque, y con frecuencia sólo consumen una parte de cada pez. Los restos se convierten en alimento de los detritófagos y saprófitos, quienes liberan sus nutrimentos en el suelo donde serán retomados por las plantas y reingresarán a los ciclos de nutrimentos.

Puesto que 95% de la masa del cuerpo del salmón se acumuló mientras vivía en el océano, la migración río arriba del salmón representa una enorme transferencia de nutrimentos en una dirección inusual: corriente arriba. Históricamente, los investigadores estiman que 250 millones de kilogramos de salmón migraban corriente arriba en el noroeste estadounidense cada año, lo que aportaba cientos de miles de kilogramos de nitrógeno y fósforo a la región que rodea el río Columbia. Ahora, debido a factores que incluyen pesca excesiva, retención de ríos, desviación de agua para riego, escurrimientos de la agricultura y contaminación de estuarios (donde muchas especies de salmón pasan una parte significativa de su ciclo de vida), las poblaciones de salmón migratorio en la región disminuyeron en más de 90% el siglo pasado. La red de vida que dependía del poderoso flujo anual de nutrimentos corriente arriba se perturbó.

Considera esto

Algunas poblaciones de salmón se han agotado a tal punto que son consideradas como especies en peligro o amenazadas en la Endangered Species Act (Ley de Especies en Peligro). Algunas personas argumentan que, dado que estos salmones también se crían comercialmente en pescaderías y estanques artificiales, esta protección no debe considerarse para ellos. Mientras tanto, los investigadores que estudian el salmón chinook criado en pescaderías observaron una reducción de 25% en el tamaño promedio de los huevos del pez criado en pescadería sólo a lo largo de cuatro generaciones. Estos huevos producen peces juveniles más pequeños. Con base en esta información, ¿por qué hay un buen motivo para proteger las poblaciones de salmón silvestre?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

28.1 ¿Cómo se mueven la energía y los nutrimentos a lo largo de los ecosistemas?

Los ecosistemas están sostenidos por una continua entrada de energía de la luz solar y el constante reciclado de nutrimentos. La energía entra a la porción biótica de los ecosistemas cuando la aprovechan los organismos fotosintéticos. Los nutrimentos los obtienen los organismos de su ambiente viviente y no viviente y son reciclados dentro y entre ecosistemas.

28.2 ¿Cómo fluye la energía a lo largo de los ecosistemas?

La energía entra a los ecosistemas a través de la fotosíntesis. Los organismos fotosintéticos actúan como conductos de energía y nutrimentos hacia las comunidades biológicas. La energía se transmite hacia arriba a través de niveles tróficos (de alimentación). Los autótrofos son fotosintéticos y se llaman productores, el nivel trófico inferior. Entre los heterótrofos, los herbívoros forman el segundo nivel: consumidores primarios. Los carnívoros actúan como consumidores secundarios cuando cazan herbívoros y como consumidores terciarios o de nivel superior cuando comen a otros carnívoros. Los omnívoros, que consumen tanto plantas como a otros animales, ocupan múltiples niveles tróficos. Las relaciones de alimentación en las que cada nivel trófico es representado por un organismo se llaman cadenas tróficas. En los ecosistemas naturales, las relaciones de alimentación son complejas y se describen como redes tróficas. Los detritófagos y los saprófitos (que digieren tanto cuerpos muertos como desechos) usan y liberan la energía almacenada en dichas sustancias y liberan sus nutrimentos, que entonces reingresan a los ciclos de nutrimentos.

Cuanto más alto sea el nivel trófico en el que se encuentre un organismo, menor será la energía para sostenerlo. En general, sólo alrededor de 10% de la energía capturada por los organismos en un nivel trófico es aprovechada por los cuerpos de los organismos en el siguiente nivel superior. Como resultado, las plantas son más abundantes que los herbívoros, y los herbívoros son más comunes que los carnívoros. El almacenamiento de energía en cada nivel trófico se ilustra en forma gráfica como una pirámide de energía. Esta ineficiencia de transferencia de energía a través de los niveles tróficos conduce a la amplificación biológica, el proceso mediante el cual las sustancias tóxicas se acumulan en concentraciones cada vez más altas en los organismos que ocupan niveles tróficos progresivamente más altos.

28.3 ¿Cómo circulan los nutrimentos dentro y entre ecosistemas?

Un ciclo de nutrimentos muestra el movimiento de un nutrimento particular desde su depósito, por lo general en la porción abiótica (o no viva) del ecosistema, a través de la porción biótica (o viva) del ecosistema, y de regreso a su depósito.

Los océanos son el principal depósito del agua. Durante el ciclo hidrológico, la energía solar evapora agua, que regresa a la Tierra como precipitación. El agua fluye hacia lagos y acuíferos subterráneos, y de ahí los ríos la transportan a los océanos. Una cantidad de agua relativamente pequeña pasa a través de las redes tróficas.

Los principales depósitos de carbono a corto plazo son los océanos y la atmósfera. El carbono entra a los productores a través de la fotosíntesis. A partir de los autótrofos, pasa a través de la red trófica y se libera a la atmósfera como CO_2 durante la respiración celular. Los combustibles fósiles representan un depósito de carbono a largo plazo; su quema cambia el clima de la Tierra.

El principal depósito del nitrógeno es la atmósfera. Las plantas obtienen su nitrógeno a partir de nitratos y amoniaco. El gas nitrógeno es capturado por bacterias fijadoras de nitrógeno, que liberan amoniaco. Otras bacterias convierten el amoniaco en nitratos, que también se pueden producir mediante relámpagos. Procesos industriales fabrican fertilizantes que contienen amoniaco y nitrato. El nitrógeno pasa desde los productores hacia los consumidores y regresa al ambiente mediante excreción y las actividades de los detritófagos y los saprófitos. El gas nitrógeno regresa al aire por las bacterias desnitrificadoras.

El depósito para el fósforo está en las rocas, como fosfato, el cual se disuelve en agua. El fosfato es absorbido por los organismos fotosintéticos y de esta manera se transmite a lo largo de las redes tróficas. Algunos fosfatos se excretan, y el resto regresa al suelo y al agua por medio de los saprófitos. Una parte termina en los océanos, donde se deposita en sedimentos marinos. Los seres humanos minan roca rica en fosfato para producir fertilizantes.

BioFlix™ The Carbon Cycle (disponible en inglés)

28.4 ¿Qué ocurre cuando los seres humanos desestabilizan los ciclos de los nutrimentos?

La perturbación ambiental ocurre cuando las actividades de los seres humanos interfieren con el funcionamiento natural de los ecosistemas. Éstas liberan sustancias tóxicas y producen más nutrimentos de los que los ciclos de nutrimentos pueden procesar de manera eficiente. El uso de enormes cantidades de fertilizantes por las actividades agrícolas perturba muchos ecosistemas acuáticos. El agua rica en nutrimentos que fluye hacia los lagos, los ríos y los océanos provoca un crecimiento excesivo de plantas acuáticas y fitoplancton; su muerte y descomposición posteriores agotan el oxígeno, lo que mata a muchos organismos acuáticos y produce "zonas muertas" en aguas costeras cercanas a la orilla. Al quemar combustibles fósiles, hemos sobrecargado los ciclos naturales para azufre, nitrógeno y carbono. La quema de combustibles fósiles libera dióxido de azufre y óxidos de nitrógeno. En la atmósfera, estas sustancias se convierten en ácido sulfúrico y ácido nítrico, que caen a la Tierra como deposición ácida. La acidificación de muchos lagos de agua fresca en el este de Estados Unidos ha reducido sustancialmente su capacidad para sostener la vida. A grandes alturas, la deposición ácida ha dañado significativamente muchos bosques orientales.

La quema de combustibles fósiles ha aumentado de manera sustancial el dióxido de carbono atmosférico, un gas de efecto invernadero. Este aumento se correlaciona con el incremento en las temperaturas globales, lo que conduce a casi todos los científicos a concluir que el calentamiento global se debe a las actividades de los seres humanos. El calentamiento global es causante del derretimiento de glaciares y témpanos de hielo, e influye en la distribución y en las actividades estacionales de la vida silvestre. Los científicos consideran que el calentamiento global comienza a tener un gran impacto sobre los patrones de precipitación y clima, con resultados impredecibles.

Términos clave

acuífero *540*
amplificación biológica *539*
autótrofo *535*
bacteria desnitrificante *543*
biodegradable *539*
biomasa *538*
cadena trófica *536*
calentamiento global *546*
carnívoro *535*
ciclo biogeoquímico *540*
ciclo de nutrimento *540*
ciclo del carbono *541*
ciclo del fósforo *543*
ciclo del nitrógeno *542*
ciclo hidrológico *540*
combustible fósil *542*
consumidor *535*
consumidor primario *535*
consumidor secundario *535*
consumidor terciario *535*
deforestación *546*
deposición ácida *545*
depósito *540*
detritófago *537*
efecto invernadero *546*
estuario *535*
fijación de nitrógeno *543*
fitoplancton *536*
gases de efecto invernadero *546*
herbívoro *535*
heterótrofo *535*
leguminosa *543*
macronutrimento *540*
micronutrimento *540*
nivel trófico *535*
nutrimento *533*
omnívoro *536*
pirámide de energía *538*
producción primaria neta *535*
productor *535*
red trófica *536*
saprófito *537*
transpiración *541*
zooplancton *536*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Casi toda la vida obtiene su energía a partir de _____, que se captura mediante el proceso de _____. En contraste, _____ se reciclan constantemente durante procesos llamados _____.
2. Los organismos fotosintéticos se llaman ya sea _____ o _____. La energía que ellos almacenan y ponen a disposición de otros organismos se llama _____.
3. Los niveles de alimentación dentro de los ecosistemas también se llaman _____. Una ilustración de estos niveles con un solo organismo en cada nivel se llama _____. Las relaciones de alimentación se describen de manera más precisa como _____.
4. En general, sólo aproximadamente _____ por ciento de la energía disponible en un nivel trófico es capturada por el nivel siguiente. ¿En qué principio físico general se basa este concepto? _____
5. Los organismos fotosintéticos son consumidos por otros organismos que de manera colectiva se llaman _____, o _____. Los organismos en los niveles tróficos superiores se llaman colectivamente _____, o _____. Los animales y protistas que se alimentan de desechos y cuerpos muertos se llaman _____. Los principales tipos de organismos saprófitos son _____ y _____.
6. Durante el ciclo del nitrógeno, el gas nitrógeno es capturado de su depósito atmosférico por _____ en el suelo, y luego regresa a este depósito mediante _____. Las dos formas de nitrógeno que usan las plantas son _____ y _____.
7. Dos depósitos de carbono a plazo relativamente corto son _____ y _____. El carbono en estos depósitos de corto plazo está en forma de _____. Dos depósitos a largo plazo para el carbono son _____ y _____.

Preguntas de repaso

1. ¿Qué hace al flujo de energía a través de los ecosistemas fundamentalmente diferente del flujo de nutrimentos?
2. ¿Qué es un autótrofo? ¿Qué nivel trófico ocupa y cuál es su importancia en los ecosistemas?

3. Define producción primaria neta. ¿Predecirías mayor productividad en un estanque de granja o en un lago alpino? Explica tu respuesta.
4. Menciona los primeros tres niveles tróficos. Entre los consumidores, ¿cuáles son más abundantes? ¿Por qué predecirías que habrá mayor biomasa de plantas que de herbívoros en cualquier ecosistema? Relaciona tu respuesta con la "ley del 10%".
5. ¿Cómo difieren las cadenas y las redes tróficas? ¿Cuál es la representación más precisa de las relaciones tróficas reales en los ecosistemas?
6. Define detritófago y saprófito, y explica su importancia en los ecosistemas.
7. Traza el movimiento del carbono desde uno de sus depósitos, a través de la comunidad biótica, y de vuelta al depósito. ¿Cómo es que las actividades de los seres humanos han alterado el ciclo del carbono y cuáles son las implicaciones de esto para el clima futuro?
8. Explica cómo se obtiene el nitrógeno de la atmósfera en el cuerpo de una planta.
9. Rastrea una molécula de fósforo a partir de una roca rica en fosfato hasta llegar a un carnívoro. ¿Qué hace al ciclo del fósforo fundamentalmente diferente de los ciclos de carbono y nitrógeno?
10. Traza el movimiento de una molécula de agua desde el océano, a través del cuerpo de una planta y de vuelta al océano, y describe todas las etapas y procesos intermedios.

Aplicación de conceptos

1. BioÉtica ¿Qué podría hacer la institución en la que estudias para reducir su contribución al calentamiento global? Sé específico y, si es posible, ofrece alternativas prácticas a lo que se hace actualmente.
2. Define y brinda un ejemplo de amplificación biológica. ¿En qué se caracterizan los materiales que experimentan amplificación biológica? ¿En cuál nivel trófico son peores los problemas y por qué?
3. BioÉtica Discute la aportación del crecimiento poblacional humano a (a) la lluvia ácida y (b) el calentamiento global.
4. Describe qué ocurriría con una población de ciervos si se removieran todos los depredadores y se prohibiera la caza. Incluye efectos sobre la vegetación, así como sobre la población de ciervos en sí. Relaciona tu respuesta con la capacidad de carga que estudiaste en el capítulo 26.

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras actividades (disponibles en inglés).

Diversos ecosistemas de la Tierra

Capítulo 29

Estudio de caso

Aves y granos

¿QUÉ TIENEN EN COMÚN el chocolate y el café? Algunos dirían que ambos son parte necesaria de su vida. En la actualidad, las personas siguen una tradición, establecida desde hace mucho tiempo, de disfrutar estos manjares. El cacao, el producto base para el chocolate, se consume desde al menos el año 1000 a.C., y el café, desde alrededor del 800 d.C. Los habitantes de Estados Unidos consumen un tercio de la producción mundial anual de café, casi 140 mil millones de tazas, y aproximadamente un cuarto de la de cacao, es decir, cerca de 800 mil toneladas.

La cocoa y el café provienen ambos de semillas (granos) de plantas selváticas. El chocolate se produce a partir de los granos del cacao (*Theobroma cacao*) nativo de las tierras bajas de la selva tropical de América del Sur y Central (*theobroma* significa "alimento de los dioses"). El cafeto (*Coffea arabica*) es originario de Etiopía, África (*arabica* significa "de Arabia"). Ahora las plantas de cacao y café se cultivan ampliamente en los trópicos, incluidos América del Sur y Central, África, y el sureste de Asia.

Hasta la década de 1960, la mayoría de las plantas de cacao y café del mundo se cultivaban a la sombra de una variedad de especies de árboles, que les proporcionaban un hábitat multinivel diverso que sostenía al menos 180 especies de aves, muchas de ellas aves canoras migratorias. La vegetación boscosa absorbía agua y protegía al suelo de la erosión. Complejas interacciones comunitarias mantenían bajo control las plagas de los árboles de cacao y los cafetos. La sombra del bosque desalentaba el crecimiento de la hierba, y la rica comunidad de descomponedores y detritívoros (o saprófagos) mantenía los ciclos de nutrimentos que hacían innecesarios los fertilizantes.

Sin embargo, en las décadas de 1960 y 1970 se desarrollaron nuevas variedades de cacao y cafeto que proliferaban a pleno sol y producían más granos. Conforme aumentó la demanda de chocolate y café, las granjas de sombra tradicionales y la selva tropical virgen se destruyeron para dar lugar a monocultivos de cacao y café. En los últimos 30 años, el cambio a cultivos de plantas de cacao y café a pleno sol condujo a la desvastación de áreas significativas de selva tropical, así como al aumento trascendental en el uso de fertilizantes, herbicidas y pesticidas para compensar los servicios que alguna vez proporcionaron las granjas de sombra.

En la década de 1970, los biólogos comenzaron a observar disminuciones significativas en las poblaciones de aves canoras norteamericanas como tordos, oropéndolas, atrapamoscas, tángaras, vireos y reinitas. ¿Por qué desaparecían las aves? ¿Cómo se conectan las aves canoras norteamericanas con las granjas de cacao y café de América del Sur y Central?

▲ Una vaina de cacao madura abierta revela los granos incrustados en una dulce pulpa blanca. Cada vez son más los granjeros sudamericanos que regresan al uso de métodos sustentables tradicionales para el cultivo del cacao.

De un vistazo

Estudio de caso Aves y granos

29.1 ¿Qué factores influyen en el clima de la Tierra?

El Sol determina el clima y el estado del tiempo

Las características físicas de la Tierra también influyen en el clima

Guardián de la Tierra El agujero en la capa de ozono. Una perforación en nuestro escudo protector

29.2 ¿Qué condiciones requiere la vida?

29.3 ¿Cómo se distribuye la vida en la Tierra?

Los biomas terrestres sostienen comunidades vegetales características

Estudio de caso continuación Aves y granos

La precipitación pluvial y la temperatura limitan la vida vegetal de un bioma

29.4 ¿Cómo se distribuye la vida en el agua?

Los ecosistemas de agua dulce incluyen lagos, ríos y humedales

Los ecosistemas marinos cubren gran parte de la Tierra

Estudio de caso continuación Aves y granos

Estudio de caso otro vistazo Aves y granos

29.1 ¿QUÉ FACTORES INFLUYEN EN EL CLIMA DE LA TIERRA?

La distribución de la vida, en particular en los ecosistemas terrestres, es afectada dramáticamente tanto por el clima como por el tiempo. El **tiempo** se refiere a las fluctuaciones a corto plazo en temperatura, humedad, nubosidad, viento y precipitación en una región durante periodos de horas o días. El **clima**, en contraste, se refiere a los patrones de tiempo que prevalecen a lo largo de años o siglos en una región particular. El clima de una región está determinado por la cantidad de luz solar, la de agua y por su intervalo de temperaturas.

El Sol determina el clima y el estado del tiempo

Tanto el clima como el tiempo son impulsados por un gran motor termonuclear: el Sol. La energía solar llega a la Tierra en un intervalo de longitudes de onda que van desde los rayos ultravioleta (UV) cortos de alta energía, pasando por la luz visible, hasta las longitudes de onda infrarrojas que experimentamos como calor (*véase* la figura 7-4). Esta energía solar impulsa el viento, las corrientes marinas y el ciclo del agua global. Sin embargo, antes de llegar a la superficie de la Tierra, la atmósfera modifica la luz solar. Una capa parcialmente rica en ozono (O_3) se encuentra en la estratosfera (capa de la atmósfera que está sobre la troposfera). Esta **capa de ozono** absorbe mucha de la radiación UV de alta energía proveniente del Sol, que puede dañar moléculas biológicas (*véase* la sección "Guardián de la Tierra: El agujero en la capa de ozono. Una perforación en nuestro escudo protector").

Las características físicas de la Tierra también influyen en el clima

Muchos factores físicos influyen el clima. Entre los más importantes están la curvatura de la Tierra y su eje inclinado conforme orbita alrededor del Sol. Estos factores provocan un calentamiento desigual de la superficie y cambios estacionales en la dirección de la luz solar al norte y el sur del ecuador. El calentamiento desigual, en conjunción con la rotación de la Tierra, genera corrientes de aire y oceánicas, que a su vez sufren modificaciones por la presencia de masas de tierra con formas irregulares.

La curvatura y la inclinación de la Tierra influyen el ángulo al que golpea la luz solar

La cantidad de luz solar que llega a una región dada determina las temperaturas anuales promedio; a su vez, esta cantidad de luz solar depende de la latitud a la que nos encontremos. La latitud es una medida de la distancia al norte o al sur desde el ecuador, expresada en grados. El ecuador se define como latitud 0°, y los polos están a una latitud de 90° al norte y al sur. La luz solar incide el ecuador de manera relativamente directa a lo largo de todo el año. No obstante, en distancias más al norte o al sur, incide la superficie de la Tierra de manera menos directa, y dispersa la misma cantidad de luz solar sobre un área más grande que en el ecuador, lo que disminuye su intensidad.

¿Te has preguntado...

qué ocurriría si la Tierra no estuviera inclinada sobre su eje?

Para visualizar la Tierra conforme gira sobre su eje mientras orbita el Sol, imagina pegar una broqueta recta a través de una bola de tenis. La broqueta crea un eje y puedes girar la bola de tenis alrededor de este eje el que, para imitar a la Tierra, se inclinaría 23.5° de la vertical.

No obstante, si la Tierra *no* estuviera inclinada sobre su eje, el eje permanecería perpendicular (en un ángulo de 90°) al plano de su órbita alrededor del Sol. En esta disposición, los días y las noches durarían 12 horas en todas partes y todo el año. Puesto que el ángulo de la luz solar y la duración del día permanecerían invariables conforme la Tierra orbitara al Sol, no habría cambios de temperatura en el transcurso del año y, en consecuencia, tampoco estaciones. Sin embargo, habría diferencias de temperatura en diferentes ubicaciones; las latitudes cerca del ecuador permanecerían uniformemente cálidas, mientras que las temperaturas se volverían cada vez más frías conforme uno viajara alejándose del ecuador hacia el Polo o Norte o Sur.

Guardián de la Tierra

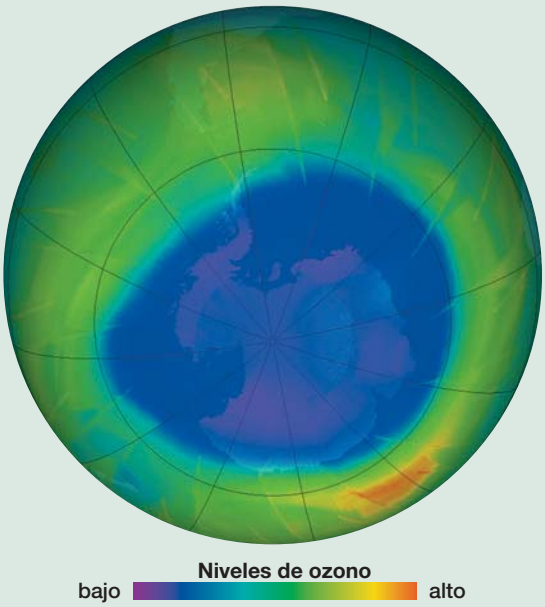
El agujero en la capa de ozono. Una perforación en nuestro escudo protector

Una fracción de la energía radiante producida por el Sol (la radiación ultravioleta, UV) es tan energética que puede dañar moléculas biológicas. El exceso de radiación UV produce quemaduras, así como envejecimiento prematuro y cáncer de piel.

Por fortuna, más de 97% de la radiación UV es filtrada por una capa de la estratosfera enriquecida con ozono, llamada *capa de ozono*, que se extiende aproximadamente desde los 16 hasta los 24 kilómetros sobre la Tierra. La luz ultravioleta al incidir en los gases de ozono y oxígeno causa reacciones que tanto descomponen como regeneran al ozono. En el proceso, la radiación UV se convierte en calor, y el nivel global de ozono permanece razonablemente constante, o al menos lo hacía, hasta que los seres humanos intervinieron.

En 1985, científicos atmosféricos británicos publicaron la alarmante noticia de que los niveles primaverales del ozono estratosférico sobre la Antártica habían disminuido en más de 40% desde 1977. En el **agujero en la capa de ozono** sobre la Antártica (FIGURA E29-1), el ozono ahora cae a aproximadamente un tercio de sus niveles previos al agotamiento. La fotosíntesis del fitoplancton (los productores de los ecosistemas marinos, y la base de las redes tróficas que sostienen a pingüinos, focas y ballenas) se ha reducido bajo el agujero en la capa de ozono arriba de la Antártica. Aunque el agotamiento de la capa de ozono es más severo sobre la Antártica, la capa de ozono también se ha reducido un poco sobre la mayor parte del mundo, incluida casi toda la parte continental de Estados Unidos.

El agujero en la capa de ozono se debe principalmente a la producción y liberación humana de clorofluorocarbonos (CFC). Desarrollados en 1928, estos gases se usaron en forma amplia en la producción de espuma plástica, como enfriadores en refrigeradores y acondicionadores de aire, como propelentes en rociadores de aerosol y como limpiadores de partes electrónicas. Los CFC son muy estables y en esa época se consideraron seguros. Sin embargo, su estabilidad ha resultado ser un gran problema porque no reaccionan químicamente conforme se elevan con lentitud hacia la estratosfera. Ahí, la luz UV provoca la ruptura de sus enlaces, liberando átomos de cloro que catalizan el rompimiento del ozono estratosférico. Las partículas de hielo en las nubes sobre las regiones ártica y antártica proporcionan una superficie sobre la cual pueden ocurrir las reacciones que agotan el ozono.



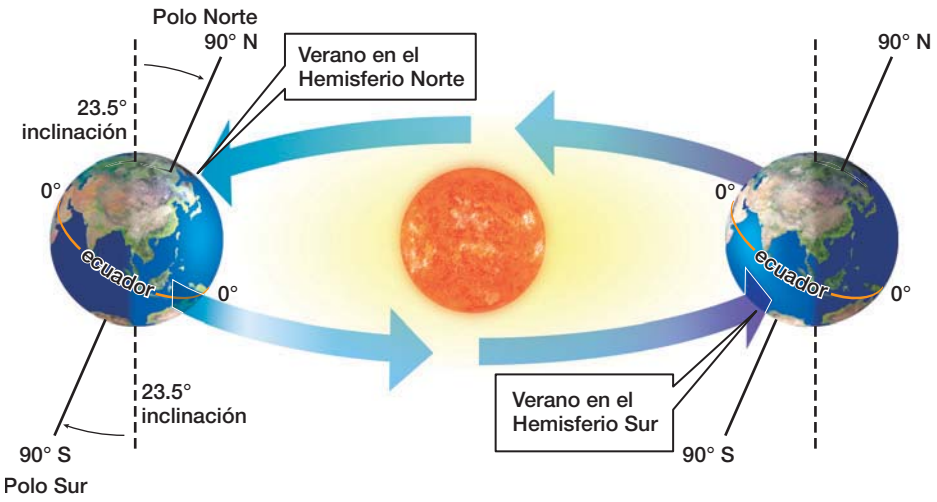
▲ **FIGURA E29-1 Imagen satelital del agujero en la capa de ozono antártica** El agujero de ozono antártico, registrado en 2009, se muestra en azul y púrpura en esta imagen obtenida por un satélite de la NASA. El agujero en la capa de ozono de 2009 alcanzó un tamaño máximo de 24 millones de kilómetros cuadrados. Los años 2002 y 2006 están ligados por el agujero más grande, que cubrió 29.5 millones de kilómetros cuadrados. Imagen cortesía de la NASA.

Por fortuna, se han dado grandes pasos para "tapar" el agujero en la capa de ozono. El Protocolo de Montreal 1987 y sus posteriores enmiendas establecen límites y periodos para la reducción progresiva de varias sustancias que agotan el ozono. En un notable esfuerzo mundial, 191 países firmaron el tratado. Estados Unidos redujo su producción de CFC en casi 98%. La pérdida de ozono ya no está en aumento y algunas áreas de la estratosfera ahora muestran pequeñas mejorías. Pero, dado que los CFC persisten de 50 a 100 años, y tardan una década o más en ascender a la estratosfera, la recuperación significativa de la capa de ozono podría tardar varias décadas.

Además, la luz solar que llega a la Tierra a latitudes más altas debe recorrer más atmósfera de nuestro planeta, lo que refleja parte de la luz solar de vuelta al espacio y reduce aún más su intensidad. La Tierra está inclinada sobre su eje, de modo que, conforme realiza su viaje de un año alrededor del Sol, las latitudes al norte y sur del ecuador experimentan grandes cambios regulares en el ángulo de la luz solar, lo que resulta en estaciones acentuadas. Cuando la posición de la Tierra en su órbita hace que su hemisferio norte se incline hacia el Sol, este hemisferio recibe más luz solar directa y experimenta verano. Paralelamente, esta inclinación propicia que el hemisferio sur se aleje del Sol y experimente invierno (FIGURA 29-1). A lo largo del año, la luz solar incide sobre el ecuador con poca variación estacional, de modo que esta región permanece uniformemente cálida.

Las corrientes de aire producen amplias regiones climáticas

Las corrientes de aire se generan por la rotación de la Tierra y por diferencias en temperatura entre distintas masas de aire (FIGURA 29-2). El aire caliente es menos denso que el aire frío, de modo que, conforme los rayos directos del Sol caen sobre el ecuador, el



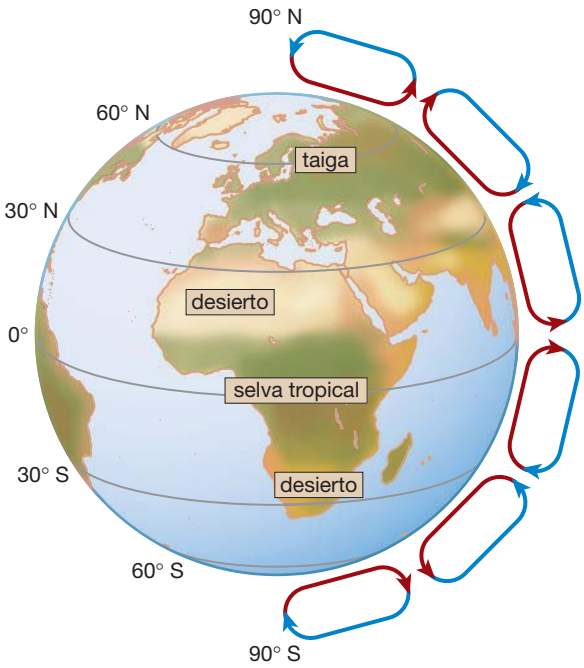
▶ **FIGURA 29-1 La curvatura y la inclinación de la Tierra generan las estaciones y el clima** Las temperaturas son más altas y más uniformes en el ecuador, mientras que en los polos son más bajas y más variables. La luz solar incide casi perpendicularmente en la banda del ecuador durante todo el año, mientras que la luz solar que incide sobre los polos varía de acuerdo con las estaciones y su ángulo la distribuye sobre una zona mucho más grande. La inclinación de la Tierra sobre su eje provoca variaciones estacionales debido a la distribución y la dirección de incidencia de la luz solar.

aire caliente se eleva. El aire cálido cerca del ecuador también está cargado con agua evaporada por calor solar. Al mismo tiempo que el aire saturado de agua se eleva, se enfría. El aire frío no puede retener tanta humedad, y por tanto el agua se condensa del aire en elevación y cae como lluvia. Cerca del ecuador, los rayos directos del Sol y grandes cantidades de lluvia crean un clima tropical cálido y húmedo, donde prolifera la selva tropical.

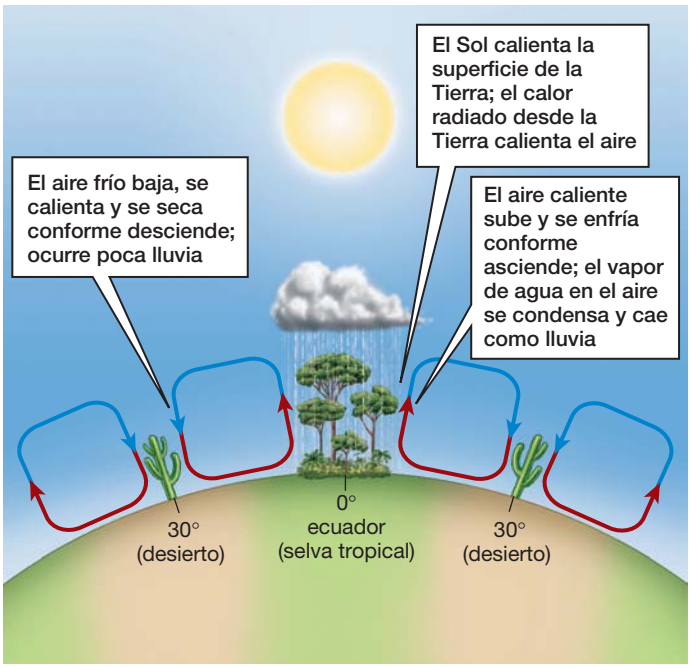
Después de que la humedad cae del aire ecuatorial en elevación, permanece aire más frío y más seco. El continuo ascenso de flujo de aire de la región ecuatorial lleva este aire más frío y más seco al norte y al sur. A medida que el aire se aproxima a las latitudes 30° N y 30° S, se enfría lo suficiente como para descender. A medida desciende, el aire se calienta mediante el calor radiado desde la Tierra. Para cuando llega a la superficie, es caliente y muy seco. No es de extrañarse que los principales desiertos del mundo se encuentren en estas latitudes (*véase* la figura 29-2). Después de llegar a la superficie del desierto, este aire caliente y seco fluye de vuelta hacia el ecuador, y absorbe humedad conforme viaja. Más lejos al norte y sur, este patrón general de circulación se repite, y suelta humedad a alrededor de 60° N y 60° S, lo que crea condiciones extremadamente secas en los polos Norte y Sur.

Las corrientes marinas moderan los climas costeros

Las corrientes marinas son impulsadas por la rotación de la Tierra, por los vientos y por el calentamiento directo del agua por el Sol. Los continentes interrumpen las corrientes rompiéndolas en trayectorias de tipo circular llamados **giros**, éstos circulan en el sen-

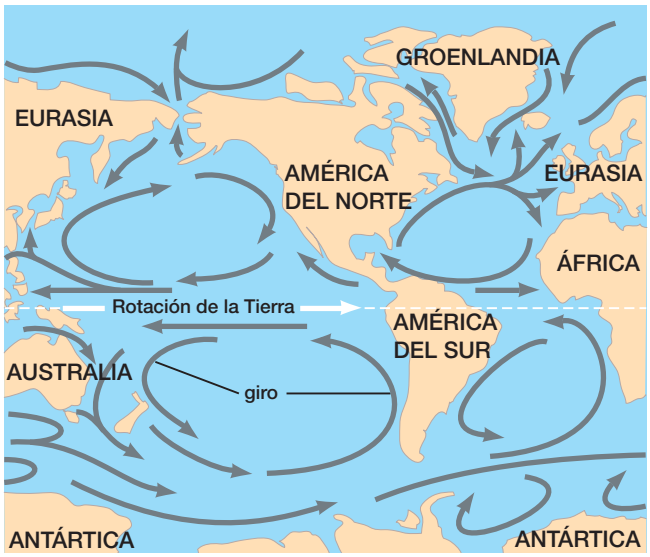


(a) Patrones globales de circulación del aire


El Sol calienta la superficie de la Tierra; el calor radiado desde la Tierra calienta el aire
El aire frío baja, se calienta y se seca conforme desciende; ocurre poca lluvia
El aire caliente sube y se enfría conforme asciende; el vapor de agua en el aire se condensa y cae como lluvia
30° (desierto)
0° ecuador (selva tropical)
30° (desierto)

(b) La circulación del aire afecta el clima

▲ **FIGURA 29-2 Corrientes de aire y regiones climáticas (a)** Las corrientes de aire suben y bajan de manera un tanto predecible con la latitud. **(b)** Las trayectorias de circulación del aire producen amplias regiones climáticas.



▲ **FIGURA 29-3 Las trayectorias de circulación oceánica se llaman giros** Los giros se mueven en patrones circulares en el sentido de las manecillas del reloj en el Hemisferio Norte, y contra las manecillas del reloj en el Hemisferio Sur. Dichas corrientes tienden a distribuir el calor desde el ecuador hacia las zonas costeras septentrionales y meridionales.

tido de las manecillas del reloj en el Hemisferio Norte y contra las manecillas del reloj en el Hemisferio Sur (**FIGURA 29-3**). Puesto que el agua se calienta y se enfría con mayor lentitud que la tierra o el aire, los océanos tienden a regular las temperaturas extremas. En consecuencia, las áreas costeras por lo general tienen climas menos variables que las áreas cerca del centro de los continentes. Los giros oceánicos modifican aún más los climas costeros al llevar agua cálida desde las regiones ecuatoriales hacia las costas de los continentes tanto al norte como al sur del ecuador. Esto crea climas costeros más cálidos y más húmedos que los que se encuentran tierra adentro.

Continentes y montañas complican clima y tiempo

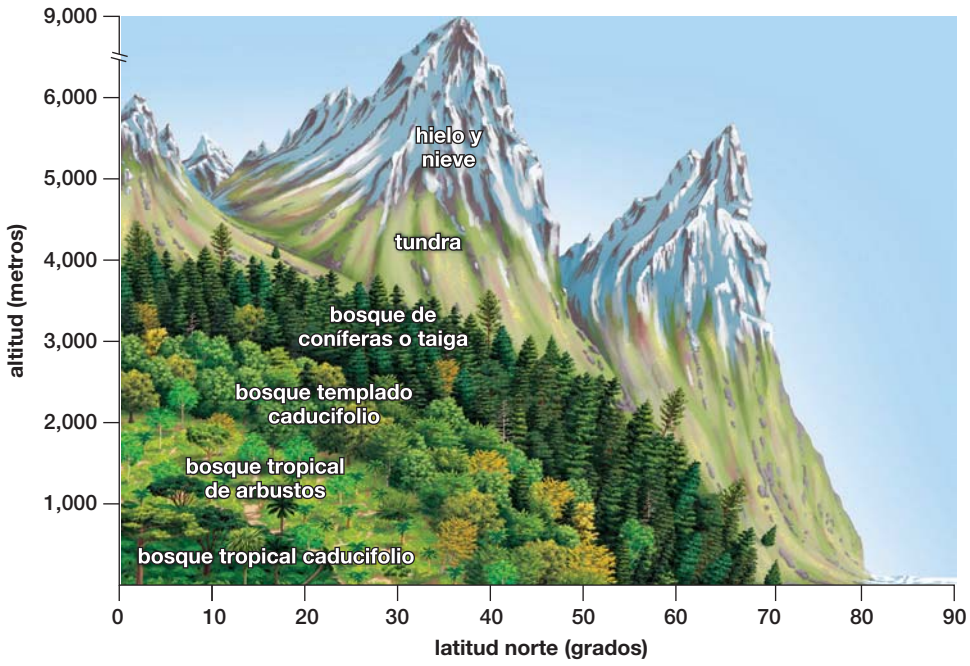
Si toda la superficie de la Tierra fuese similar entre sí, las zonas climáticas ocurrirían en bandas correspondientes a latitud (*véase* la figura 29-2a). La presencia de continentes con forma irregular (que se calientan y enfrían relativamente rápido) entre océanos (que se calientan y enfrían de manera más lenta que las masas terrestres) alteran el flujo de viento y agua, y contribuyen a la distribución irregular de los ecosistemas.

Las variaciones en elevación dentro de los continentes complican aún más la situación. A medida que aumenta la elevación, el aire se vuelve más delgado y frío. La temperatura cae aproximadamente 2 °C por cada 305 metros de elevación, lo que explica por qué se encuentran montañas con cima nevada incluso en los trópicos. La **FIGURA 29-4** muestra que el aumento de elevación y el aumento de latitud tienen efectos similares sobre los ecosistemas terrestres.

Las montañas también modifican los patrones de lluvia. Cuando el aire cargado de humedad se ve obligado a elevarse cuando encuentra una montaña, se enfría. El enfriamiento disminuye la capacidad del aire para retener agua, ésta se condensa como lluvia o nieve en el lado de barlovento (parte de donde proviene el viento) de la montaña. El aire frío y seco se calienta nuevamente mientras desciende por la otra ladera de la montaña y absorbe agua de la tierra, lo que crea áreas secas locales llamadas **sombra pluvial (o sombra orográfica)** (**FIGURA 29-5**). Por ejemplo, la cordillera Sierra Nevada al oeste de Estados Unidos exprime humedad de los vientos occidentales que soplan del océano Pacífico, lo que produce el desierto Mojave en la sombra pluvial al este de las montañas.

29.2 ¿QUÉ CONDICIONES REQUIERE LA VIDA?

Desde los líquenes en las rocas árticas, hasta las algas termofílicas (literalmente, "que aman el calor") en las fuentes termales del Parque Nacional Yellowstone; desde las bacterias que proliferan



◀ **FIGURA 29-4 Efectos de la altitud sobre la temperatura** Ascender una montaña en el Hemisferio Norte es, en cierto modo, como viajar hacia el norte; en ambos casos, las temperaturas cada vez más bajas producen una serie de biomas similares. Datos tomados de Körner, C y Spehn, E.M. 2002. *Mountain Biodiversity: A Global Assessment*. Nueva York, Londres. Parthenon Publishers.

▶ **FIGURA 29-5 Las montañas crean sombras pluviales**

El vapor de agua es transportado desde el océano por los vientos prevalecientes
El agua cae como lluvia o nieve conforme el aire se eleva y enfría
El aire frío y seco baja, se calienta y absorbe agua de la tierra
clima húmedo
clima seco en la sombra pluvial

bajo las condiciones de olla de presión de un respiradero del mar profundo, hasta la tremenda diversidad de los arrecifes de coral y la selva tropical, la Tierra está llena de vida. Estos hábitats comparten la capacidad de proveer, en distintos grados, cuatro requisitos principales para la vida:

- Nutrimentos a partir de los cuales se construyen los tejidos vivos.
- Energía para que se estimulen las actividades metabólicas.
- Agua líquida que sirve de medio para que sucedan las actividades metabólicas.
- Temperaturas adecuadas a las cuales se lleven a cabo los procesos anteriores.

Como se verá en las secciones siguientes, estas necesidades están distribuidas de manera desigual sobre la superficie de la Tierra, lo que limita el tipo de organismos que pueden existir dentro de los diferentes ecosistemas terrestres y acuáticos.

Las comunidades dentro de los diferentes ecosistemas son extraordinariamente diversas, aunque se manifiestan patrones claros. Las variaciones en la temperatura y en la disponibilidad de luz, agua y nutrimentos dan forma a las adaptaciones de los organismos que habitan cada ecosistema. Las comunidades del desierto, por ejemplo, están dominadas por plantas adaptadas al calor y la sequía. Los cactus del desierto Mojave en el suroeste estadounidense son increíblemente similares a las euforbias de las islas Canarias al noroeste de la costa africana, aunque dichas plantas sólo están conectadas de manera distante. Sus hojas reducidas y sus troncos gruesos que almacenan agua son adaptaciones para climas secos (**FIGURA 29-6**). Del mismo modo, las plantas de la tundra ártica y las de la tundra alpina en las cimas de las montañas altas muestran modelos de crecimiento que son adaptaciones específicas a un clima frío, seco y ventoso.

29.3 ¿CÓMO SE DISTRIBUYE LA VIDA EN LA TIERRA?

Los organismos terrestres están restringidos en su distribución principalmente por la temperatura y la disponibilidad del agua (**FIGURA 29-7**). Los ecosistemas terrestres reciben mucha luz, y la mayoría de los suelos ofrecen nutrimentos adecuados. Sin embargo, el agua es un recurso limitado y está distribuido de manera muy desigual, tanto en lugar como en tiempo. Los organismos terrestres deben adaptarse para conseguir agua cuando ésta se encuentra disponible y a conservarla cuando es escasa.

(a) Cactus

(b) Euforbia

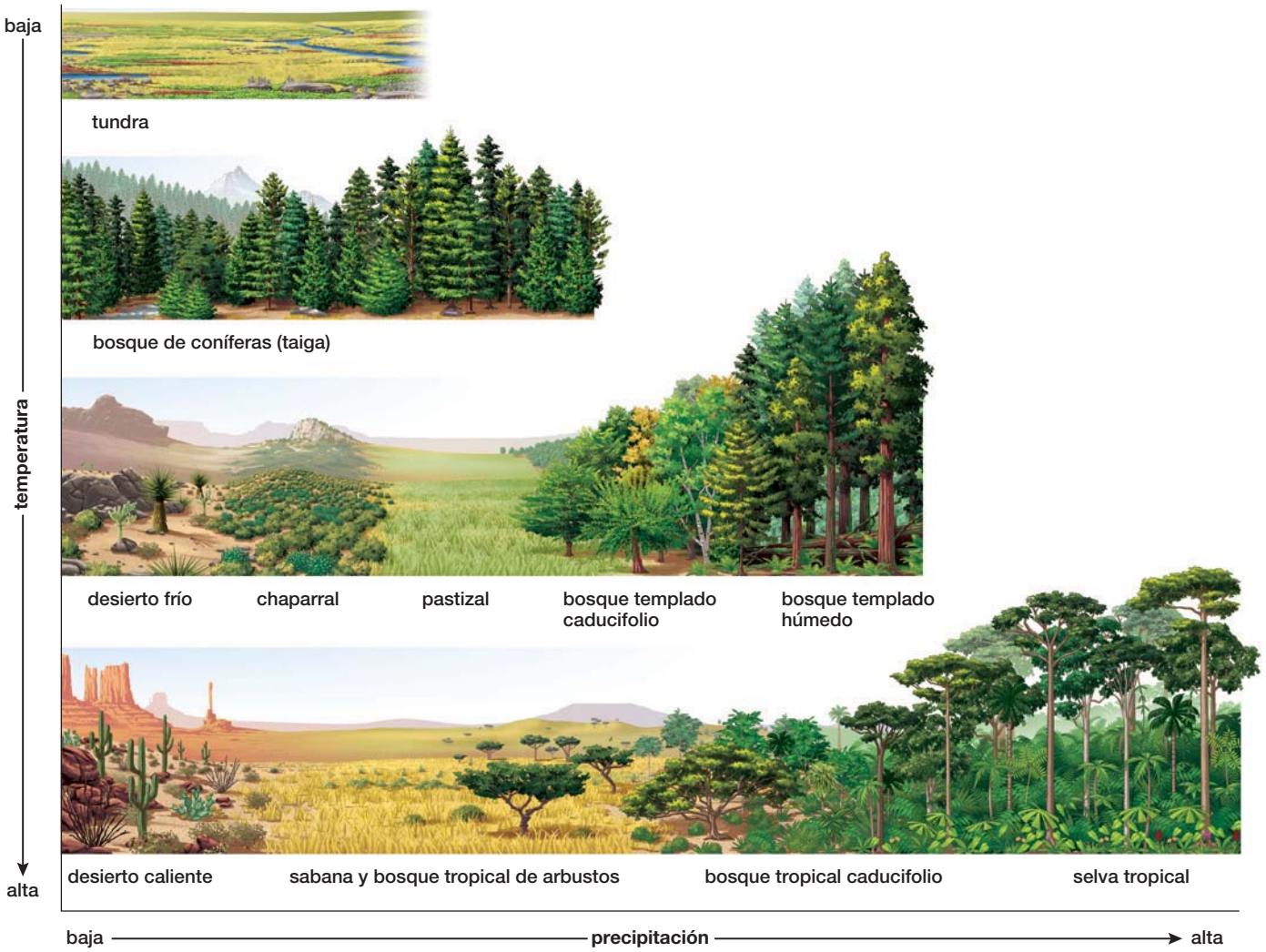
▲ **FIGURA 29-6 Las demandas ambientales moldean las características físicas** La evolución en respuesta a ambientes similares ha moldeado los cuerpos de **(a)** este cactus americano y **(b)** esta euforbia de las islas Canarias en formas casi idénticas, aunque pertenecen a familias diferentes.

PREGUNTA Describe las demandas ambientales similares que actúan en estas dos familias diferentes de plantas.

Como el agua, las temperaturas favorables para la vida también están distribuidas de manera desigual en lugar y tiempo. En el Polo Sur, incluso en verano, la temperatura promedio por lo general está muy por abajo de la de congelación; no es de sorprender que en esa zona la vida sea escasa. Los lugares como Alaska central tienen temperaturas propicias para el crecimiento vegetal sólo durante su breve verano, mientras que los trópicos tienen un clima uniformemente cálido y húmedo en el que abunda la vida.

Los biomas terrestres sostienen comunidades vegetales características

Las comunidades terrestres están dominadas y definidas por su vida vegetal. Dado que las plantas no pueden escapar de la sequía, el Sol o el tiempo invernal, se encuentran extremadamente bien adaptadas al clima de una región particular. Las grandes áreas terrestres con condiciones ambientales similares y comunidades



▲ **FIGURA 29-7 La precipitación pluvial y la temperatura influyen en la distribución de los ecosistemas terrestres** En conjunto, la precipitación pluvial y la temperatura determinan la humedad del suelo necesaria para el crecimiento de las plantas. Observa los ecosistemas adaptados a condiciones extremas en las tres esquinas del diagrama.

vegetales características se llaman **biomas** (FIGURA 29-8), que por lo general reciben su nombre por el principal tipo de vegetación que se encuentra ahí.

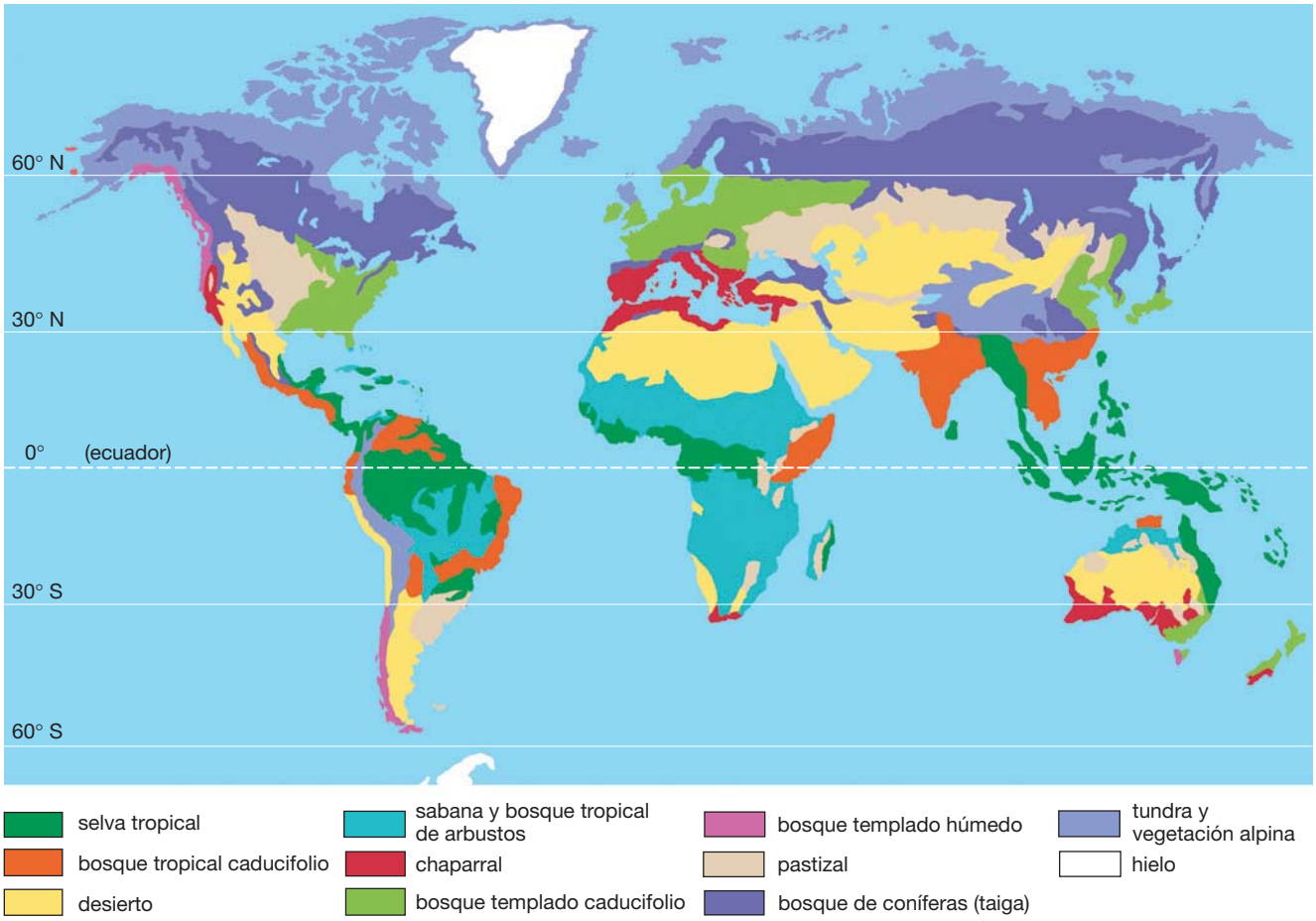
La vegetación dominante de cada bioma está determinada por la compleja interacción de la precipitación pluvial y la temperatura (*véase* la figura 29-7). Estos factores definen la humedad del suelo disponible para las actividades metabólicas de las plantas y para la restitución del agua que se evapora de sus hojas. Además de la precipitación pluvial y la temperatura promedio globales, la forma en que estos factores varían estacionalmente determina cuáles plantas pueden crecer en una región dada. Por ejemplo, las plantas de la tundra ártica deben adaptarse a condiciones cenagosas a principios del verano, cuando se funde la nieve, pero también al frío y a condiciones extremadamente secas durante gran parte del resto del año, cuando el agua se congela y no está disponible.

En las secciones siguientes se estudian los principales biomas, a partir del ecuador y hacia los polos. También se estudian algunos de los efectos de las actividades humanas sobre dichos biomas. En el capítulo 30 aprenderás más acerca de los impactos humanos sobre la Tierra.

Selva tropical

Cerca del ecuador, la temperatura promedio fluctúa entre 25 y 30 °C con poca variación, y la pluviosidad se presenta en un intervalo de 250 a 400 centímetros al año. Estas condiciones uniformemente cálidas y húmedas se combinan para producir el bioma más fértil sobre la Tierra, la **selva tropical**, dominada por enormes árboles perennifolios de hojas anchas (FIGURA 29-9). En América del Sur y Central, África y el sureste asiático se encuentran vastas selvas tropicales.

La **biodiversidad** se refiere al número total de especies dentro de una región dada (*véanse* las páginas 582 y 583). Las selvas tropicales (también llamadas bosques húmedos) tienen la mayor biodiversidad de cualquier ecosistema sobre la Tierra. Aunque la selva tropical cubre sólo 6% del área terrestre total de la Tierra, los ecólogos estiman que es hogar de 5 a 8 millones de especies, lo que representa de la mitad a dos tercios de la biodiversidad del mundo. Por ejemplo, en un terreno de alrededor de cinco kilómetros cuadrados de selva tropical en Perú, los científicos contaron más de 1,300 especies de mariposas y 600 especies de aves. Para tener una idea de lo que representan estas cifras podemos comparar con



▲ **FIGURA 29-8 Los biomas del mundo** Aunque las cordilleras y el inmenso tamaño de los continentes complican la distribución de biomasa, se advierten coincidencias de carácter general. Las tundras y los bosques de coníferas están en las partes más septentrionales del hemisferio norte, mientras que los desiertos de México, el Sahara, Arabia Saudita, Sudáfrica y Australia se ubican alrededor de las latitudes 30º N y 30º S. La selva tropical se encuentra cerca del ecuador.

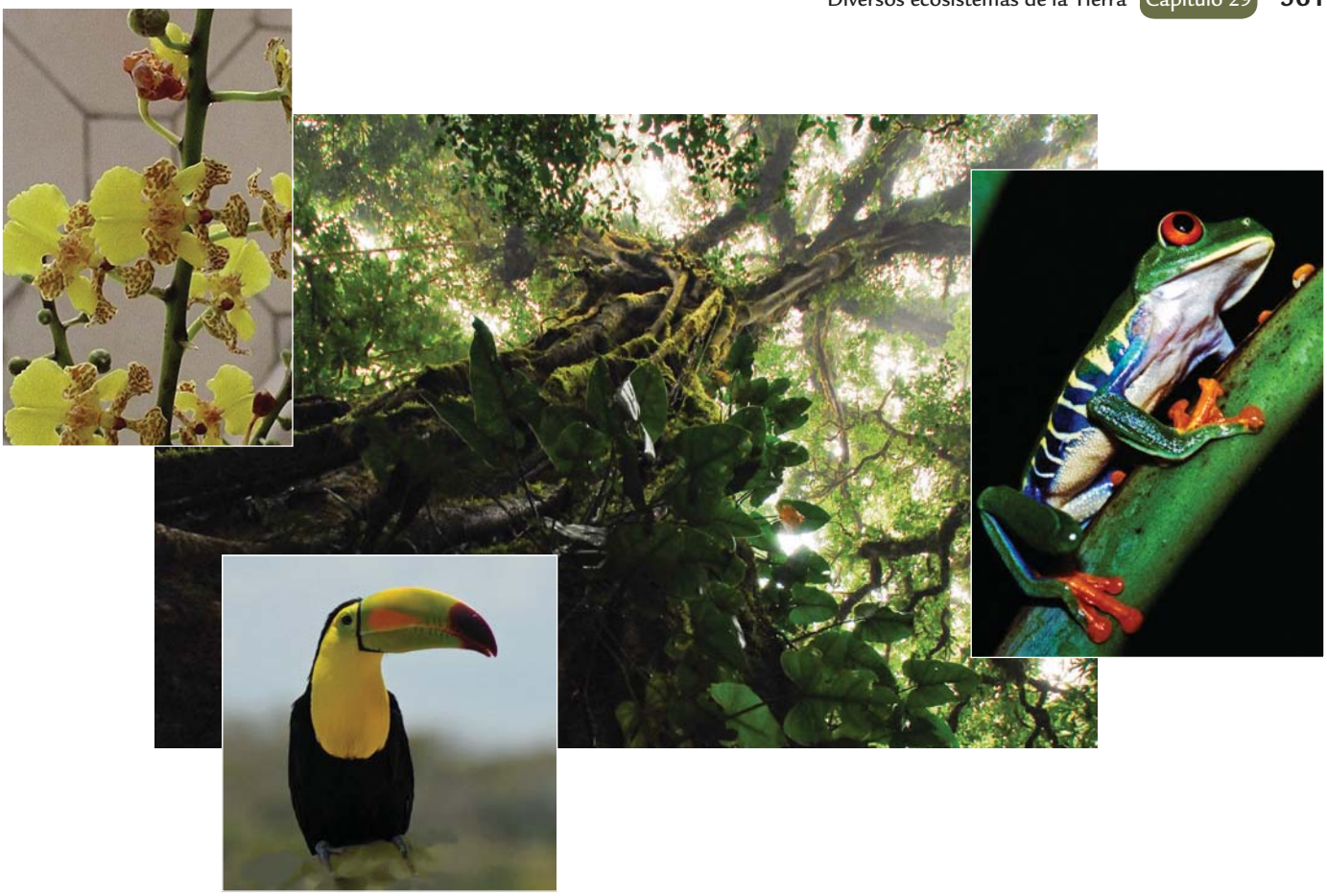
todo el territorio de Estados Unidos que es hogar de 400 especies de mariposas y 700 especies de aves.

La selva tropical por lo general tiene varias capas de vegetación. Los árboles más altos alcanzan 50 metros, y sobresalen del resto de la selva. Abajo existe un dosel bastante continuo de copas de árboles de aproximadamente 30 a 40 metros. Por lo regular, se encuentra otra capa de árboles más cortos abajo del dosel. Grandes enredaderas leñosas crecen en los árboles. De manera colectiva, estas plantas capturan la mayor parte de la luz solar. Muchas plantas más cortas tienen hojas gigantescas para atrapar la escasa luz que se filtra a través del suelo selvático.

Puesto que el material vegetal comestible cerca del suelo en la selva tropical es relativamente escaso, gran parte de la vida animal (incluida una enorme variedad y número de aves, monos e insectos) habita los árboles. La competencia por los nutrimentos que sí llegan al suelo es intensa tanto entre plantas como entre animales. Por ejemplo, en la recolección de excrementos de mono, investigadores descubrieron que cientos de escarabajos de excremento convergen en los excrementos minutos después de que golpean el suelo. Casi enseguida que las bacterias y hongos del suelo liberan algún nutrimento de las plantas o animales muertos, las plantas lo absorben. Casi todos los nutrimentos en una selva tropical se almacenan en la vegetación, lo que deja el suelo relativamente estéril y delgado.

Impacto humano Debido al suelo estéril y las abundantes lluvias, la agricultura es arriesgada y destructiva en la selva tropical. Si los árboles son talados y se transportan para usar su madera, pocos nutrimentos permanecen para sostener los cultivos. Si los árboles se queman y, por tanto, se liberan nutrimentos en el suelo, de cualquier manera la fuerte lluvia que cae todo el año rápidamente disuelve los nutrimentos y se los lleva, lo que deja el suelo agotado después de sólo algunas épocas de cultivo.

No obstante, la selva tropical se tala para usar la madera o se quema para actividades ganaderas o agrícolas a una tasa alarmante (**FIGURA 29-10**). La necesidad de biocombustibles (combustibles elaborados a partir de biomasa, incluidos aceite de palmera y soya) impulsa una rápida destrucción de la selva tropical para producir dichos cultivos. Las estimaciones colocan la devastación anual de la selva tropical en aproximadamente 130 mil kilómetros cuadrados, que es 10 veces el área de Connecticut, o una región del tamaño de un campo de fútbol talada *cada segundo*. Debido a ello, más de la mitad de la selva tropical mundial ha desaparecido. Además, como todos los bosques, la selva tropical absorbe dióxido de carbono y libera oxígeno. Los investigadores estiman que aproximadamente 15% del dióxido de carbono liberado a la atmósfera proviene de talar y quemar las selvas tropicales del planeta, lo que intensifica el calentamiento global.



▲ **FIGURA 29-9 El bioma de selva tropical** Los altísimos árboles cubiertos con enredaderas buscan alcanzar la luz en la densa selva tropical. Entre sus ramas habita la colección más diversa de vida sobre la Tierra, incluidos (en el sentido de las manecillas del reloj, desde la esquina superior izquierda) una orquídea arborícola, una rana verde de ojos rojos y un tucán frugívoro.

PREGUNTA ¿Cómo un bioma con un suelo tan pobre alberga la mayor productividad vegetal y la mayor diversidad animal sobre la Tierra?

▲ **FIGURA 29-10 Selva amazónica arrasada por la quema controlada** El área quemada se convertirá en granja o un terreno agrícola, pero ambos están condenados al fracaso a causa de la mala calidad del suelo. La diseminación de los incendios y el humo que producen ponen en peligro a la parte de selva adyacente y a la diversidad de habitantes que alberga.

Por fortuna, algunas áreas son ahora reservas protegidas, y se llevan a cabo algunos esfuerzos de reforestación, siendo los residentes locales los más involucrados en esta tarea. Busca más información acerca de la pérdida de la selva tropical y su biodiversidad en el capítulo 30.

Estudio de caso continuación

Aves y granos

En 2008, un grupo representativo de granjeros, científicos, líderes de la industria del cacao y 14 naciones africanas anunciaron el primer plan agrícola internacional sustentable para el cacao en África, cuyos dos millones de productores de cacao producen 70% del cacao mundial. El plan de 30 años resalta pasos específicos para brindar tecnología moderna a los productores de cacao, lo que ayudará a aumentar su producción e ingresos anuales. Parte del dinero que se obtuvo de la venta del cacao se utilizará en el mejoramiento de los servicios sociales y en la rehabilitación del ambiente. La coalición planea un sistema extenso de cultivo de cacao que integre las granjas de monocultivo prevalecientes con mosaicos de selva tropical natural, y con selva tropical a la cual se le han hecho modificaciones para apoyar de manera sustentable la agricultura.

Bosques tropicales caducifolios

Ligeramente más lejos del ecuador, la lluvia no es tan constante, y hay pronunciadas épocas húmedas y secas. En dichas áreas, que incluyen gran parte de India, así como partes del sureste asiático, América del Sur y América Central, crecen los **bosques tropicales caducifolios**. Durante la estación seca, los árboles no pueden obtener suficiente agua del suelo para compensar la evaporación de sus hojas. Como resultado, las plantas pierden sus hojas como una forma de adaptación a la estación seca, disminuyendo la pérdida de agua. Si las lluvias no se presentan a tiempo, los árboles retrasan la formación de nuevas hojas hasta que finaliza la sequía.

Bosque tropical de arbustos y sabana

A lo largo de los límites del bosque tropical caducifolio, la lluvia escasa produce el bioma **bosque tropical de arbustos**, donde predominan los árboles caducifolios que son más cortos y están más ampliamente espaciados que en los bosques tropicales caducifolios. Con frecuencia estos árboles tienen espinas, y los céspedes crecen junto a ellos. Todavía más lejos del ecuador, el clima se vuelve más seco y los céspedes se convierten en la vegetación dominante, sólo con árboles dispersos; este bioma es la **sabana** (FIGURA 29-11).

Los pastizales de la sabana tienen una estación lluviosa durante la cual prácticamente cae toda la escasa precipitación del año: 30 centímetros o menos. Cuando llega la estación seca, puede no llover durante meses, y el suelo se vuelve duro, seco y polvoriento. Los céspedes están bien adaptados a este tipo de clima, de manera que crecen muy rápidamente durante la estación de lluvias y mueren de nuevo sobre raíces resistentes a la sequía durante las épocas áridas. Sólo algunos árboles especializados, como la acacia espinosa y el baobab (que almacena agua), pueden sobrevivir a las destructivas estaciones secas de la sabana. La sabana africana tiene la distribución más diversa y asombrosa de mamíferos sobre la Tierra. Dichos mamíferos incluyen numerosos herbívoros (antílopes, ñúes, búfalos acuáticos, elefantes y jirafas) y carnívoros (leones, leopardos, hienas y perros salvajes).

Impacto humano La rápida expansión de la población humana en África amenaza la flora y fauna de la sabana. La caza furtiva llevó al rinoceronte negro al borde de la extinción (FIGURA 29-12) y pone en peligro al elefante africano, una especie clave en este ecosistema. Los abundantes céspedes que hacen de la sabana un hábitat apropiado para tanta vida silvestre también la hacen adecuada para pacer ganado doméstico. Las cercas que se levantan para encerrar el ganado perturban cada vez más la migración de las grandes manadas de herbívoros silvestres mientras buscan alimento y agua.

Desiertos

Incluso los céspedes resistentes a la sequía necesitan un mínimo de pluviosidad de 25 a 50 centímetros de lluvia al año, dependiendo de la distribución estacional de la precipitación y de la temperatura promedio. Los biomas donde la precipitación de lluvia anual es de 25 centímetros o menos se llaman **desiertos**.

Aunque es normal pensar en ellos como en calientes, los desiertos se definen por su falta de precipitación pluvial en lugar de por sus temperaturas. En el desierto Gobi de Asia, por ejemplo, las temperaturas se reportan en un promedio inferior al

▲ **FIGURA 29-11 La sabana africana** Las jirafas se alimentan de los árboles de la sabana y comparten este bioma con (sentido de las manecillas del reloj desde la izquierda) leones depredadores, manadas de cebras y raros rinocerontes negros.

▲ **FIGURA 29-12 La caza furtiva amenaza la vida silvestre africana** Los cuernos de rinoceronte, que se usan para mangos de dagas y en medicinas asiáticas tradicionales, alcanzan enormes precios y alientan la caza furtiva, aun cuando los cuernos están compuestos principalmente de queratina, una proteína similar a la de las uñas. El rinoceronte negro está casi extinto.

punto de congelación durante la mitad del año, mientras que las temperaturas promedio en verano son de 41 a 43 °C. Los biomas de desierto se encuentran en todos los continentes, por lo general alrededor de las latitudes 30° N y 30° S, y también en las sombras pluviales de las grandes cadenas montañosas.

Los desiertos incluyen varios ambientes. En un extremo están el desierto de Atacama en Chile y partes del desierto del Sahara en África, donde casi nunca llueve y no crece vegetación (FIGURA 29-13a). Pero con frecuencia los desiertos se caracterizan por contar con vegetación ampliamente espaciada y grandes áreas de terreno árido (FIGURA 29-13b).

Los cactus muestran varias adaptaciones para el ambiente seco del desierto. Tienen raíces que se extienden superficialmente y absorben el agua de lluvia antes de que pueda evaporarse de la superficie del suelo. Los troncos gruesos de los cactus y otras suculentas (plantas con hojas o troncos gruesos y carnosos) almacenan agua cuando está disponible para usar durante las sequías. Las espinas de los cactus son hojas modificadas para protegerse de los depredadores, conservar el agua y casi no presentar área superficial para la evaporación. Un recubrimiento ceroso a prueba de agua en los troncos de los cactus (y en las hojas de muchas otras plantas del desierto) reduce aún más la pérdida de agua. La precipitación anual de los desiertos puede obtenerse con sólo unas pocas tormentas, por lo que flores silvestres anuales especializadas sacan ventaja del breve periodo de humedad para salir de la semilla, crecer, florecer y producir semillas propias en un mes o menos (FIGURA 29-14).

Los animales del desierto también están adaptados para sobrevivir al calor y la sequía. Pocos animales se ven durante los calurosos días de verano, muchos moradores del desierto se refugian del calor durante estos días en madrigueras subterráneas que son relativamente frías y húmedas. En los desiertos norteamericanos, los animales nocturnos (activos durante la noche) incluyen: liebres, murciélagos, mochuelos de madriguera y ratas canguro (FIGURA 29-13c). Los reptiles como serpientes, tortugas y lagartijas ajustan sus ciclos de actividad dependiendo de la temperatura; en verano, pueden estar activos sólo alrededor del amanecer y al atardecer. Las ratas canguro y muchos otros pequeños animales del desierto sobreviven sin beber jamás, ya que obtienen el agua de su alimento y del agua producida como subproducto de la respiración celular en sus tejidos. Los animales más grandes, como el cimarrón del desierto, dependen de agujeros de agua permanentes durante las épocas más secas del año.

Impacto humano Los ecosistemas de desierto son frágiles. Los ecólogos que estudian el suelo del desierto Mojave en el sur de California descubrieron rastros dejados por tanques durante actividades del ejército en 1940. Las cianobacterias, cuyos filamentos se entretejen entre los granos de arena, estabilizan y enriquecen el suelo del desierto. Los tanques, y ahora los vehículos todoterreno que viajan a toda velocidad por el desierto sólo por recreación, destrozan esta red crucial. Este daño permite la erosión del suelo y reduce los nutrimentos disponibles a las plantas de lento crecimiento del desierto. El suelo del desierto puede requerir cientos de años para recuperarse del deterioro causado por la utilización de vehículos pesados de acuerdo a lo calculado por los ecólogos.

Las actividades humanas también contribuyen a la **desertificación**, el proceso por el cual las regiones relativamente secas proclives a la sequía se convierten en desierto, esto se da como resultado de un problema de sequía en combinación con el abuso de la tierra. Este abuso incluye la tala excesiva de arbustos y árboles para leña, el pastoreo excesivo de céspedes por parte del

(a) Desierto del Sahara

(b) Desierto de Utah

(c) Rata canguro

▲ **FIGURA 29-13 El bioma desierto (a)** Bajo las condiciones más extremas de calor y sequía, los desiertos pueden estar casi privados de vida, como estas dunas de arena del desierto del Sahara en África. **(b)** A lo largo de gran parte de Utah y Nevada, el desierto de la Gran Cuenca presenta un paisaje de arbustos ampliamente espaciados, como la artemisa y las *Sarcobatus*. **(c)** La rata canguro es un habitante escurridizo de los desiertos norteamericanos.

▲ **FIGURA 29-14 El desierto de Sonora** Después de una primavera relativamente húmeda, este desierto de Arizona está alfombrado con flores silvestres. Durante gran parte del año, y en ocasiones durante varios años, las semillas de flores silvestres anuales yacen dormidas en espera de la caída de las lluvias primaverales adecuadas.

ganado y el agotamiento del agua superficial y subterránea para regar cultivos. La pérdida de vegetación permite la erosión del suelo y la intensificación de las sequías, lo que reduce aún más la productividad de la tierra. Un ejemplo de desertificación se encuentra en la región Sahel justo al sur del desierto del Sahara en África, que se excedió de manera significativa con el pastoreo y se ha degradado conforme su población humana en rápido crecimiento trata de producir el alimento adecuado (**FIGURA 29-15**).

▲ **FIGURA 29-15 Desertificación** La población humana que crece muy rápidamente , aunada a la sequía y el pobre uso de la tierra, reduce la capacidad de muchas regiones secas para sostener la vida, como sucede en el Sahel en África.

▲ **FIGURA 29-16 El bioma chaparral** Limitado a regiones costeras y mantenido por incendios iniciados por relámpagos, este bioma se caracteriza por arbustos resistentes a la sequía y pequeños árboles.

Chaparral

Muchas regiones costeras que bordean los desiertos, como en el sur de California y gran parte del Mediterráneo, sostienen un bioma llamado **chaparral**. La precipitación anual en este bioma es de hasta 76 centímetros, toda la cual cae prácticamente durante los inviernos fríos y húmedos. Los veranos son calurosos y secos. Las plantas de chaparral consisten más que nada en arbustos resistentes a la sequía y pequeños árboles (**FIGURA 29-16**). Sus hojas por lo general son pequeñas y con frecuencia están cubiertas con pequeñas vellosidades o capas protectoras que reducen la evaporación durante los meses secos del verano. El chaparral está adaptado a los incendios. Algunos de sus duros arbustos vuelven a crecer desde sus raíces después de los incendios veraniegos iniciados por relámpagos, otros tienen semillas cuya germinación es incitada por los compuestos que se encuentran en el humo.

Pastizales

En Estados Unidos, los desiertos se encuentran en las sombras pluviales al este de la Sierra Nevada y las montañas Rocosas. Hacia el este, conforme aumenta progresivamente la lluvia, la tierra sostiene más y más céspedes, lo que da lugar a las praderas del medio oeste. La mayor parte del bioma **pastizal**, o **pradera**, se ubica al centro de los continentes, como América del Norte y Eurasia, recibiendo de 25 a 75 centímetros de precipitacón pluvial al año. En general, los pastizales tienen una cubierta continua de césped y virtualmente ningún árbol, excepto a lo largo de ríos.

En la pradera de césped alto (que se encuentra en Iowa, Missouri e Illinois), los céspedes con frecuencia alcanzan hasta 183 centímetros de altura. Con 4 mil metros cuadrados de pradera de césped alto natural en Estados Unidos sostienen de 200 a 400 especies diferentes de plantas nativas (**FIGURA 29-17**). Las praderas de césped corto, que reciben menos lluvia que las prade-

▲ **FIGURA 29-17 Pradera de césped alto** En el centro de Estados Unidos, vientos portadores de humedad desde el golfo de México producen lluvias veraniegas, lo que permite un crecimiento exuberante de céspedes altos y abundantes flores silvestres. Incendios periódicos, ahora cuidadosamente regulados, evitan la invasión del bosque y mantienen este bioma.

PREGUNTA ¿Por qué la pradera de césped alto es uno de los biomas en mayor peligro de extinción del mundo?

ras de césped alto, se encuentran más al oeste y se extienden desde la mitad de Texas hasta Canadá (**FIGURA 29-18**). Los perros de las praderas airean el suelo con sus madrigueras, y proporcionan alimento a águilas, zorros, coyotes y gatos monteses. Los berrendos se ven en los pastizales estadounidenses occidentales, y el búfalo sobrevive en reservas. (En la figura 28-5 se ilustra una red trófica de pastizal.)

¿Por qué los pastizales carecen de árboles? El agua y los incendios son los factores críticos en la competencia entre césped y árboles. Los cálidos veranos secos y las frecuentes sequías de las praderas de césped corto los puede tolerar el césped, pero son mortales para los árboles. En las praderas de césped alto más orientales, los bosques son los ecosistemas clímax. Sin embargo, históricamente, los árboles fueron destruidos por incendios usualmente causados por relámpagos o iniciados en forma deliberada por nativos americanos para mantener la tierra de pastoreo para el búfalo. Aunque los incendios matan árboles, los sistemas de raíces de los céspedes sobreviven.

Impacto humano Los céspedes que crecen y se degradan durante miles de años producen el suelo más fértil del mundo. A principios del siglo XIX, los pastizales norteamericanos sostenían un estimado de 60 millones de búfalos. En la actualidad, las praderas del medio oeste estadounidense se convirtieron principalmente en granjas y tierras de pastoreo, y el ganado vacuno sustituyó al búfalo, el cual se llevó casi a la extinción por la caza excesiva.

Las colonias de perros de las praderas, junto con las águilas y los hurones que los cazaban, se han vuelto raros conforme su hábitat es desplazado por ranchos y, más recientemente, por expansiones suburbanas. Los lobos, alguna vez predominantes, se eliminaron de las praderas. En algunas regiones, el pastoreo excesivo

▲ **FIGURA 29-18 Pradera de césped corto** Este bioma se caracteriza por céspedes que crecen poco. Además de muchas flores silvestres, la vida en la pradera incluye (sentido de las manecillas del reloj, desde la izquierda) búfalos (en reservaciones), berrendos y perros de las praderas.

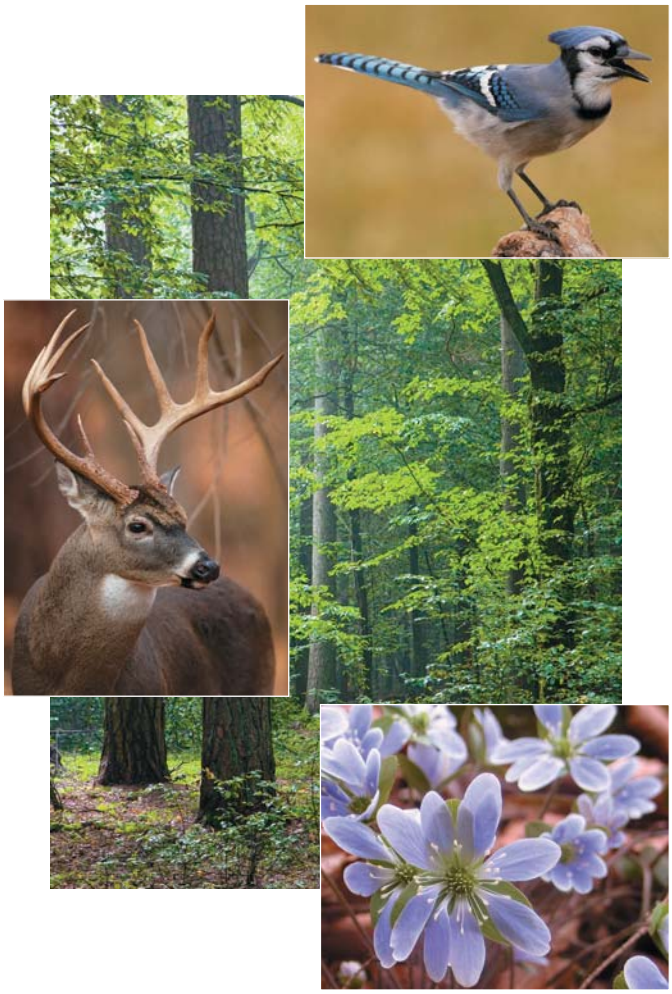
destruyó los céspedes nativos, lo que permitió el florecimiento de artemisas leñosas (**FIGURA 29-19**). Las praderas impasibles ahora están principalmente confinadas a áreas protegidas, y la pradera de césped alto ahora es uno de los ecosistemas que se encuentra en mayor peligro en el mundo. Sólo queda alrededor de 1%, en pequeños remanentes que se han restaurado con el uso de especies vegetales nativas y se han mantenido mediante la quema controlada.

Bosques templados caducifolios

En su extremo este, los pastizales norteamericanos se funden en el bioma de **bosque templado caducifolio**, que también se encuentra en gran parte de Europa y el este de Asia. En los bosques templados caducifolios acaece una mayor precipitación que en los pastizales (75 a 150 centímetros), es así como el suelo conserva suficiente humedad para que crezcan los árboles, que ensombrecen a la mayoría del césped (**FIGURA 29-20**).

Los inviernos en los bosques templados caducifolios con frecuencia tienen periodos largos de clima por debajo del punto de congelación; durante este tiempo el agua líquida no se encuentra disponible. Para reducir la evaporación cuando es poco el suministro de agua, los árboles pierden sus hojas en el otoño

▲ **FIGURA 29-19 ¿Desierto de artemisa o pradera de césped corto?** Los biomas además de estar influidos por la temperatura, la lluvia y el suelo también lo están por las actividades humanas. La pradera de césped corto de la derecha fue sobreexplotada para pastar ganado, lo que hizo que el césped fuera sustituido por artemisas.



▲ **FIGURA 29-20 El bioma de bosque templado caducifolio** En este tipo de bosque del este de Estados Unidos habita (sentido de las manecillas del reloj, desde la izquierda) el venado cola blanca (el mayor herbívoro de este bioma) y algunas aves como este arrendajo azul. En primavera, una profusión de flores silvestres leñosas (como estas agrimonias) florece brevemente antes de que los árboles produzcan hojas que den sombra.

y permanecen dormidos a lo largo del invierno. Durante el breve tiempo de primavera, cuando el suelo se descongela pero las hojas que salen todavía no bloquean toda la luz solar, abundantes flores silvestres embellecen el suelo del bosque.

Los insectos y otros artrópodos son numerosos y visibles en los bosques caducifolios. El lecho de hojas en degradación sobre el suelo del bosque también proporciona alimento y hábitat para bacterias, lombrices, hongos y pequeñas plantas. Varios vertebrados (ratones, musarañas, ardillas, mapaches, ciervos, osos y muchas especies de aves) habitan en los bosques caducifolios.

Impacto humano Grandes mamíferos depredadores como osos negros, lobos, gatos monteses y pumas antes eran abundantes en el este de Estados Unidos, pero la caza y la pérdida de hábitat redujeron severamente su número; los lobos fueron eliminados por completo. Los ciervos proliferan debido a la falta de depredadores naturales. El desmonte para madera, agricultura y vivienda redujo drásticamente la extensión original de los bosques caducifolios en Estados Unidos; los bosques caducifolios vírgenes son casi inexistentes.

Bosques templados húmedos

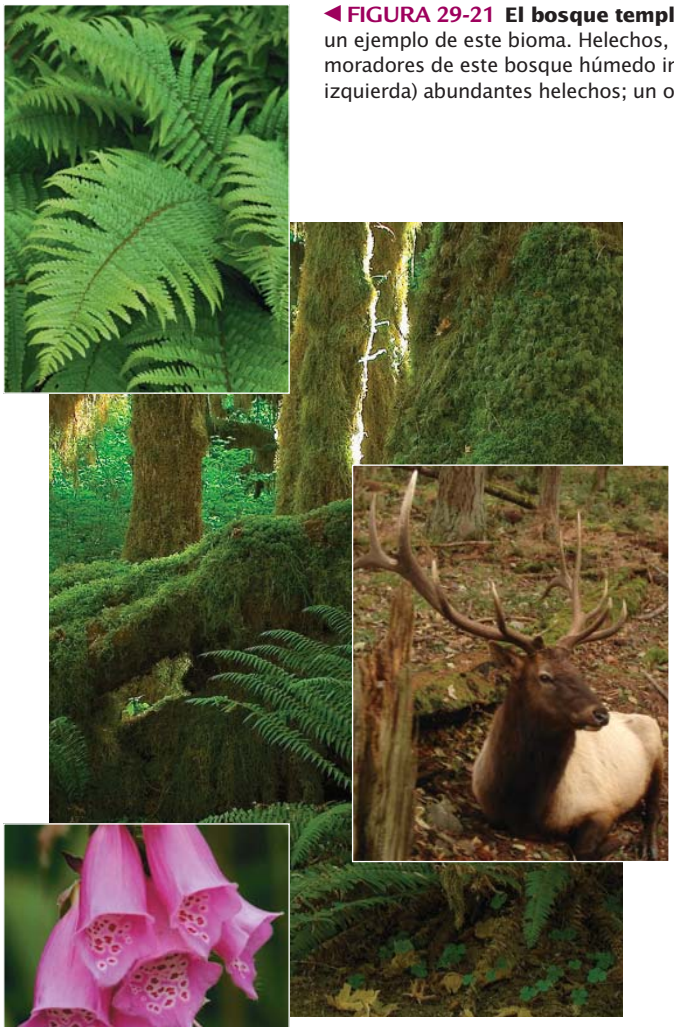
En la costa Pacífico estadounidense, desde las tierras bajas de la península Olympic en el estado de Washington hasta el sureste de Alaska, se encuentra el bioma denominado **bosque templado húmedo** (FIGURA 29-21), que sostiene las poblaciones de oso negro, wapití y mochuelo. Los bosques húmedos templados, que son relativamente raros, también se localizan a lo largo de la costa sureste de Australia, la costa suroeste de Nueva Zelanda y partes de Chile y Argentina. Como en la selva tropical, los bosques templados húmedos experimentan una enorme cantidad de lluvia. En América del Norte, estos biomas por lo general reciben más de 140 centímetros de precipitación al año, siendo el océano cercano quien mantiene la temperatura moderada.

La abundancia de agua significa que los árboles no tienen necesidad de perder sus hojas en el otoño, y casi todos los árboles son siempre verdes. En contraste con los árboles siempre verdes de hojas anchas de la selva tropical, los bosques húmedos templados están dominados por coníferas (literalmente, "que llevan conos"). El suelo del bosque y los troncos de los árboles usualmente están cubiertos con musgos y helechos. Los hongos proliferan en el suelo húmedo y enriquecido. Como en la selva tropical, llega tan poca luz al suelo del bosque que por lo general no pueden establecerse plántulas de árboles. Sin embargo, siempre que cae uno de los gigantes del bosque, abre un parche de luz y rápidamente brotan nuevas plántulas, con frecuencia justo arriba del tronco caído.

Taiga

Al norte de los pastizales y los bosques templados se extiende la **taiga** (también llamada **bosque de coníferas del norte**; FIGURA 29-22). La taiga, que es el bioma terrestre más grande de la Tierra, se extiende a través de América del Norte, Escandinavia y Siberia, y casi da vuelta al globo. Incluye partes de Alaska y el norte de Estados Unidos, y gran parte del sur de Canadá (*véase* la figura 29-8).

Las condiciones en la taiga son mucho más duras que en los bosques templados caducifolios, con largos inviernos fríos y cortas épocas de florecimiento. Aquí la precipitación anual es alrededor de 40 a 100 centímetros, mucha de ésta se presenta en forma de nieve. Los árboles en la taiga son principalmente coníferas, como píceas y abetos. Su forma cónica y agujas estrechas y rígidas les permite despojarse de la nieve de manera eficiente. Las



◀ **FIGURA 29-21 El bosque templado húmedo** El bosque del río Hoh en el Parque Nacional Olympic es un ejemplo de este bioma. Helechos, musgos y flores silvestres crecen a la luz verde pálida del suelo. Los moradores de este bosque húmedo incluyen (sentido de las manecillas del reloj, desde la esquina superior izquierda) abundantes helechos; un ocasional wapití de Roosevelt, como este gran macho, y esta *Digitalis* en flor.

hojas con forma de pequeñas agujas, cubiertas con una sustancia cerosa, minimizan la pérdida de agua durante los largos inviernos, cuando el agua se encuentra congelada. Al retener sus hojas, estos árboles siempre verdes conservan la energía que los caducifolios deben emplear para que crezcan nuevas hojas, y están listos para sacar ventaja cuando las condiciones sean propicias para el florecimiento al llegar la primavera. Grandes mamíferos (incluidos osos negros, alces, ciervos y lobos) todavía deambulan por la taiga, así como glotones, linces, zorros, gatos monteses y liebres americanas. Estos bosques también sirven como terrenos de reproducción para muchas especies de aves de América del Norte.

Impacto humano El desmonte (cortar todos los árboles en un área dada) para fabricar papel y para la construcción destruyó enormes extensiones de taiga tanto en Canadá como en el Pacífico noroeste de Estados Unidos (**FIGURA 29-23**). Desafortunadamente en la actualidad existe la necesidad, cada vez más grande, de extraer gas natural, poner presas a ríos (con el propósito de generar electricidad) y talar más bosques antiguos (principalmente para satisfacer la demanda de madera y productos de papel de los consumidores estadounidenses).

A pesar de esto, gran parte de la taiga canadiense permanece intacta. Alentadoramente, en 2008, los gobiernos provinciales de Ontario y Québec se comprometieron a proteger la mitad de los bosques boreales de propiedad pública, y a gestionar el resto de manera sustentable.

Tundra

El último bioma encontrado antes de llegar a los casquetes polares es la **tundra** ártica, una vasta región sin árboles que bordea el

▶ **FIGURA 29-22 El bioma taiga (bosque de coníferas del norte)** Las pequeñas agujas y la forma piramidal permiten a las coníferas despojarse de las nieves pesadas. (abajo, izquierda) Un lince canadiense captura una liebre americana. (arriba, derecha) Un gran búho cornudo busca una presa.

▲ **FIGURA 29-23 Desmonte** La taiga es vulnerable al desmonte, como se ve en este bosque en Columbia Británica. Éste es un medio relativamente simple y barato de talar en comparación con la cosecha selectiva de árboles, pero sus costos ambientales son elevados. La erosión disminuye la fertilidad del suelo, lo que frena el nuevo crecimiento. Además, las densas poblaciones de árboles, con edades similares que por lo general vuelven a crecer, son más vulnerables al ataque de parásitos de lo que sería una población natural de árboles de varias edades.

océano Ártico (**FIGURA 29-24**). Las condiciones en la tundra son rigurosas. Las temperaturas en el invierno frecuentemente alcanzan −55 °C o menos, con vientos ululantes. La precipitación es en promedio de 25 centímetros o menos cada año, lo que hace a esta región un "desierto congelado". Incluso durante el verano la temperatura puede caer debajo del punto de congelación, y el periodo de crecimiento puede durar sólo algunas semanas.

El clima frío de la tundra ártica resulta en **permafrost** (también conocido como *permahielo*), una capa de suelo permanentemente congelada. El suelo arriba del permafrost se descongela cada verano, por lo general a una profundidad de 60 centímetros o más. Cuando llega el deshielo de verano, el permafrost subyacente limita la capacidad del suelo para absorber el agua de la nieve y el hielo fundidos, de modo que la tundra se vuelve un cenagal.

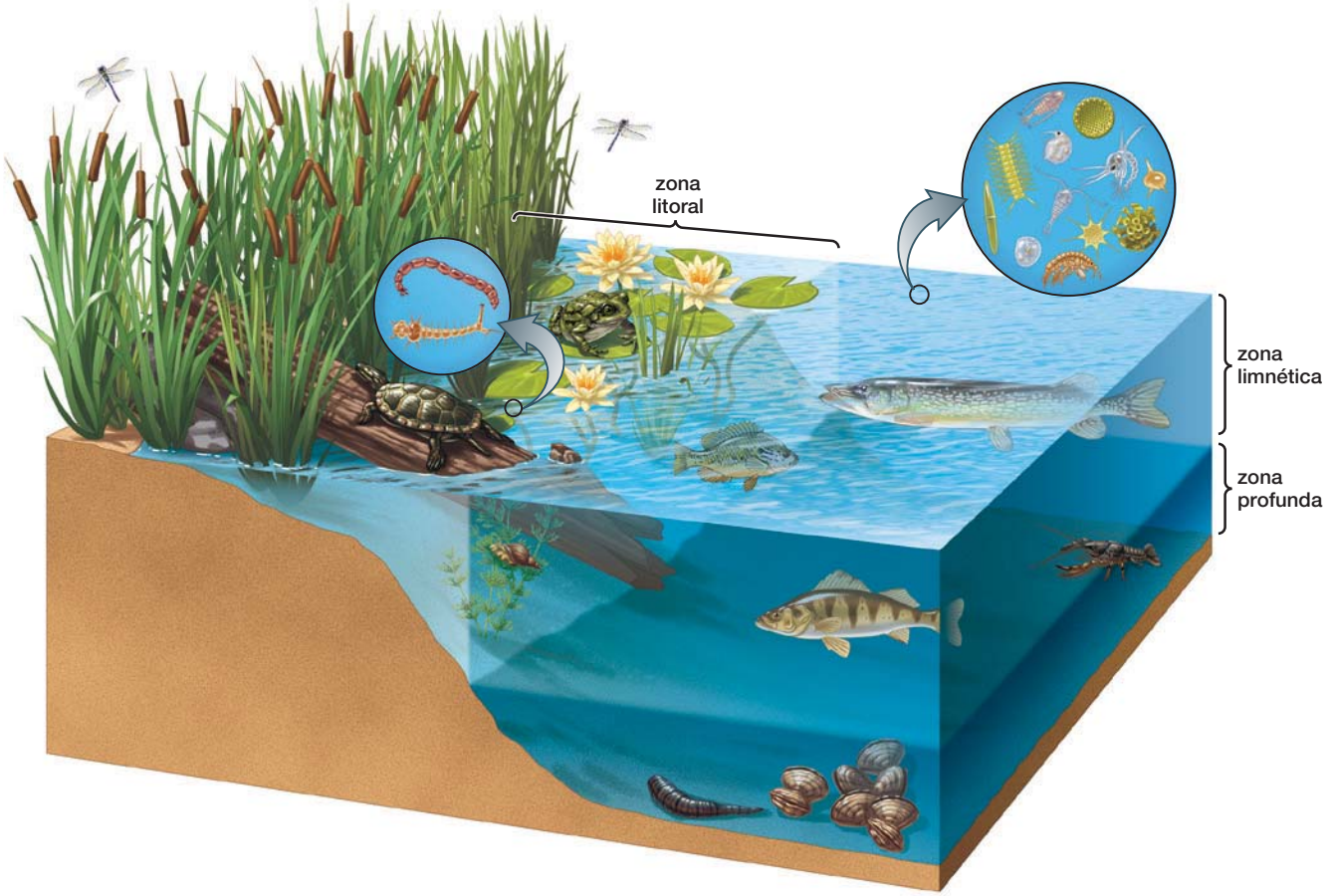
Debido al frío extremo, la breve época de crecimiento y el permafrost, que limita la profundidad de las raíces, los árboles no pueden sobrevivir ahí. No obstante, el suelo está cubierto con pequeñas flores perennes, sauces enanos y grandes líquenes llamados "liquen de los renos", un alimento favorito de los caribúes. Los cenagales veraniegos proporcionan un espléndido hábitat para los mosquitos. Éstos y otros insectos son el alimento de aproximadamente 100 especies diferentes de aves, cuya mayoría migra ahí para anidar y criar a sus juveniles durante el breve festín veraniego. La vegetación de la tundra también sostiene lemmings, pequeños roedores de los que se alimentan otros residentes de la tundra como lobos, búhos, zorros árticos y osos grizzlies.

Impacto humano La tundra está entre los más frágiles de todos los biomas, debido a su corta época de crecimiento. Un sauce de 10 centímetros de alto puede tener 50 años de edad. La tundra alpina se daña con facilidad por vehículos todoterreno y por excursionistas. Las actividades humanas en la tundra ártica llegan a dejar cicatrices que persisten durante siglos. Por fortuna para los habitantes de la tundra ártica, el impacto de la civilización se localiza alrededor de los sitios de extracción de petróleo, tuberías, minas y bases militares dispersas.

La precipitación pluvial y la temperatura limitan la vida vegetal de un bioma

Los biomas terrestres están enormemente influidos por la temperatura y la precipitación pluvial (*véase* la figura 29-7). Puesto que la temperatura influye la disponibilidad de agua, las áreas que reciben casi la misma precipitación pluvial pueden tener vegetación notablemente diferente. Por ejemplo, al viajar desde el sur de Arizona al centro de Alaska, se visitan ecosistemas que reciben cada uno 30 centímetros de lluvia al año.

▶ **FIGURA 29-24 El bioma de tundra** La vida en la tundra vista en el Parque Nacional Denali, Alaska, el cual cambia a ricos colores en el otoño. (sentido de las manecillas del reloj, desde la izquierda) Los animales de la tundra, como el caribú y el zorro ártico, pueden regular el flujo de sangre en sus patas manteniéndolas lo suficientemente calientes para evitar la congelación mientras conservan el preciado calor corporal para el cerebro y otros órganos vitales. Las plantas perennes, como esta gayuba cubierta de escarcha, crecen a nivel del suelo, evitando así el helado viento de la tundra.



▲ **FIGURA 29-25 Zonas de vida lacustre** En el lago "típico" pueden distinguirse tres zonas de vida: una zona litoral próxima a la orilla con plantas de raíz, una zona limnética de aguas abiertas y una zona profunda y oscura.

El desierto de Sonora cerca de Tucson, Arizona (*véase* la figura 29-14), tiene una temperatura anual promedio de 20 °C. El paisaje está dominado por cactus saguaro gigantes y arbustos de bajo crecimiento resistentes a la sequía. Aproximadamente 1,500 kilómetros al norte, en Montana del este, se encuentran praderas de césped corto (*véase* la figura 29-18), principalmente porque la temperatura promedio es mucho menor: alrededor de 7 °C. En el norte lejano, Alaska central recibe casi la misma precipitación pluvial anual, pero está cubierta con bosques de coníferas (*véase* la figura 29-22). Como resultado de la baja temperatura anual promedio (alrededor de −4 °C), el permafrost subyace ahí en parte del terreno. Durante el deshielo de verano, la taiga gana su nombre ruso, "bosque pantanoso", aunque su lluvia es aproximadamente la misma que en el desierto de Sonora.

29.4 ¿CÓMO SE DISTRIBUYE LA VIDA EN EL AGUA?

De los cuatro requisitos para la vida, los ecosistemas acuáticos proporcionan abundante agua y temperaturas adecuadas. Puesto que el agua se calienta y se enfría más lentamente que el aire, las temperaturas de los ecosistemas acuáticos son más moderadas y varían menos que las de los biomas terrestres. La luz en los ecosistemas acuáticos disminuye con la profundidad, ya que el agua la absorbe y también la bloquean las partículas suspendidas. Los nutrimentos en los ecosistemas acuáticos tienden a estar concentrados en sedimentos cerca del fondo, de modo que donde los nutrimentos son más altos, los niveles de luz son más bajos.

Los ecosistemas de agua dulce incluyen lagos, ríos y humedales

La distribución, la cantidad y el tipo de vida en un lago, río o humedal dependen sobre todo del acceso a dos recursos limitantes: luz y nutrimentos. Lagos y ríos varían enormemente en profundidad, lo que altera la distribución tanto de luz como de nutrimentos. En contraste, los humedales poco profundos y ricos en nutrimentos sostienen una gran diversidad de vida.

Los lagos grandes tienen distintas zonas de vida

Los lagos de agua dulce se forman cuando las depresiones naturales se llenan con agua a partir de diversas fuentes como filtraciones de agua subterránea, corrientes o escurrimientos de lluvia o nieve fundida. Algunos lechos lacustres fueron excavados por glaciares hace milenios, y otros se formaron cuando deslaves o detritos depositados por ríos de flujo lento estancaron agua detrás de ellos.

Los lagos grandes en los climas templados tienen distintas zonas de vida (**FIGURA 29-25**). Cerca de la orilla del lago hay una **zona litoral** poco profunda, donde las plantas encuentran tanto luz abundante como nutrimentos provenientes de los sedimentos del fondo. Las comunidades de los lagos de la zona litoral son las partes que presentan una mayor variación, sostienen plantas como espadañas, juncos y lirios acuáticos, que se anclan al fondo cerca de la orilla, y plantas sumergidas y algas que florecen en aguas litorales más profundas.

La zona litoral alberga también una gran diversidad de vida animal. Los vertebrados litorales incluyen ranas, serpien-

▲ **FIGURA 29-26 Un lago eutrófico** Ricos en nutrimentos disueltos, transportados por los escurrimientos desde la tierra, los lagos eutróficos brindan alimento a densas poblaciones de algas, fitoplancton y plantas tanto flotantes como de raíz.

tes acuáticas, tortugas y peces (como lucio, perca azul y robalo); los invertebrados incluyen larvas de insectos, caracoles, platelmintos y crustáceos (como cangrejos de río). Las aguas litorales también son hogar de pequeños organismos no ligados llamados colectivamente **plancton**. Las dos formas de plancton son **fitoplancton**, que incluye protistas y bacterias fotosintéticas, y **zooplancton**, que incluye protistas no fotosintéticos y pequeños crustáceos que se alimentan del fitoplancton.

A medida que el agua aumenta en profundidad, las plantas son incapaces de anclarse al fondo y todavía poder fotosintetizar. Esta región de agua abierta se divide en una zona limnética superior y una zona profunda inferior (*véase* la figura 29-25). En la **zona limnética** penetra suficiente luz para sostener la fotosíntesis; aquí, predominan plancton y peces. Bajo esta capa se encuentra la **zona profunda**, donde la luz es muy débil para sostener la fotosíntesis; los organismos que habitan aquí se nutren con materia orgánica desplazada desde las zonas de litoral y limnética, y con sedimentos arrastrados desde la tierra. Los habitantes de la zona profunda incluyen algunos peces que nadan libremente entre las zonas de vida, y detritívoros o saprófagos y degradadores, como cangrejos de río, gusanos acuáticos, almejas, sanguijuelas y bacterias.

Los lagos de agua dulce se clasifican de acuerdo con su contenido de nutrimentos

Los lagos de agua dulce en ocasiones se clasifican de acuerdo con sus niveles de nutrimentos como oligotróficos (palabra de origen griego que significa "pobremente alimentados") o eutróficos (palabra de origen griego que significa "bien alimentados"). Muchos caen en medio y pueden describirse como mesotróficos ("nivel intermedio de alimentos"). Aquí se describen los dos extremos.

Los **lagos oligotróficos** son muy bajos en nutrimentos y sostienen relativamente poca vida. Muchos se formaron por glaciares que tallaron depresiones en roca desnuda, y reciben su alimentación de corrientes montañosas. Puesto que hay poco sedimento o vida microscópica para enturbiar el agua, los lagos oligotróficos son claros, y la luz penetra profundamente. Peces como la trucha, que requieren agua bien oxigenada, proliferan ahí.

Los **lagos eutróficos** reciben cantidades relativamente grandes de sedimentos, material orgánico y nutrimentos inorgánicos (como fosfatos y nitratos) de sus alrededores, lo que les permite sostener densas comunidades vegetales (**FIGURA 29-26**). Son turbios debido al sedimento suspendido y porque existen densas poblaciones de fitoplancton, de modo que la zona limnética (donde puede penetrar la luz) es más superficial. Los cuerpos muertos de los habitantes de la zona limnética se hunden en la zona profunda, donde alimentan a organismos degradadores. Las actividades metabólicas de dichos degradadores agotan el oxígeno, de modo que la zona profunda de los lagos eutróficos con frecuencia es muy baja en oxígeno y sostiene poca vida.

Aunque los lagos grandes pueden permanecer durante millones de años, gradualmente, conforme se acumula sedimento rico en nutrimentos, los lagos oligotróficos se vuelven eutróficos, un proceso llamado *eutroficación*. Este mismo proceso, que opera durante tiempo geológico para lagos grandes, eventualmente puede hacer que los lagos experimenten sucesión a tierra seca (*véase* la figura 27-18).

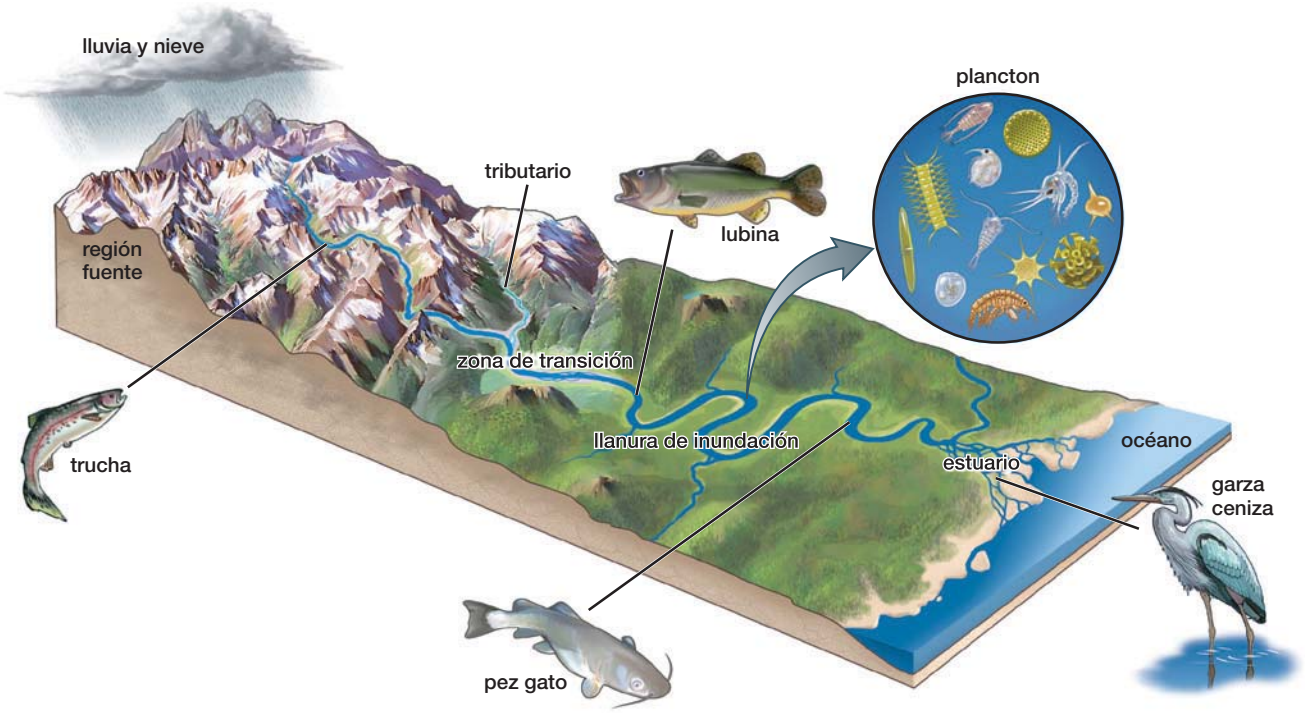
Impacto humano Los nutrimentos transportados hacia los lagos desde granjas, comederos, drenajes e incluso desde terrenos suburbanos fertilizados aceleran la eutroficación y perturban las interacciones comunitarias normales. El lago Erie alguna vez sufrió severa eutroficación debido a detergentes fosfatados y al escurrimiento de campos agrícolas fertilizados, pero acuerdos entre Estados Unidos y Canadá para reducir dichos contaminantes mejoraron enormemente la calidad del agua del lago Erie y han favorecido la protección de los otros Grandes Lagos.

Las corrientes y ríos recolectan y transportan agua superficial

Las corrientes con frecuencia se originan en las montañas donde el escurrimiento conformado por la lluvia y la nieve derretida caen sobre la roca impermeable, la región *fuente* que se muestra en la **FIGURA 29-27**. En esta región, poco sedimento llega a las corrientes, el fitoplancton es escaso y el agua es clara y fría. Las algas se adhieren a las rocas en el lecho de la corriente, donde larvas de insectos encuentran alimento y cobijo. La turbulencia mantiene las corrientes de las montañas bien oxigenadas, lo que proporciona un hogar para las truchas que se alimentan de larvas de insectos.

Las corrientes se unen a menores alturas, en esta región de transición se funden pequeñas corrientes laterales o tributarios formando corrientes y ríos pequeños más anchos y de movimiento más lento. El agua se calienta ligeramente, y se transporta más sedimento, lo que proporciona nutrimentos que permiten la proliferación de plantas acuáticas, algas y fitoplancton. Aquí se encuentran peces como la lubina negra, la perca azul y la perca canadiense (que requieren menos oxígeno que las truchas).

Conforme la tierra se vuelve más baja y más plana, el río se tiende a calentar, ensanchar y lentificar, y forma meandros (*véase* la figura 29-27). Cuando la precipitación o la nieve fundida son altas, el río puede inundar la tierra plana circundante, llamada *llanura de inundación*, y deposita una rica capa de sedimento sobre el ecosistema terrestre adjunto. Las corrientes laterales llevan sedimento rico en nutrimentos y lo depositan en el lecho del río, por lo que el agua se enturbia con sedimento y densas poblaciones de fitoplancton. A su vez, las bacterias degradadoras agotan el oxígeno en el agua más profunda, pero carpas y peces gato todavía pueden proliferar donde el oxígeno es relativamente bajo.



▲ **FIGURA 29-27 De las corrientes a los ríos y al mar** A grandes alturas, la precipitación alimenta las corrientes cristalinas, que fluyen con rapidez, creciendo y volviéndose más lentas conforme se unen diferentes tributarios a menores alturas. Muchas se convierten en ríos de movimiento lento que ondulan a través de una llanura de inundación, depositando sedimento rico y formando humedales que se convierten en estuarios donde los ríos, finalmente, se encuentran con el mar. Las comunidades de organismos de agua dulce cambian conforme el agua fluye de las montañas al océano.

Los ríos desembocan en los lagos o en otros ríos que por lo general conducen finalmente a los océanos. Cerca del nivel del mar, la tierra por lo general se aplana y el río se mueve más lento, depositando su sedimento. Es así como el sedimento interrumpe el flujo del río, y lo descompone en pequeños canales serpenteantes que forman un estuario (descrito con mayor detalle más adelante) a medida que el río se incorpora al océano.

Impacto humano Los ríos se han canalizado (profundizado y enderezado; *véase* la figura E30-1 en la página 585) para facilitar el tráfico fluvial, para evitar inundaciones y permitir la agricultura a lo largo de sus bancos. Esto aumenta la erosión en los ríos canalizados porque el agua fluye con mayor rapidez. A su vez, al evitar la inundación natural, el suelo de la llanura de inundación ya no recibe más los nutrimentos que antes depositaban ahí las inundaciones.

En Estados Unidos, las poblaciones de salmón del Pacífico noroeste y del Atlántico noreste se han reducido enormemente por las presas hidroeléctricas, la desviación del agua para la agricultura, la erosión derivada de las operaciones de tala y la pesca excesiva. En ambas costas de Estados Unidos, grupos estatales, federales y locales trabajan para restaurar los ríos y corrientes limpios y de flujo libre que sostienen las comunidades de salmón y la rica vida silvestre.

Los humedales de agua dulce se llaman cenagales, pantanos o ciénagas

Los **humedales** de agua dulce, también llamados cenagales, pantanos o ciénagas, son regiones donde el suelo está cubierto o saturado con agua. Muchas especies vegetales acuáticas y algunas terrestres proliferan en los humedales, que sostienen densos crecimientos de algas y fitoplancton, así como plantas flotantes y de raíz, incluidos céspedes tolerantes al agua.

Los humedales de agua dulce están entre los ecosistemas más productivos en América del Norte. Muchos se encuentran alrededor de los márgenes de lagos o en las llanuras de inundación de los ríos. Los humedales actúan como esponjas gigantes, ya que absorben el agua y luego gradualmente la liberan en los ríos o en los mantos acuíferos (depósitos subterráneos); esto los convierte en importantes defensas contra las inundaciones y la erosión.

Los humedales también funcionan como gigantescos filtros y purificadores naturales del agua. A medida que el agua fluye lentamente a través de ellos, las partículas suspendidas caen al fondo. Las plantas de humedal y el fitoplancton absorben nutrimentos como nitratos y fosfatos que se arrastraron desde tierra. Las sustancias tóxicas, incluidos pesticidas y metales pesados (como plomo y mercurio), pueden ser absorbidas por plantas y sedimentos del humedal. Afortunadamente las bacterias que habitan el suelo descomponen algunos pesticidas y los vuelven inofensivos. Los humedales proporcionan terrenos de apareamiento, alimento y cobijo para una gran variedad de aves (cigüeñas, somormujos, garzas, martín pescador, patos), mamíferos (castores, nutrias), peces de agua dulce e invertebrados como cangrejo de río y libélulas.

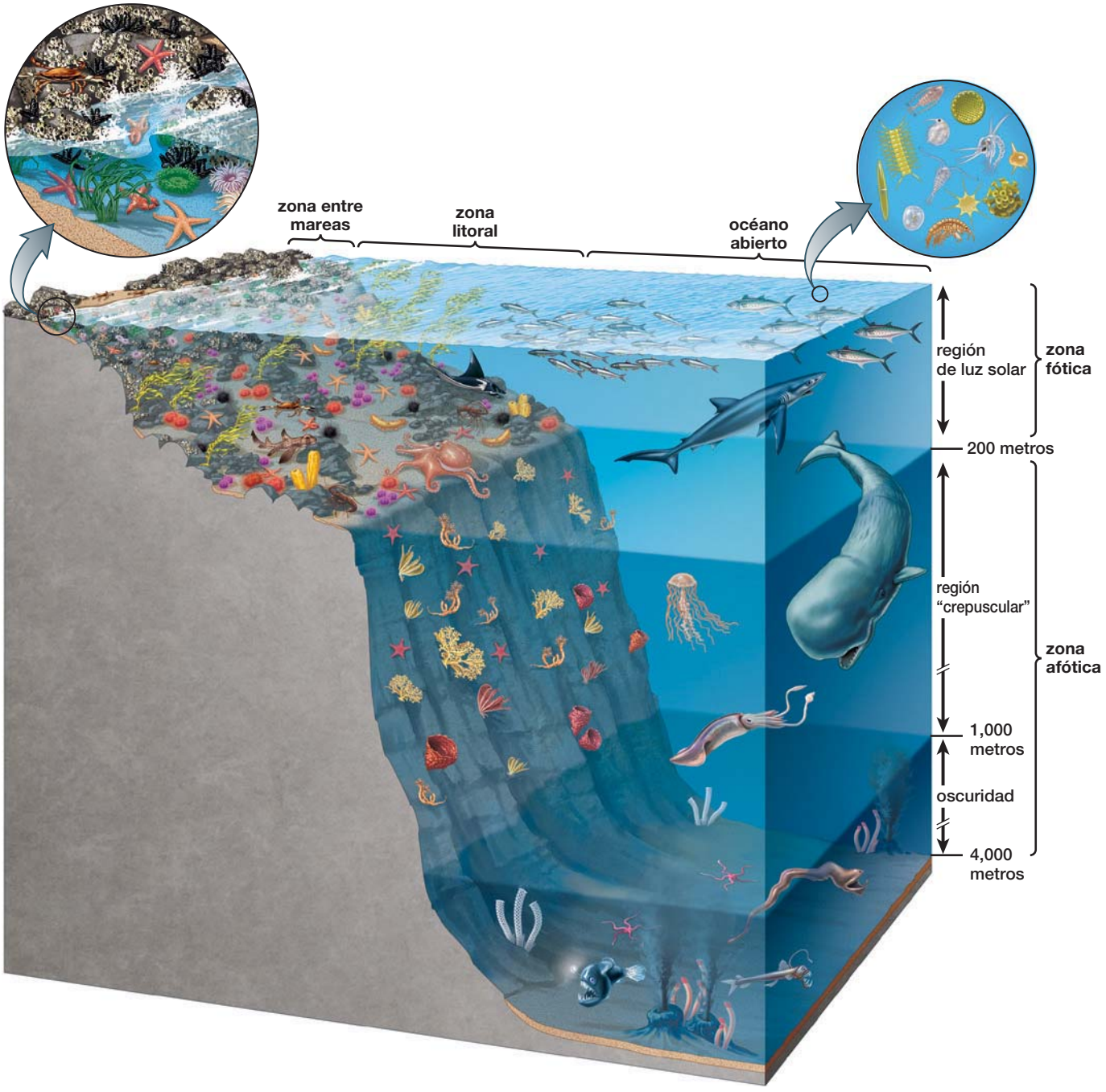
Impacto humano La superficie que cubren los humedales de agua dulce en Estados Unidos ha disminuido a casi la mitad debido a que se han drenado y rellenado con suelo para la agricultura, alojamiento y usos comerciales. La destrucción de los humedales hace al agua cercana más susceptible a los contaminantes, reduce el hábitat de la vida silvestre y puede aumentar la severidad de las inundaciones.

Por fortuna, muchas pequeñas comunidades en Estados Unidos han reconocido la capacidad purificadora del agua de los humedales, a la vez que han construido pequeños humedales con la finalidad de limpiar las aguas residuales de la población.

Adicionalmente, agencias locales, estatales y federales aprobaron leyes y crearon asociaciones para proteger los humedales existentes y para restaurar algunos que se habían degradado. Una de las más grandes restauraciones de un ecosistema jamás intentada, el Comprehensive Everglades Restoration Plan (Plan Comprensivo de Restauración de los Everglades), está actualmente en ejecución en Florida (*véase* la página 585). Como resultado de estas acciones, la tasa de pérdida de humedales disminuyó en Estados Unidos.

Los ecosistemas marinos cubren gran parte de la Tierra

Los océanos, como los lagos grandes, también tienen zonas de vida definidas (FIGURA 29-28). La capa superior de agua, donde la luz es lo suficientemente intensa como para sostener la fotosíntesis (hasta una profundidad de alrededor de 200 metros), se llama **zona fótica**. Bajo la zona fótica se encuentra la **zona afótica**, ésta se extiende



▲ **FIGURA 29-28 Zonas de vida oceánica** La fotosíntesis sólo puede efectuarse en la zona fótica superior, que incluye la zona entre las mareas, la zona litoral (zona costera) y las aguas superiores del océano abierto. En la imagen se muestran depresiones de diferentes regiones, aunque éstas varían considerablemente dependiendo de la claridad del agua, observa que las depresiones no están dibujadas a escala. Casi todos los organismos que pasan sus vidas en la zona crepuscular o en la oscuridad de medianoche de la zona afótica, dependen de material rico en energía que se deposita desde la zona fótica. La profundidad promedio del lecho marino es de aproximadamente cuatro mil metros, pero alcanza más o menos 11 mil metros en su mayor depresión ubicada en el océano Pacífico en la fosa de las Marianas, en Japón.

hasta el fondo marino y alcanza su mayor profundidad a aproximadamente 11 mil metros. La luz en la zona afótica no es adecuada para la fotosíntesis; en su región superior, prevalece un crepúsculo turbio, con constante oscuridad de medianoche en aguas más profundas. Casi toda la energía necesaria para sostener la vida debe extraerse del excremento y los cuerpos de los organismos que se hunden en la zona afótica desde la zona fótica ubicada arriba.

Como en los lagos, la mayoría de los nutrimentos en los océanos están cerca del fondo, donde no hay suficiente luz para la fotosíntesis. Los nutrimentos de la zona fótica se incorporan de manera constante en los cuerpos de los organismos y luego se transportan hacia las profundidades oceánicas cuando éstos mueren. Dichos nutrimentos vuelven a surtirse a partir de dos fuentes principales: el escurrimiento desde tierra y la surgencia (o afloramiento) desde las profundidades marinas. La **surgencia de aguas profundas** lleva agua fría, repleta de nutrimentos, desde las profundidades marinas hacia la superficie. Esto ocurre cuando los vientos prevalecientes desplazan el agua superficial, que entonces es reemplazada desde abajo. La surgencia de aguas profundas ocurre alrededor de la Antártica y a lo largo de las costas occidentales, incluidas las de California, Perú y África Occidental.

Los ecosistemas litorales templados incluyen estuarios, zonas entre mareas y bosques de algas (kelp)

Como en los ecosistemas de agua dulce, las principales concentraciones de vida en los océanos se encuentran donde los nutrimentos y la luz son abundantes, como ocurre en las aguas relativamente poco profundas de la **zona litoral**, donde la tierra que forma los continentes desciende gradualmente. Tales ubicaciones incluyen **estuarios**, que son humedales que se forman donde los ríos se juntan con los océanos (**FIGURA 29-29**). Las aguas de los estuarios varían en salinidad; las mareas altas, por ejemplo, traen un influjo de agua de mar. Los estuarios sostienen una enorme productividad biológica y poseen una gran diversidad de seres vivos. Muchas especies importantes para el comercio incluyen camarón, ostras, almejas, cangrejos y varios peces que pasan parte de sus vidas en estuarios. La productividad de los humedales de agua dulce y salada sólo es superada por el ecosistema de la selva tropical.

La **zona entre mareas** es una región alternativamente cubierta y descubierta por las mareas en ascenso y descenso (*véase* la figura 29-28). Los organismos entre mareas sobre las orillas rocosas deben adaptarse para soportar el viento, así como las olas. Los percebes (crustáceos con concha) y los mejillones (moluscos) filtran fitoplancton del agua en la marea alta, y cierran sus conchas en la marea baja para resistir la desecación. Más abajo, las estrellas de mar depredan mejillones abiertos, los erizos marinos se alimentan de las algas que recubren las rocas, y las anémonas extienden tentáculos como flores para capturar camarones y pequeños peces que pasan.

Los **bosques de algas ("kelp")** son densos espacios de una enorme alga parda (también conocida como kelp) y se encuentran a lo largo del mundo en aguas frías de la zona litoral enriquecida por surgencia de nutrimentos (*véase* la figura 20-9b). Bajo condiciones ideales, estas notables protistas pueden crecer casi 50 centímetros en un solo día, y alcanzar alturas de más de 18 metros. Densas agrupaciones de estas algas proporcionan alimento y refugio a animales de casi cada filum, como gusanos anélidos, anémonas, medusas, erizos de mar, estrellas de mar, caracoles, langostas, cangrejos, peces, focas y nutrias.

▲ **FIGURA 29-29 Un estuario** La vida prolifera en la región poco profunda donde el agua dulce del río se mezcla con el agua de mar. Ahí prosperan plantas en ciénagas salitrosas, que ofrecen cobijo a peces e invertebrados que, a su vez, son el alimento de estas garcetas y muchas otras aves.

PREGUNTA Los ecosistemas litorales tienen la mayor productividad del océano. ¿Qué factores explican esto?

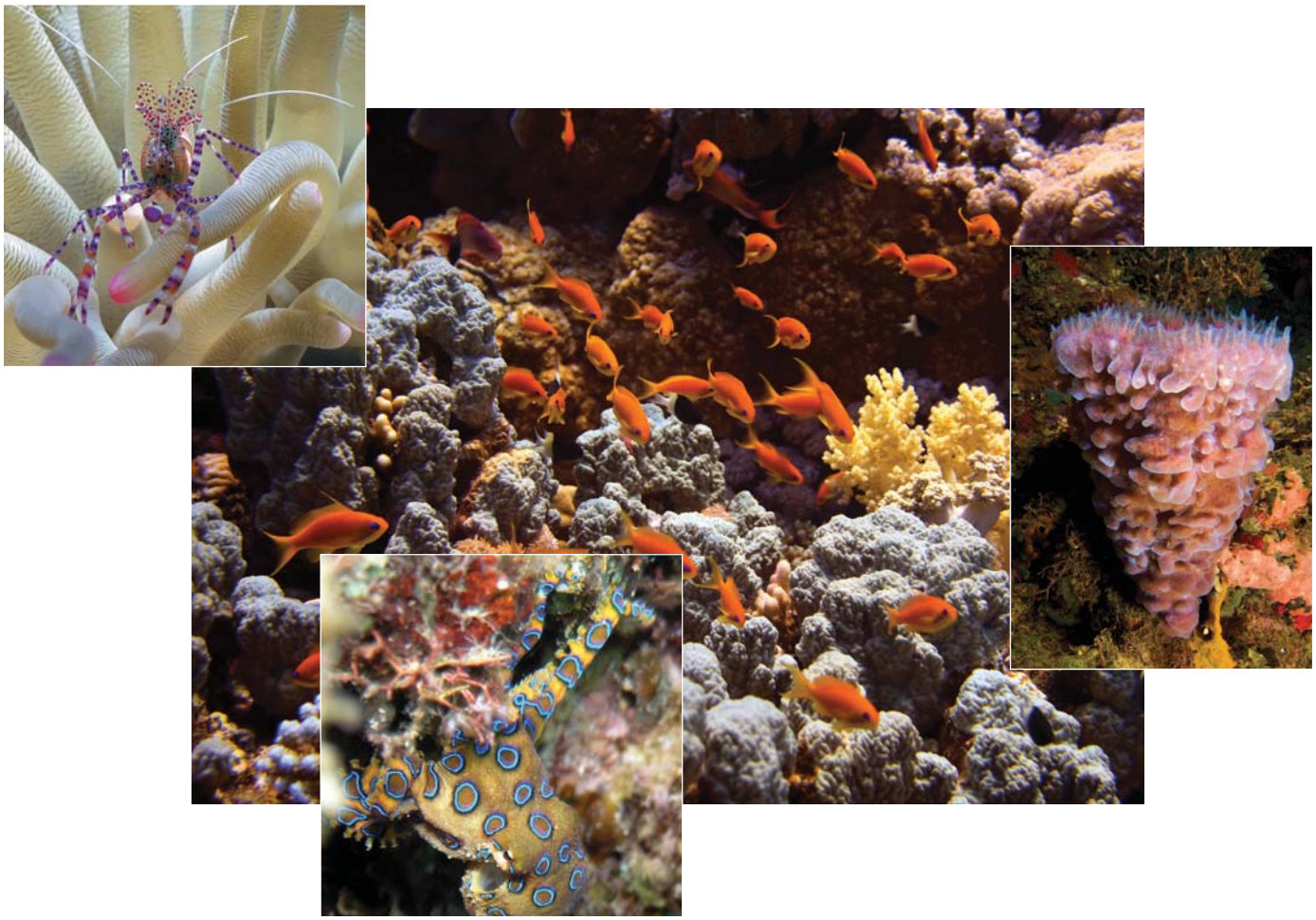
Impacto humano El crecimiento de la población humana aumenta el conflicto entre la conservación de los ecosistemas costeros como hábitats de vida silvestre y el desarrollo de dichas áreas para extracción de energía, vivienda, puertos y marinas. Los estuarios están amenazados por el escurrimiento proveniente de operaciones agrícolas, que pueden proporcionar un exceso de nutrimentos a partir de fertilizantes y excrementos del ganado. Esto aumenta el crecimiento excesivo de productores; conforme los descomponedores desintegran los cuerpos de los productores cuando mueren y se hunden al fondo, los descomponedores agotan el oxígeno del agua, y ello mata tanto a peces como a invertebrados.

Por fortuna, se realizan algunos esfuerzos para proteger estos ecosistemas. En algunas áreas, incluida una parte de las costas de California y Nueva Zelanda, se han establecido reservas marinas donde se prohíbe la pesca y se protegen los bosques de algas y su vida marina asociada.

Arrecifes de coral

Los **arrecifes de coral** son formaciones complejas que se han acumulado a lo largo de miles de años a partir de esqueletos de carbonato de calcio de corales (parientes de las anémonas). Los arrecifes de coral son más abundantes en las aguas tropicales de los océanos Pacífico e Índico, el Caribe y el Golfo de México tan al norte como el sur de Florida, donde las temperaturas máximas del agua varían entre 22 y 28 °C.

Los tejidos de los corales que construyen arrecifes albergan protistas fotosintéticos unicelulares, llamados *dinoflagelados*, en una relación mutuamente benéfica. Los protistas brindan a muchos corales sus variados colores brillantes (**FIGURA 29-30**). Los arrecifes de coral proliferan dentro de la zona fótica, por lo general a profundidades de menos de 40 metros, donde la luz penetra el agua clara y proporciona energía para la fotosíntesis. Los dinoflagelados se benefician de los altos niveles de nutrimentos y del dióxido de carbono en los tejidos de los corales. A cambio, dichos protistas proporcionan a los corales alimento derivado de la fotosíntesis.



▲ **FIGURA 29-30 Arrecifes de coral** Los arrecifes de coral, conformados de los cuerpos de los corales, brindan hábitat a una comunidad extremadamente variada de peces e invertebrados. Muchos peces se alimentan de los corales que forman el multicolorido fondo de esta fotografía. Una gran variedad de invertebrados habitan el arrecife, incluidos (sentido de las manecillas del reloj, desde arriba, izquierda) el camarón anémona moteado, que aquí se muestra sobre una anémona; una esponja tubular purpúrea, y el pequeño pulpo de anillos azules (15 cm de largo, totalmente extendido), una de las criaturas más venenosas del mundo.

PREGUNTA ¿Por qué el "blanqueo" amenaza la vida de un arrecife de coral? ¿Qué causa el blanqueamiento?

Los esqueletos de coral brindan anclaje, cobijo y alimento para una comunidad extremadamente diversa de algas, peces e invertebrados (como camarones, esponjas y pulpos; *véase* la figura 29-30). Los arrecifes de coral pueden considerarse las "selvas tropicales del océano", pues son hogar de más de 90 mil especies conocidas y probablemente con 10 veces dicha cantidad todavía por identificar.

Impacto humano. Cualquier elemento que disminuya la claridad del agua lesiona a los protistas fotosintéticos simbiontes del coral e impide el crecimiento del mismo. El escurrimiento de granjas, agricultura, tala y construcción lleva cieno y nutrimentos en exceso que promueven la eutroficación, lo que reduce la luz solar y el oxígeno. La tala de la selva tropical aumenta de manera dramática la erosión, y en ocasiones destruye simultáneamente los dos ecosistemas más diversos de la Tierra.

En muchos países tropicales, moluscos, tortugas, peces, crustáceos y los mismos corales son recolectados de los arrecifes más rápido de lo que pueden reproducirse; esto con el fin de usarlos para alimento o venderlos a los turistas, fanáticos de las conchas y dueños de acuarios en los países desarrollados. Remover peces depredadores e invertebrados de los arrecifes puede perturbar el equilibrio ecológico de la comunidad y permitir un desarrollo desmesurado en las poblaciones de algas sofocantes, erizos marinos que comen coral o estrellas de mar.

Complejas interacciones, que involucran tanto perturbaciones de seres humanos como al calentamiento global, aceleran la disminución de los corales. El blanqueamiento de los corales ocurre cuando las aguas se vuelven demasiado calientes, lo que hace que los corales expulsen sus coloridos protistas fotosintéticos y parezcan estar blanqueados (*véase* la figura 30-10c). Los protistas regresarán si el agua se enfría, pero si las temperaturas del agua permanecen muy altas, los corales que construyen arrecifes morirán gradualmente de hambre.

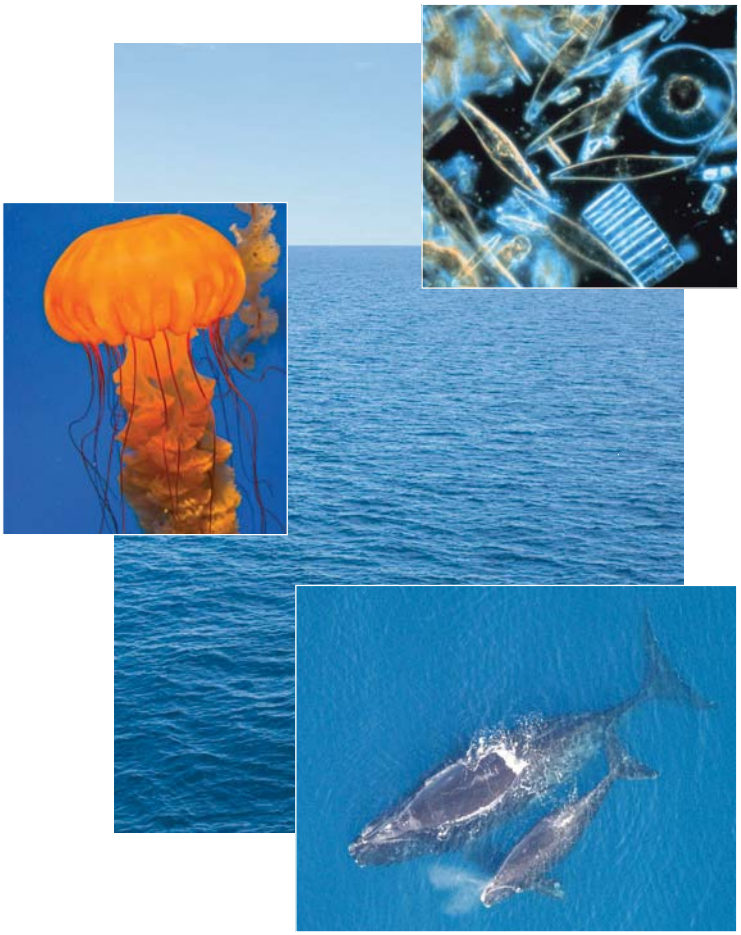
Sin embargo, hay buenas noticias. Una prohibición de pesca en las reservas de los Cayos de Florida comenzó a restaurar varias especies importantes. Asimismo, muchos arrecifes de coral ahora están protegidos dentro de los dos santuarios marinos más grandes del mundo: el Parque Marino de la Gran Barrera de Coral de Australia y el Monumento Nacional Marino de las Islas Hawaianas

del Noroeste. De manera colectiva, alrededor de 20 mil especies florecen en estos dos importantes sitios de biodiversidad.

El océano abierto

Más allá de las regiones costeras se encuentran grandes áreas de océano donde el fondo es muy profundo como para permitir el anclado de algas y que todavía reciban suficiente luz para crecer. La mayor parte de la vida en el océano abierto (**FIGURA 29-31**; *véase* también la figura 29-28) está limitada a la zona fótica superior, donde las formas de vida son **pelágicas** (esto es, de nado libre o flotantes) toda su vida. Las redes tróficas del océano abierto dependen del fitoplancton, que consiste de microscópicas bacterias fotosintéticas y protistas, principalmente diatomeas y dinoflagelados. Estos organismos los consume el zooplancton, que es una especie de pequeños crustáceos parecidos a camarones. El zooplancton, a su vez, sirve como alimento para invertebrados más grandes, peces pequeños e incluso mamíferos marinos, como la ballena franca glacial (*véase* la figura 29-31).

La cantidad de vida pelágica varía en gran medida de un lugar a otro. La claridad azul de las aguas tropicales se debe a la falta de nutrimentos, lo que limita la concentración de fitoplancton en el agua. Las aguas ricas en nutrimentos que sostienen una gran comunidad de fitoplancton son verdosas y relativamente turbias.



▲ **FIGURA 29-31 El océano abierto** Sostiene abundante vida en la zona fótica, incluidos (sentido de las manecillas del reloj, desde la izquierda) una pequeña medusa, que es miembro del zooplancton; el fitoplancton, los productores fotosintéticos del océano, y los mamíferos marinos como esta ballena franca glacial y su ballenato.

Impacto humano Dos grandes amenazas del océano abierto son la contaminación y la pesca excesiva. Los buques que viajan por el océano tiran millones de contenedores plásticos por la borda todos los días; de igual forma, desechos plásticos se arrojan desde tierra firme. El plástico parece alimento para las inocentes tortugas marinas, gaviotas, marsopas, focas y ballenas, muchas de las cuales mueren después de tratar de consumirlas. El petróleo contamina el océano abierto a partir de derrames de petroleros, escurrimientos de desechos inadecuados en tierra y fugas de pozos petroleros fuera de la costa.

La creciente demanda de pescado, aunada a las crecientes poblaciones humanas que usan técnicas de pesca más eficientes, provoca que los peces se recolecten en números no sostenibles (*véase* la página 590). Las poblaciones de bacalao, alguna vez abundantes, del este de Canadá casi han desaparecido a pesar de más de una década de severas restricciones pesqueras; es posible que la pesca de bacalao en Nueva Inglaterra tenga el mismo destino. Las poblaciones de merluza, pez espada, atún y muchos otros tipos de alimento marino también disminuyeron en forma dramática debido a la pesca excesiva. El dragado de peces, vieiras y cangrejos no sólo ha agotado muchas de estas poblaciones, sino que puede dañar seriamente ecosistemas enteros del lecho marino. Muchas poblaciones de tiburones, que son depredadores clave en las redes tróficas oceánicas, ahora están en peligro debido a la pesca excesiva. Dado que muchos tipos de tiburones procrean hasta que tienen más de 10 años de edad, y puesto que producen un pequeño número de descendientes, sus poblaciones son lentas para recuperarse.

Ahora se hacen esfuerzos para evitar la pesca excesiva. Muchos países establecieron cuotas sobre los peces cuyas poblaciones están amenazadas. En todo el mundo se establecen cada vez más reservas marinas donde está prohibida la pesca, lo que produce mejoras sustanciales en la diversidad, número y tamaño de los animales marinos dentro de dichas áreas. Las áreas cercanas también se benefician porque las reservas actúan como guarderías y ayudan a restaurar poblaciones fuera de las reservas.

Estudio de caso continuación

Aves y granos

Cosechar plantas de cacao y café mientras se protege la selva tropical ayuda a generar alimento de manera sustentable. Hay una urgente necesidad por aplicar este concepto también a la pesca. El Marine Stewardship Council (MSC, Consejo de Administración del Mar) es una organización internacional no lucrativa que promueve y recompensa la pesca sustentable. El MSC trabaja con pescadores, científicos, grupos de conservación y compañías de alimentos marinos; certifica operaciones de pesca individuales y coloca su ecoetiqueta en los productos marinos certificados. Para ser certificada, la compañía pesquera debe operar a un nivel que sostenga la población del pez u otro alimento marino. También debe hacer su captura en una forma que mantenga la salud del ecosistema de donde se recolectó la pesca. La primera compañía pesquera en México en obtener la certificación del MSC se dedica a recolectar langosta de las rocas con trampas que permiten escapar a las langostas de menor tamaño y a otros animales pequeños que entren en ellas por accidente.

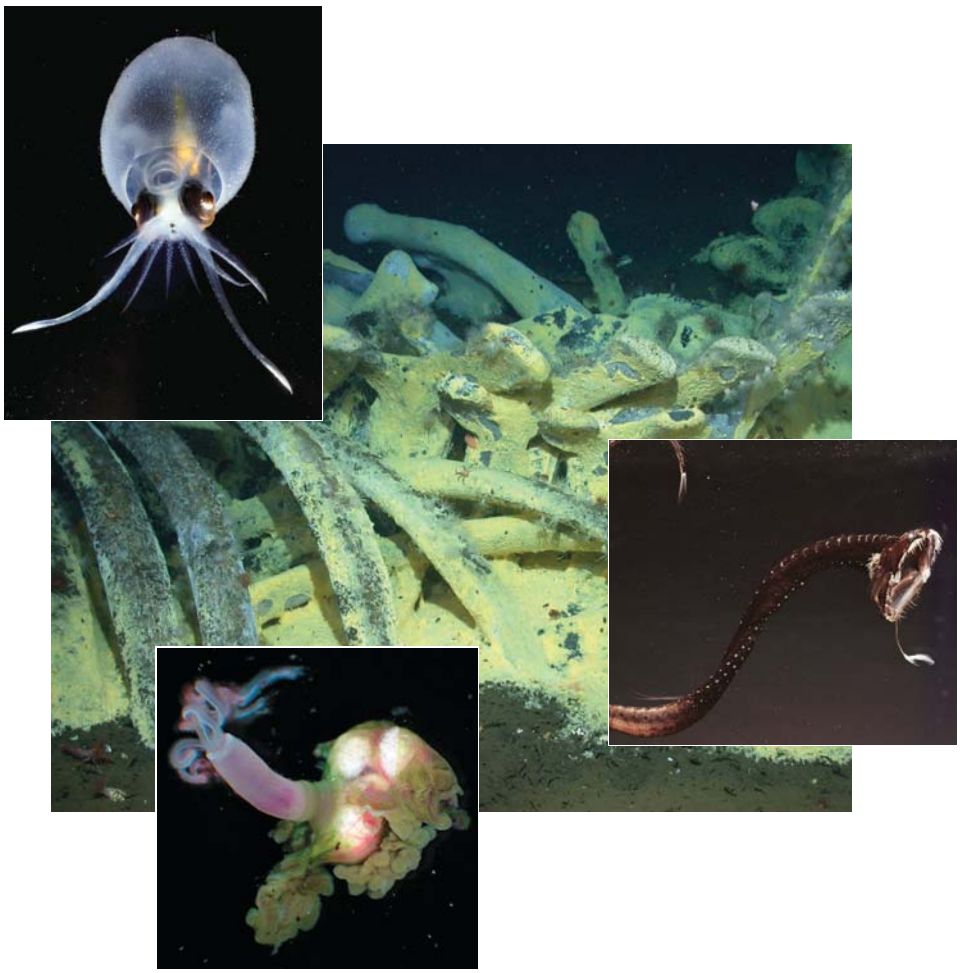
Comunidades únicas cubren el lecho marino

Puesto que la cantidad de luz en la zona afótica es inadecuada para la fotosíntesis, la mayor parte de la energía en esta zona proviene del excremento y los cuerpos muertos que caen de arriba. No obstante, la vida se encuentra ahí en cantidades sorprendentes y diversas, incluidos gusanos, pepinos de mar, estrellas de mar, moluscos, calamares y peces de formas extrañas (**FIGURA 29-32**). Aquí, algunos animales generan su propia luz, un fenómeno conocido como bioluminiscencia; asimismo, algunos peces mantienen colonias de bacterias bioluminiscentes en cámaras visibles y especiales de sus cuerpos. La bioluminiscencia puede ayudar a los habitantes del fondo a atraer presas, a ver (muchos tienen ojos grandes) o a atraer pareja. Poco se sabe del comportamiento y la ecología de estas criaturas sorprendentes y exóticas, que casi nunca sobreviven si se llevan a la superficie.

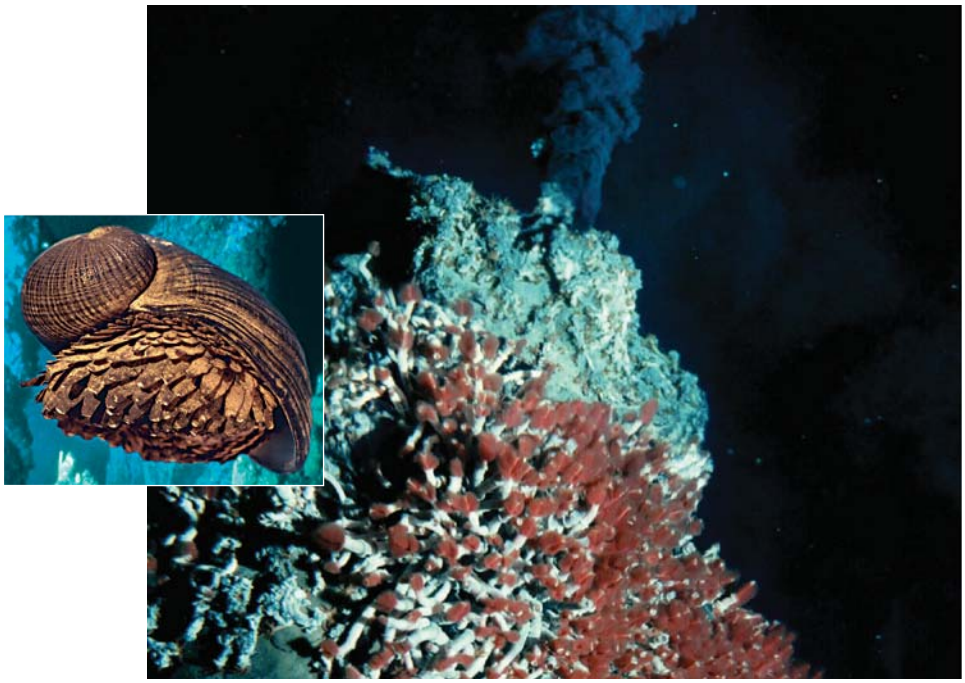
En fechas recientes se han encontrado comunidades enteras, incluidas especies nuevas para la ciencia, alimentándose de los cuerpos muertos de ballenas, cada una de las cuales lleva un promedio de 40 toneladas de alimento al lecho marino (*véase* la figura 29-32). Primero, peces, cangrejos, gusanos y caracoles infestan el cadáver y extraen nutrimentos de su carne y huesos. Los cuerpos de los "gusanos zombie" comedores de huesos, descritos por primera vez en 2005, consisten principalmente de estructuras con forma de raíz que cavan un túnel en el hueso y absorben nutrimentos, una estrategia de alimentación nunca antes observada (*véase* la figura 29-32). Luego, bacterias anaerobias continúan la descomposición del hueso, y una diversa comunidad de almejas, gusanos, mejillones y crustáceos se mueven para alimentarse de las bacterias durante esta etapa de descomposición, que puede durar décadas.

Comunidades de chimeneas hidrotermales En 1977, geólogos que exploraban la falla de las Galápagos (un área del lecho Pacífico donde se separan las placas que forman la corteza de la Tierra) encontraron respiraderos que llamaron "fumarolas negras", las cuales emitían agua supercalentada ennegrecida con sulfuros y otros minerales. Alrededor de estos respiraderos había una rica **comunidad de chimeneas hidrotermales** de peces rosas, cangrejos blancos ciegos, mejillones enormes, almejas blancas, anémonas de mar, gusanos tubo gigantes y un caracol ataviado con placas de armadura cargadas de hierro (**FIGURA 29-33**). Cientos de nuevas especies se han encontrado en estos hábitats especializados, que ahora se han descubierto en muchas regiones del mar profundo donde se separan las placas tectónicas, lo que permite la salida de material del interior de la Tierra.

En este ecosistema único, bacterias sulfurosas funcionan como productores. Recolectan energía de una fuente que es mortal para la mayoría de las otras formas de vida: ácido sulfhídrico descargado de las grietas de la corteza de la Tierra. Este proceso, llamado **quimiosíntesis**, sustituye la fotosíntesis en las comunidades de las chimeneas, que proliferan a más de un kilómetro



▶ **FIGURA 29-32 Moradores de las profundidades** El esqueleto de una ballena proporciona una bonanza de nutrimentos submarinos. Un "gusano zombie" (abajo izquierda) puede insertar su cuerpo inferior en forma de raíz profundamente en los huesos del esqueleto de la ballena en descomposición. Otros moradores de las profundidades incluyen (arriba, izquierda) un calamar de las profundidades oceánicas casi transparente, con tentáculos cortos abajo de ojos protuberantes, y un pez víbora, cuyas enormes mandíbulas y afilados dientes le permiten asir y engullir su presa completa.



◀ FIGURA 29-33 Comunidades de las chimeneas hidrotermales Las "fumarolas negras" escupen agua supercaliente rica en minerales, los cuales proporcionan tanto energía como nutrimentos a la comunidad de las chimeneas hidrotermales. Los gusanos de tubo rojo gigantes pueden alcanzar casi tres metros de largo y vivir hasta 250 años. Partes de estos gusanos están coloreadas de rojo por una molécula parecida a la hemoglobina que captura ácido sulfhídrico. (izquierda) El pie de este caracol de una comunidad hidrotermal está protegido con escamas recubiertas con sulfuro de hierro.

y medio bajo la superficie del mar. Muchos animales de las chimeneas consumen directamente los microorganismos, mientras que otros, como el gusano de tubo gigante (que carece de tubo digestivo), alojan las bacterias dentro de sus cuerpos y derivan toda su energía de ellas. El gusano, que puede alcanzar una longitud de 2.7 metros, obtiene su color rojo de una forma única de hemoglobina que transporta ácido sulfhídrico a la bacteria simbiótica. Estos gusanos de tubo tienen el récord de longevidad en invertebrados: un estimado de 250 años.

Las bacterias y arqueas que habitan las comunidades de las chimeneas pueden sobrevivir a temperaturas extremadamente altas; algunas pueden vivir a 106 °C (el agua a esta profundidad puede alcanzar temperaturas mayores a la temperatura del punto de ebullición de la superficie, debido a la tremenda presión). Los científicos investigan cómo las enzimas y otras proteínas de estos microbios amantes del calor pueden seguir funcionando a temperaturas que destruirían las proteínas en los cuerpos de los seres humanos, y buscan formas de comercializarlas.

Estudio de caso otro vistazo

Aves y granos

Las aves canoras migratorias norteamericanas están disminuyendo debido a la pérdida de su hábitat en tres regiones cruciales: a lo largo de sus rutas de migración, en sus territorios de reproducción en Estados Unidos y en sus hogares invernales de selva tropical en América del Sur y Central. ¿El cultivo sustentable de café y cacao puede ayudar a conservar estas aves? Las técnicas de cultivo tradicionales, como el café que se cultiva en "plantaciones rústicas" y las plantas de cacao que crecen usando un método llamado "granja cabruca", brindan una esperanza.

La mayor parte del café proveniente de México se cosecha en plantaciones a la sombra ("café cultivado a la sombra"), con frecuencia abajo solamente de algunos tipos de árboles que no producen un hábitat suficientemente diverso para las aves de selva tropical y otras especies. Por otra parte, las plantaciones de café certificadas "rústicas" deben incluir al menos 10 especies de árboles diferentes, y muchas plantaciones incluyen muchas más (**FIGURA 29-34**). En muchos casos, los árboles de dosel sirven como una fuente de alimento adicional o de ingresos para los granjeros, y proporcionan frutas cítricas, plátanos, guayabas y madera. Algunas plantaciones rústicas brindan un hogar a más de 150 especies diferentes de aves, que se alimentan con los frutos o insectos que florecen en los árboles y el suelo húmedo.

Cuando te deleites con una barra de chocolate, considera que la deforestación ahora ha arrebatado 93% de los más de un millón de kilómetros cuadrados de selva tropical que alguna

▲ FIGURA 29-34 Las plantaciones cafetaleras rústicas preservan la biodiversidad Una muestra de plantación cafetalera rústica en México. Aunque las producciones de café son más bajas en estos diversos escenarios, se pueden cosechar varias frutas en el mismo bosque en el que plantan su café. (detalle) Granos de café maduros en un cafeto.

(continúa)

vez coronaron la costa atlántica de Brasil. Aquí, los programas de conservación ayudan a los granjeros a reintroducir el método cabruca tradicional de cultivar árboles de cacao, el cual involucra el adelgazamiento de la selva tropical y la plantación en medio de su diversidad natural. Un ejemplo de ello es Joao Tavares, cuya familia ha usado esta técnica por cuatro generaciones, ha plantado muchos árboles nativos en su granja, donde abundan las orquídeas y la selva resuena con el canto de las aves. "Entendemos que debemos preservar la cabruca", explica, "incluso si tienes menos producción". Agrega que, en las granjas donde se ha desmontado la selva para plantar densas porciones de árboles de cacao, "tienes más producción, pero tienes muchos problemas. Tienes más enfermedad, más insectos, así que decidimos preservar".

Los importadores y consumidores de café y cacao gradualmente se dan cuenta de la importancia de estas plantaciones en el mantenimiento de la biodiversidad, en particular la de las aves migratorias. El Smithsonian Migratory Bird Center (Centro de Aves Migratorias del Smithsonian) certifica las plantaciones de café como Bird Friendly™ (Amigable con las aves) si cumplen con los altos estándares para la diversidad de la selva y la cubierta de dosel. La Rainforest Alliance (Alianza de la selva) certifica el cacao y el café que se cosechan de manera sustentable. Muchas grandes corporaciones trabajan con países productores de cacao y café, y con organizaciones de conservación, para ayudar a los granjeros a hacer rentables los métodos agrícolas tradicionales y para brindar a los consumidores opciones amigables con la Tierra.

El mayor precio de los productos con base en el café y la cocoa, cultivados de manera sustentable, refleja el valor de los servicios al ecosistema que proporciona la selva tropical, pero los consumidores que son juiciosos pueden descubrir que los sabores y los beneficios ambientales bien valen el costo. Si te gusta sentarte en el exterior a escuchar a las aves mientras bebes café o chocolate, piensa en la relación entre ellos: ¿tu bebida ayuda a preservar la selva tropical?

Considera esto

La mayoría de los conservacionistas está de acuerdo en que el hábitat de la vida silvestre en los países menos desarrollados no estará protegido a menos que los residentes locales apoyen su preservación y participen activamente en ello. Busca y describe otros proyectos que se ajusten a este modelo del uso sustentable de la selva tropical u otros ecosistemas en peligro, como los arrecifes de coral.

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

29.1 ¿Qué factores influyen en el clima de la Tierra?

El tiempo se refiere a las fluctuaciones a corto plazo en temperatura, humedad, nubosidad, viento y precipitación en una región durante periodos de horas o días. El clima, en contraste, se refiere a patrones de tiempo que prevalecen durante años o siglos en una región particular. La energía solar se distribuye a lo largo de una región más grande al norte y al sur del ecuador que en el ecuador. Por ende, el ecuador es uniformemente caliente, mientras que mayores latitudes tienen temperaturas globales menores. La inclinación de la Tierra sobre su eje causa dramáticas variaciones estacionales en las latitudes al norte y al sur. El aire caliente que asciende y el aire frío que baja en patrones regulares de norte a sur produce áreas de baja y alta humedad. Dichos patrones se modifican por la topografía de los continentes y por la proximidad a los océanos.

29.2 ¿Qué condiciones requiere la vida?

Los requisitos para la vida en la Tierra incluyen nutrimentos, energía, agua líquida y un intervalo adecuado de temperaturas. La interacción de estos cuatro factores da forma a las características y abundancia de los organismos en las diferentes regiones de la Tierra.

29.3 ¿Cómo se distribuye la vida en la Tierra?

De los cuatro factores requeridos para la vida, los dos factores limitantes críticos del ecosistema terrestre son temperatura y agua. En los continentes, grandes regiones con climas similares tendrán vegetación similar, determinada por la interacción de temperatura y precipitación pluvial o la disponibilidad de agua. Dichas regiones se llaman biomas.

Los biomas de selva tropical, ubicados cerca del ecuador, son cálidos y húmedos, dominados por grandes árboles siempre verdes de hojas anchas. La mayoría de los nutrimentos se encuentran en la vegetación. La mayor parte de la vida animal es arbórea. La selva tropical, hogar de al menos 50% de todas las especies, está siendo talada a un ritmo acelerado para emprender ahí actividades de agricultura, aunque el suelo es en extremo pobre. Ligeramente más lejos del ecuador, las estaciones húmedas alternan con estaciones secas durante las cuales los árboles mudan sus hojas, lo que produce bosques caducifolios tropicales.

Los bosques de arbustos y las sabanas reciben menos lluvia que los bosques tropicales caducifolios y tienen extensas estaciones secas. La sabana africana es hogar de las más diversas y extensas manadas de mamíferos grandes del mundo.

La mayoría de los desiertos, que reciben menos de 25 centímetros de lluvia al año, se localizan alrededor de las latitudes 30° N y 30° S, o en las sombras pluviales de las cadenas montañosas. En los desiertos, las plantas se encuentran muy separadas entre sí y tienen adaptaciones para conservar el agua; por su parte, los animales tienen tanto mecanismos conductuales como fisiológicos para evitar el calor excesivo y conservar el agua.

El chaparral existe en condiciones parecidas al desierto, las cuales son moderadas por su proximidad a una costa, lo anterior le permite el crecimiento de árboles pequeños y arbustos.

Los pastizales, también llamados praderas, están concentrados en el centro de los continentes. Dichos biomas tienen una cubierta de césped continua y pocos árboles. Producen los suelos más ricos del mundo y una gran parte de ellos se han convertido a la agricultura.

Los bosques templados caducifolios, cuyos árboles de hoja ancha se desprenden de sus hojas en invierno para conservar la humedad, dominan la mitad oriental de Estados Unidos y también se encuentran a lo largo de la mayor parte de Europa y en el este de Asia. En esos lugares se tiene una mayor precipitación que en los pastizales.

Los bosques templados húmedos, dominados por perennifolios, se encuentran a lo largo de la costa del Pacífico norte de Estados Unidos, la costa sureste de Australia y la costa suroeste de Chile.

La taiga o bosque de coníferas del norte casi da vuelta a la Tierra abajo de la región ártica. Está dominada por coníferas pe-

rennifolias cuyas pequeñas hojas en forma de agujas cerosas están adaptadas para conservar el agua y sacar ventaja de la breve época de crecimiento.

La tundra es un desierto congelado donde el permafrost evita el crecimiento de árboles y los arbustos permanecen achaparrados. No obstante, diversa vida animal y vegetal perenne prolifera en este frágil bioma, que se encuentra en las cimas de las montañas y en el Ártico.

29.4 ¿Cómo se distribuye la vida en el agua?

De los cuatro factores requeridos para la vida, la energía y los nutrimentos son los dos principales factores limitantes en la distribución y abundancia de la vida en los ecosistemas acuáticos. Los nutrimentos se encuentran en sedimentos del fondo, escurren de la tierra circundante, o son proporcionados por surgencia de aguas profundas en aguas marinas cercanas a la costa.

En los lagos de agua dulce, la zona litoral cercana a la costa recibe tanto luz solar como nutrimentos y sostiene la comunidad lacustre más diversa. La zona limnética es la región bien iluminada del agua abierta donde pueden proliferar los protistas fotosintéticos. En la zona profunda de los lagos grandes, la luz es inadecuada para la fotosíntesis, y la mayor parte de la energía la proporcionan los detritos. Los lagos oligotróficos son claros, bajos en nutrimentos y sostienen comunidades escasas. Los lagos eutróficos son ricos en nutrimentos y sostienen comunidades densas. Durante la sucesión, los lagos tienden a ir de una condición oligotrófica a una eutrófica.

Las corrientes comienzan en una región fuente, con frecuencia en montañas, donde el agua la proporcionan la lluvia y la nieve derretida. El agua que sirve de fuente por lo general es clara, alta en oxígeno y baja en nutrimentos. Las corrientes se unen a menores alturas, transportando sedimentos de la tierra y dando sostén a una comunidad más grande en esta región de transición, donde se forman ríos. En su camino a lagos u océanos, los ríos entran a llanuras de inundación relativamente planas, donde depositan nutrimentos, siguen rutas en meandros y desbordan sobre la tierra cuando la precipitación es alta.

La mayor parte de la vida en los océanos se encuentra en agua poco profunda, donde la luz solar puede penetrar, y se concentra cerca de los continentes, particularmente en áreas de surgencia, donde los nutrimentos son más abundantes. Las aguas costeras templadas incluyen estuarios, áreas enormemente productivas donde los ríos se unen con el océano. Éstos mantienen a muchas especies de aves y organismos marinos que forman la base de muchas pesquerías importantes. La zona entre mareas, alternativamente cubierta y expuesta por mareas, aloja organismos que pueden soportar olas y la exposición al aire. Los bosques de algas crecen en áreas costeras frías ricas en nutrimentos y proporcionan alimento y refugio a muchos peces e invertebrados, así como a focas y nutrias. Los arrecifes de coral, que se forman con los esqueletos de los corales, se encuentran sobre todo en mares tropicales poco profundos. Este complejo hábitat sostiene un ecosistema submarino enormemente variado.

En mar abierto, la mayoría de la vida se encuentra en la zona fótica, donde la luz sostiene la fotosíntesis mediante el fitoplancton. En la zona afótica inferior, la vida está sostenida por nutrimentos que caen desde la zona fótica.

El lecho marino profundo yace dentro de la zona afótica. Ahí, muchas especies son bioluminiscentes, y todas están adaptadas a la formidable presión del agua. Los cadáveres de las ballenas ofrecen una bonanza de nutrimentos que sostiene una sucesión de comunidades únicas a lo largo de un periodo de varias décadas. Las comunidades especializadas de las chimeneas hidrotermales, sostenidas por bacterias quimiosintéticas, florecen a grandes profundidades en aguas supercalentadas en regiones donde las placas de la corteza terrestre están separadas.

Términos clave

agujero en la capa de ozono *555*
arrecife de coral *573*
biodiversidad *559*
bioma *559*
bosque de algas (kelp) *573*
bosque de coníferas del norte *566*
bosque templado caducifolio *565*
bosque templado húmedo *566*
bosque tropical caducifolio *562*
bosque tropical de arbustos *562*
capa de ozono *554*
chaparral *564*
clima *554*
comunidades de las chimeneas hidrotermales *576*
desertificación *563*
desierto *562*
estuario *573*
fitoplancton *570*
giro *556*
humedal *571*
lago eutrófico *570*
lago oligotrófico *570*
pastizal *564*
pelágica *575*
permafrost *568*
plancton *570*
pradera *564*
quimiosíntesis *576*
sabana *562*
selva tropical *559*
sombra pluvial *557*
surgencia de aguas profundas *573*
taiga *566*
tiempo *554*
tundra *567*
zona afótica *572*
zona entre mareas *573*
zona fótica *572*
zona limnética *570*
zona litoral *569, 573*
zona profunda *570*
zooplancton *570*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. La inclinación de la Tierra sobre su eje produce _____. La zona alrededor del ecuador se llama _____. Los climas costeros son más moderados debido a _____. Una región seca en el lado de una cadena montañosa que da frente a la dirección de alejamiento de los vientos prevalecientes se llama _____.
2. De los cuatro principales requisitos para la vida, ¿cuáles dos están más limitados en los ecosistemas terrestres? _____, _____. ¿Cuáles dos están más limitados en los ecosistemas acuáticos? _____, _____. Los ecosistemas terrestres biológicamente más diversos son _____. Los ecosistemas acuáticos biológicamente más diversos son _____.
3. En el bioma _____, la mayoría de los nutrimentos se encuentran en los cuerpos de las plantas, en lugar de en _____. En el bioma _____ hay estaciones pronunciadas y los árboles pierden sus hojas en invierno. En el bioma _____ hay muy poca lluvia para sostener árboles, pero el suelo es tan rico que la mayor parte del bioma se ha convertido en terreno agrícola. El bioma _____ se caracteriza por tener menos de 25 centímetros de lluvia al año. Un bioma donde los céspedes son la vegetación dominante y los árboles están enor-

memente espaciados, con una gran diversidad de grandes mamíferos, es _____. Vegetación achaparrada crece en el bioma "desierto congelado" conocido como _____.

4. La porción poco profunda de un gran lago de agua dulce se llama _____. El plancton fotosintético se llama _____; el plancton no fotosintético se llama _____. La porción de agua abierta de un lago se divide en dos zonas, la _____ superior y la _____ inferior. Los lagos que son bajos en nutrimentos se describen como _____. Los lagos altos en nutrimentos se describen como _____. Los ecosistemas de agua dulce más diversos son _____.
5. Los productores primarios del océano abierto son principalmente _____. En el mar profundo, muchos peces producen luz mediante _____. Las comunidades de las chimeneas hidrotermales están sostenidas por bacterias que obtienen energía mediante el proceso de _____, que usa el compuesto _____ como fuente de energía. El agua cerca de las chimeneas hidrotermales puede estar a temperaturas por arriba del punto de ebullición de la superficie, pero no hierve debido a _____.

Preguntas de repaso

1. Explica cómo las corrientes de aire contribuyen a la formación de los trópicos y los grandes desiertos.
2. ¿Cómo se llaman las grandes corrientes oceánicas de tipo circular? ¿Qué efecto tienen sobre el clima y dónde es más fuerte ese efecto?
3. ¿Cuáles son los cuatro principales requisitos para la vida? ¿Cuáles dos son los que con más frecuencia son limitantes en los ecosistemas terrestres? ¿Y en los ecosistemas oceánicos?
4. Explica por qué subir una montaña en el Hemisferio Norte te lleva a través de biomas similares a los que encontrarías al viajar al norte una larga distancia.
5. ¿Dónde se concentran los nutrimentos del bioma de selva tropical? ¿Por qué la vida de la selva tropical se concentra a gran altura sobre el suelo?
6. Explica tres efectos indeseables de la agricultura en el bioma de selva tropical.
7. Menciona algunas adaptaciones de los cactus del desierto y los animales del desierto ante el calor y la sequía.
8. ¿Qué actividades humanas dañan a los desiertos? ¿Qué es desertificación?
9. ¿Cómo se adaptaron los árboles de la taiga a la falta de agua y a una estación de crecimiento corta?
10. ¿Cómo difieren los biomas caducifolios y de coníferas?
11. ¿Qué factor ambiental individual explica mejor por qué el bioma natural es pradera de césped corto en el este de Colorado, pradera de césped alto en Illinois y bosque caducifolio en Ohio?
12. ¿Dónde es más abundante la vida en los océanos y por qué?
13. Distingue entre las zonas limnética, litoral y profunda de los lagos en términos de su ubicación y las comunidades que sostienen.
14. Distingue entre lagos oligotróficos y eutróficos. Describe un escenario natural y un escenario creado por humanos bajo los cuales un lago oligotrófico pueda convertirse en un lago eutrófico.
15. Compara las zonas fuente, de transición y llanura de inundación de corrientes y ríos.
16. Distingue entre las zonas fótica y afótica. ¿Cómo obtienen nutrimentos los organismos de la zona fótica? ¿Cómo lo hacen los de la zona afótica?

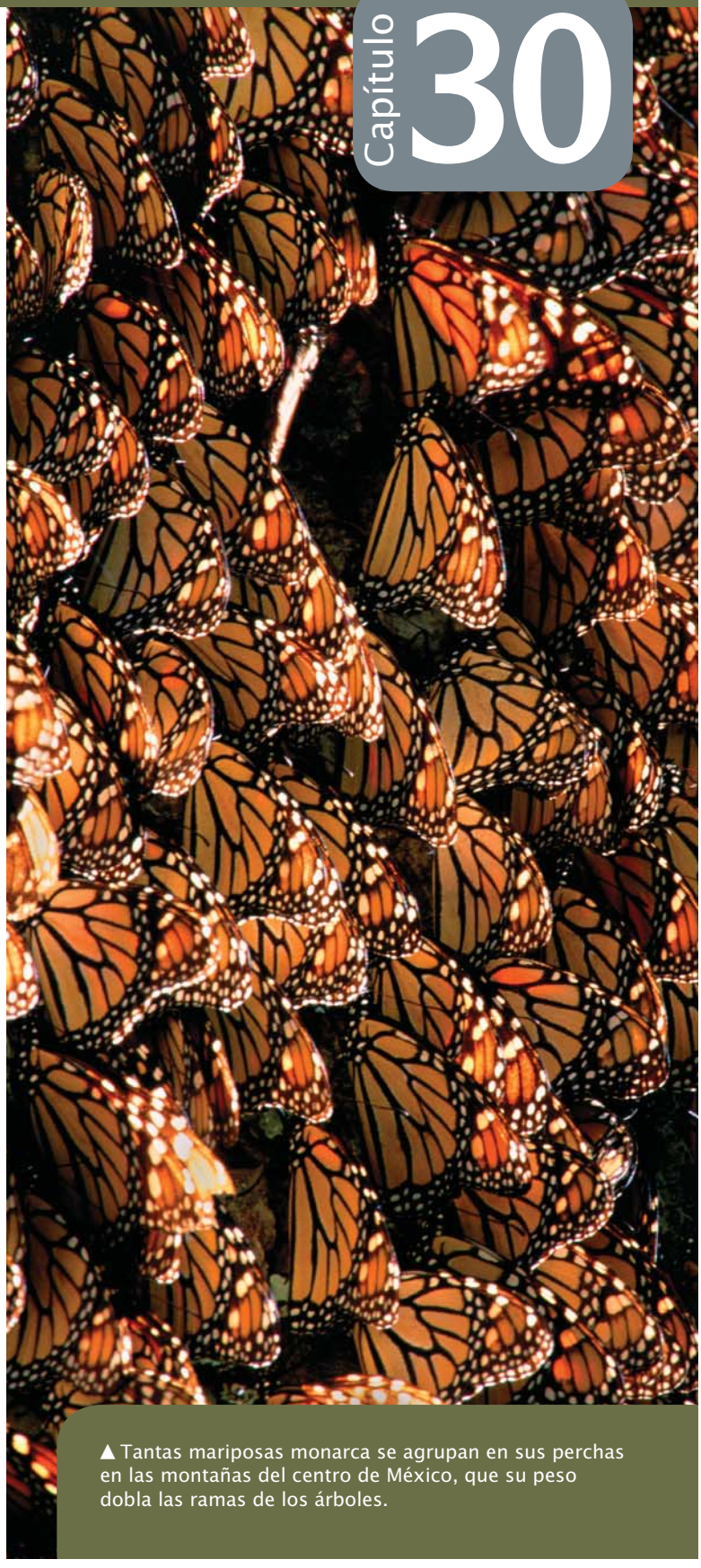
Aplicación de conceptos

1. ¿En cuál bioma terrestre se ubica tu escuela? Discute las similitudes y diferencias entre tu ubicación y la descripción general de dicho bioma en el texto. En la ciudad o poblado donde se ubica tu escuela, ¿cómo ha modificado el dominio humano las interacciones comunitarias?
2. Durante las décadas de 1960 y 1970, en muchas partes de Estados Unidos y Canadá se prohibió el uso de detergentes que contenían fosfatos. Hasta ese momento, casi todos los detergentes de lavandería, así como muchos jabones y champús, tenían altas concentraciones de fosfatos. ¿Qué preocupación ambiental crees que motivó estas prohibiciones y cuáles ecosistemas se beneficiaron más de ellas?
3. Se espera que el calentamiento global eleve la temperatura de la mayoría de las áreas, pero también se espera que cambie las lluvias en formas mucho menos predecibles. ¿Por qué es especialmente importante poder predecir los cambios en las lluvias en las áreas tropicales?
4. Los bosques más al norte son mucho más capaces de regeneración después de talarse que la selva tropical. Explica por qué esto es cierto.

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Conservación de la biodiversidad de la Tierra

Capítulo 30



▲ Tantas mariposas monarca se agrupan en sus perchas en las montañas del centro de México, que su peso dobla las ramas de los árboles.

Estudio de caso

La migración de las mariposas monarca

Tal vez sea el mayor espectáculo sobre la Tierra. Cada otoño, cientos de millones de mariposas monarca del este de América del Norte migran al sur para pasar el invierno en un puñado de lugares en las montañas del centro de México. Para las poblaciones de mariposas monarca en el sureste de Canadá, eso significa volar aproximadamente ¡5 mil kilómetros! Imagina insectos que pesan alrededor de medio gramo cada uno, dispersos sobre millones de kilómetros cuadrados durante los meses de verano, volando durante varias semanas para terminar sólo en algunos grupos de árboles, que abarcan algunas decenas de hectáreas. Para hacer esta historia todavía más sorprendente, ¡*ninguna* de las mariposas monarca que migran a México estuvo ahí antes! Sólo sus tatarabuelos, muertos mucho antes que ellas nacieran, vieron México. La forma en que logran esta proeza sigue siendo un misterio para los investigadores.

Pero el hecho alarmante es que, sin estos sitios de invierno en México, toda la población de mariposas monarca del este de las montañas Rocosas desaparecería. Las condiciones en los bosques de abetos y pinos en el centro de México son las precisas para las mariposas monarca en el invierno: un grueso dosel de agujas las protege de la nieve y la lluvia, y los bosques son lo suficientemente fríos para frenar su metabolismo de modo que no mueran de hambre, pero no tan fríos para que las congelen. Estos sitos son tan esenciales que México y las Naciones Unidas incluyeron la mayoría de los bosques en la llamada Reserva de la Biosfera de las Mariposas Monarca, un área legalmente protegida similar a un refugio de vida silvestre o parque nacional.

Sin embargo, las reservas de las mariposas monarca no son propiedad del gobierno mexicano, sino de los habitantes locales, cuya mayoría son *campesinos* pobres. Los árboles, que son tan esenciales para la supervivencia de la mariposa monarca, también son un importante recurso económico para los *campesinos*, y les proporcionan combustible y madera. Para complicar la situación aún más, taladores furtivos, en ocasiones armados con fusiles automáticos, también ambicionan los árboles.

Las mariposas monarca, los *campesinos* y los taladores son símbolos de los dilemas que enfrentan las personas a nivel mundial: ¿se pueden satisfacer las necesidades de la población humana sin destruir el ambiente natural? ¿La naturaleza debe preservarse para su propio bien, o, como diría alguien, para el disfrute de unos cuantos privilegiados? ¿O el ambiente proporciona servicios para todas las personas, y sólo es posible que se mantengan si la humanidad se comporta como buen administrador de la Tierra? En este capítulo se explora la disciplina de la biología de la conservación, que trata de responder estas preguntas y de proporcionar soluciones viables tanto para la preservación como para el desarrollo sustentable del planeta.

De un vistazo

Estudio de caso La migración de las mariposas monarca

30.1 ¿Qué es la biología de la conservación?

30.2 ¿Por qué es importante la biodiversidad?

Servicios de los ecosistemas: usos prácticos de la biodiversidad

La economía ecológica reconoce el valor monetario de los servicios de los ecosistemas

Guardián de la Tierra Restauración de los Everglades

30.3 ¿Disminuye la biodiversidad de la Tierra?

La extinción es un proceso natural, pero las tasas se elevan de manera dramática

30.4 ¿Cuáles son las principales amenazas para la biodiversidad?

La humanidad agota el capital ecológico de la Tierra

Las actividades de los seres humanos amenazan directamente la biodiversidad

Estudio de caso continuación La migración de las mariposas monarca

Guardián de la Tierra Salvar a las tortugas marinas

30.5 ¿Cómo puede la biología de la conservación ayudar a preservar la biodiversidad?

Conservación de ecosistemas silvestres

Guardián de la Tierra Restauración de un depredador clave

30.6 ¿Por qué la sustentabilidad es la clave para la conservación?

El desarrollo sustentable promueve el bienestar ecológico y humano a largo plazo

Las reservas de la biosfera ofrecen modelos para la conservación y el desarrollo sustentable

Estudio de caso continuación La migración de las mariposas monarca

La agricultura sustentable preserva la productividad con un impacto reducido sobre las comunidades naturales

El futuro está en tus manos

Enlaces con la vida diaria ¿Qué pueden hacer los individuos?

Estudio de caso otro vistazo La migración de las mariposas monarca

30.1 ¿QUÉ ES LA BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN?

Biología de la conservación es la rama de la biología dedicada a la comprensión y preservación de la diversidad biológica de la Tierra. La diversidad biológica, o **biodiversidad**, es la sorprendente variedad de organismos vivos que habitan la Tierra. Los biólogos de la conservación usan los principios de la biología para mejorar el bienestar de la vida en la Tierra y mantener su diversidad tanto por el bien de la Tierra como por los beneficios que la diversidad biológica proporciona a los seres humanos.

Los biólogos de la conservación estudian y buscan conservar la biodiversidad a diferentes niveles:

- **Diversidad genética** El éxito y la supervivencia de una especie depende de la variedad y frecuencia relativa de diferentes alelos en su poza génica. La diversidad genética puede ser crítica para que una especie se adapte a entornos cambiantes.
- **Diversidad de especies** La variedad y abundancia relativa de las diferentes especies que comprenden una comunidad son importantes para la integridad y en ocasiones incluso para la sobrevivencia de la comunidad.
- **Diversidad de ecosistemas** La diversidad de ecosistemas incluye la variedad tanto de comunidades como de los factores abióticos de los que depende la comunidad. Las comunidades diversas protegen los ecosistemas al brindar servicios como proporcionar sombra, degradar desechos y generar oxígeno.

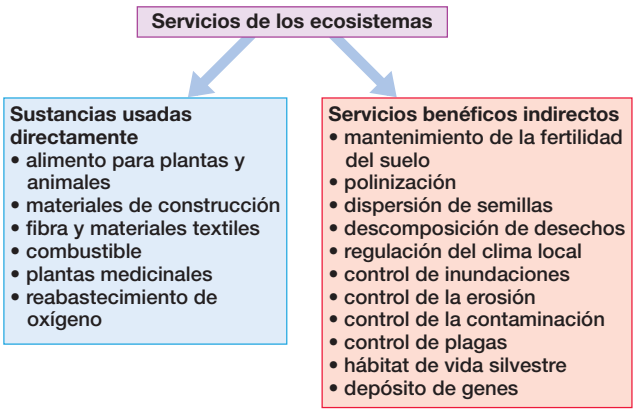
La diversidad genética y de especies y la diversidad resultante de las interacciones en la comunidad suelen ser un aspecto clave para mantener la función del ecosistema.

30.2 ¿POR QUÉ ES IMPORTANTE LA BIODIVERSIDAD?

Para la mayoría de las personas que vive en ciudades o suburbios, los alimentos vienen principalmente empaquetados o envasados y se adquirieren en el supermercado. Estas personas pueden pasar semanas sin observar un ecosistema en su estado natural. De modo que, ¿por qué deberían preocuparse por preservar la biodiversidad? Muchas personas dirían que vale la pena conservar las especies y los ecosistemas por su propio bien. Incluso si no estás de acuerdo con este enunciado, una razón inmediata más práctica para conservar la biodiversidad es por simple autointerés: los ecosistemas, tanto directa como indirectamente, te sostienen.

Servicios de los ecosistemas: usos prácticos de la biodiversidad

En décadas recientes, científicos, economistas y legisladores han reconocido que la naturaleza nos proporciona beneficios gratuitos que por lo general no se reconocen. Estos **servicios de los ecosistemas** son los procesos a través de los cuales los ecosistemas naturales sostienen y mejoran la vida humana (FIGURA 30-1). Los servicios de los ecosistemas incluyen purificación de aire y agua, reabastecimiento de oxígeno, polinización de plantas y dispersión de sus semillas, generación de suelo y mejoramiento de su fertilidad, otorgamiento de hábitat a la vida silvestre, desintoxicación y degradación de los desechos, control de la erosión y las inundaciones, control de plagas, y otorgamiento de oportunidades recreati-


Servicios de los ecosistemas
Sustancias usadas directamente
• alimento para plantas y animales
• materiales de construcción
• fibra y materiales textiles
• combustible
• plantas medicinales
• reabastecimiento de oxígeno
Servicios benéficos indirectos
• mantenimiento de la fertilidad del suelo
• polinización
• dispersión de semillas
• descomposición de desechos
• regulación del clima local
• control de inundaciones
• control de la erosión
• control de la contaminación
• control de plagas
• hábitat de vida silvestre
• depósito de genes

▲ **FIGURA 30-1 Servicios de los ecosistemas**

vas. Estos servicios literalmente son invaluables porque sostienen a la humanidad. Pero, dado que no se paga por ellos, y su valor económico es difícil de medir, los servicios de los ecosistemas casi siempre se ignoran. Cuando la tierra se convierte en viviendas, por ejemplo, generalmente no hay un incentivo para que los desarrolladores preserven los ecosistemas y sus servicios, pero existe un considerable incentivo económico para destruirlos. Históricamente, la gente rara vez ha tratado de sopesar los verdaderos costos de la pérdida de los servicios de los ecosistemas contra los beneficios económicos de alterar el ambiente.

No obstante, durante las dos décadas pasadas, algunos científicos intentaron calcular el valor de los servicios de los ecosistemas. En 1997, un equipo internacional de ecólogos, economistas y geógrafos calculó que los servicios de los ecosistemas proporcionan aproximadamente 33 *billones* de dólares en beneficios a la humanidad cada año, casi el doble del Producto Nacional Bruto del mundo. En 2005, el *Millennium Ecosystem Assessment* (Evaluación de los ecosistemas del milenio), un reporte que es resultado de cuatro años de esfuerzo por más de 1,300 científicos en 95 países, concluyó que 60% de todos los servicios de los ecosistemas de la Tierra se degradaron o usaron en una forma no sustentable. Éstas son sólo estimaciones burdas, pero apuntan a un problema fundamental: la humanidad depende de los ecosistemas de la Tierra para servicios de enorme valor, pero no usa dichos servicios en una forma que pueda sostenerse. Estos resultados subrayan la necesidad de preservar los ecosistemas naturales así como tratar de recuperar los que ya se han dañado.

Las personas usan directamente algunos bienes de los ecosistemas

Los ecosistemas saludables brindan una variedad de recursos directamente a las personas. Casi cualquiera puede comprar pescado capturado en la naturaleza, así como otra vida marina que sólo prolifera en un ambiente marino sano. La caza por alimento y deporte es importante para la economía de muchas áreas rurales. En algunas partes de África, Asia y América del Sur, muchos tipos de animales salvajes son cazados para obtener alimento, y brindan una importante fuente de proteína para una población creciente, y con frecuencia mal nutrida. En muchos países menos desarrollados, los residentes rurales dependen de la madera de los bosques locales para hacer fuego (calentarse) y cocinar sus alimentos. La selva tropical proporciona valiosas maderas duras como teca para los consumidores alrededor del mundo. Las medicinas tradicionales, que consume 80% de la población mundial, se derivan principalmente de plantas silvestres. Más de tres cuartas partes de las medicinas que se recetan con mayor frecuencia en Estados Unidos contienen ingredientes activos que ahora se extraen, u originalmente se extrajeron, de fuentes naturales, de plantas.

Los servicios de los ecosistemas benefician indirectamente a las personas

Los servicios indirectos proporcionados por los diversos ecosistemas sanos son de gran alcance y realizan una contribución mucho mayor al bienestar humano que los bienes recolectados directamente de la naturaleza. A continuación se describen sólo algunos ejemplos importantes.

Formación de suelo Pueden transcurrir cientos de años para acumular un par de centímetros de suelo. Los suelos ricos del medio oeste estadounidense se acumularon bajo los pastizales naturales durante miles de años. Las labores agrícolas convirtieron estos pastizales en una de las regiones agrícolas más productivas del mundo.

▲ **FIGURA 30-2 Pérdida de los servicios de control de inundaciones** La conversión de los ecosistemas naturales para agricultura contribuyó a la inundación del río Missouri después de lluvias inusualmente intensas en 1993.

El suelo, con su diversa comunidad de organismos desintegradores y detritófagos (bacterias, hongos, gusanos, muchos insectos y otros), tiene un papel fundamental en la descomposición de desechos y reciclado de nutrimentos. Las personas dependen de los suelos para descomponer productos de desecho de la industria, las aguas negras, agricultura y actividades forestales. Por ende, el suelo realiza algunas de las mismas funciones que una planta de purificación de agua. Las comunidades del suelo también son importantes para casi todo ciclo de nutrimentos. Por ejemplo, las bacterias que fijan nitrógeno en el suelo convierten el nitrógeno atmosférico en una forma que las plantas pueden usar.

Control de la erosión y las inundaciones Las plantas forman una barrera que bloquea el viento, el cual arrastra la tierra suelta. Sus raíces estabilizan el suelo y aumentan su capacidad para contener agua, lo que reduce tanto la erosión del suelo como las inundaciones. La inundación masiva de 1993 a lo largo del río Missouri, en Estados Unidos, cuyos daños se calcularon en 12 mil millones de dólares, fue provocada en parte por la conversión de los bosques, cenagales y pastizales ribereños naturales en tierra agrícola. Esto aumentó enormemente el escurrimiento y la acompañante erosión del suelo a raíz de fuertes lluvias (**FIGURA 30-2**).

Regulación del clima Al proporcionar sombra, reducir la temperatura y funcionar como rompevientos que disminuye la evaporación, las comunidades vegetales tienen un gran impacto sobre los climas locales. Los bosques influyen de manera dramática en el ciclo del agua al regresar ésta a la atmósfera mediante transpiración (o evaporación a través de las hojas). En la selva tropical amazónica, de un tercio a la mitad de la cantidad de lluvia consiste de agua transpirada por hojas. La tala inmoderada de la selva tropical puede hacer que el clima local se vuelva más caliente y más seco, lo que hace más difícil que el ecosistema se regenere y dañe también selvas cercanas intactas.

Los árboles que forman en su conjunto a los bosques también afectan el clima global. Absorben dióxido de carbono de la atmósfera y almacenan el carbono en sus troncos, raíces y ramas. Aproximadamente 15% del dióxido de carbono producido por las actividades de los seres humanos resulta de la deforestación; a medida que los árboles se descomponen o queman, liberan CO_2, el cual contribuye al calentamiento global.

(a) Buceo en el arrecife de coral del mar Rojo

(b) Observación de vida silvestre en África

(c) Observación de pingüinos en la Antártica

▲ **FIGURA 30-3 Ecoturismo** El ecoturismo gestionado cuidadosamente representa un uso sustentable de los ecosistemas naturales, que genera ingresos y brinda un incentivo para preservar el hábitat de la vida silvestre.

Recursos genéticos Las plantas de cultivo, como maíz, trigo y manzanos, tienen ancestros silvestres que los seres humanos han cultivado de manera selectiva durante siglos para producir modernos cultivos domésticos. De acuerdo con la United Nations Food and Agriculture Organization (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura), la mayor parte de la alimentación humana la proporcionan tan sólo 12 cultivos. Podría aprovecharse un número mayor de plantas silvestres como fuentes de alimento debido a que resultan más nutritivas y/o más adecuadas a las condiciones de crecimiento locales. Los investigadores identificaron genes en plantas silvestres que pueden transferirse a cultivos para aumentar su productividad y proporcionar mayor resistencia a enfermedades, sequías y acumulación de sal en suelo irrigado. Por ejemplo, algunos parientes silvestres del trigo tienen una considerable tolerancia a la sal, y los investigadores trabajan para transferir los genes que confieren la capacidad para florecer en agua salada de estas plantas silvestres al trigo doméstico. Dado que los científicos recién comenzaron a explorar el tesoro genético que representa la biodiversidad, de conservarse, éste promete convertirse en un recurso cada vez más importante en el futuro.

Recreación Muchos, si no es que la mayoría de las personas, experimentan gran placer al "regresar a la naturaleza". En Estados Unidos, más de 450 millones de visitantes abarrotan cada año los parques y los bosques nacionales. Cientos de millones más acuden a refugios de vida silvestre y parques estatales. En muchas áreas rurales, la economía local depende del dinero que gastan los visitantes que llegan de excursión, a acampar, cazar, pescar o fotografiar la naturaleza. A nivel mundial, el valor económico de la recreación en exteriores se estima en tres mil millones de dólares al año.

El ecoturismo, que permite a la gente que viaja observar comunidades biológicas únicas, es una industria de rápido crecimiento a nivel mundial. Los ejemplos de destinos de ecoturismo incluyen arrecifes tropicales de coral y selva tropical, las islas Galápagos, la sabana africana e incluso la Antártica (**FIGURA 30-3**). Más de 100,000 personas visitan cada año la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca en México.

La economía ecológica reconoce el valor monetario de los servicios de los ecosistemas

La relativamente nueva disciplina de la economía ecológica trata de determinar el valor monetario de los servicios de los ecosistemas y de valorar las negociaciones que ocurren cuando los ecosistemas naturales son dañados para hacer espacio a las actividades de los seres humanos. Por ejemplo, un agricultor que planea desviar agua de un humedal para irrigar un cultivo, tradicionalmente ponderaría el valor monetario de aumentar la producción del cultivo contra el costo de la mano de obra y los materiales del proyecto. Si la pérdida de servicios del ecosistema humedal (neutralizar contaminantes, controlar inundaciones y proporcionar terrenos de reproducción para peces, aves y muchos otros animales) se considera en la decisión, el humedal bien puede ser más valioso que el cultivo. Sin embargo, los beneficios derivados de desarrollar proyectos que dañan a los ecosistemas, con frecuencia se dirigen a individuos, mientras que los costos los sostiene la sociedad como un todo. Por ende, en una economía de mercado, es difícil aplicar los principios de la economía ecológica, excepto para proyectos diseñados y fundados por agencias gubernamentales. En "Guardián de la Tierra: Restauración de los Everglades" se describe un proyecto masivo y costoso para deshacer la manipulación humana del más grande ecosistema de humedal en Estados Unidos.

Un excelente ejemplo de planificación gubernamental para conservar los servicios de los ecosistemas proviene de la ciudad de Nueva York, que obtiene la mayor parte de su agua de las montañas Catskill, a más de 190 kilómetros de distancia en la parte norte de Nueva York (**FIGURA 30-4**). En 1997, al darse cuenta de que su agua (clasificada alguna vez como la más pura de la nación) estaba contaminada por escurrimientos de aguas negras y agrícolas en las Catskills, funcionarios de la ciudad calcularon que costaría de seis a ocho mil millones de dólares construir una planta de filtración de agua, más unos 300 millones de dólares anuales adicionales para

▲ **FIGURA 30-4 Reserva de Ashokan** Reservas en las montañas Catskill suministran a la ciudad de Nueva York agua extraordinariamente limpia.

Guardián de la Tierra

Restauración de los Everglades

En 1948, el Congreso estadounidense autorizó el Central and Southern Florida Project (Proyecto de Florida Central y del Sur), la creación de una extensa serie de canales, compuertas y otras estructuras con el fin de controlar inundaciones, irrigar granjas y proporcionar agua para beber para nuevos desarrollos a los alrededores de los Everglades (un masivo humedal en el centro y sur de Florida). En la década de 1960, justo al norte de los Everglades, los meandros del río Kissimmee, de 166 kilómetros de largo, se convirtieron en un canal recto de 90 kilómetros de largo, lo que eliminó la mayoría de sus humedales circundantes (**FIGURA E30-1**). A medida que disminuyeron los Everglades y otros humedales, la vida silvestre que dependía de ellos también se vio minada. Y al tiempo que disminuyeron las plantas y los animales nativos, especies invasoras florecieron. Las funciones naturales de purificación de agua de los humedales también se perdieron, lo que se combinó con el problema de contaminación conforme surgían nuevas granjas y ciudades. Durante los siguientes 50 años, las personas se dieron cuenta de que habían cometido un grave error.

Con la mitad del área original de los Everglades convertida en agricultura, viviendas y otros desarrollos, Florida y el gobierno estadounidense lanzaron el Comprehensive Everglades Restoration Plan (Plan Comprensivo de Restauración de los Everglades). Aprobado en el año 2000, el plan a 30 años tiene la intención de restaurar más de 46,619 kilómetros cuadrados (más de 4,661,978 hectáreas) de humedales. Considerado una de las más grandes restauraciones de ecosistemas jamás intentada, el plan removerá 386 kilómetros de canales y compuertas, restablecerá el flujo natural del río, restaurará los humedales y reciclará parte de las aguas negras (**FIGURA E30-2**). Se comprarán y restaurarán más o menos 1,619 kilómetros cuadrados de tierra. Como resultado de estos esfuerzos, Florida tiene en la actualidad más de 16,592 hectáreas de humedales reconstruidos. Con el tiempo se restaurarán aproximadamente 76 kilómetros del río Kissimmee. Las poblaciones de aves ya empiezan a abundar a lo largo de las porciones restauradas del río, y la calidad del agua mejoró.

Este programa de 30 años para enmendar la destrucción humana de un ecosistema, nos da evidencia de que ya estamos percatándonos de los valores económicos e intrínsecos de las comunidades naturales.

▲ **FIGURA E30-2 Restauración de los Everglades** Área de Florida impactada por el Plan Comprensivo de Restauración de los Everglades (CERP).

(a) Río Kissimmee natural antes de la construcción de canales

(b) Río Kissimmee una vez canalizado

▲ **FIGURA E30-1 Río Kissimmee de Florida**

operarla. Al reconocer que las montañas Catskill proporcionaban el mismo servicio de purificación del agua, funcionarios de la ciudad decidieron invertir para protegerlas, y compraron grandes lotes de tierra para frenar la urbanización y mantener los ecosistemas funcionando en estado razonablemente natural. En 2007, la U.S. Environmental Protection Agency (EPA; Agencia de Protección Ambiental Estadounidense) certificó que la ciudad no necesitaría de una planta de filtración durante al menos otros 10 años si la

ciudad seguía con la compra de lotes de tierras o adquiría derecho de servidumbre para conservación en la cuenca de las Catskills.

30.3 ¿DISMINUYE LA BIODIVERSIDAD DE LA TIERRA?

Muchas personas trabajan para preservar la biodiversidad por su propio bien, o porque consideran que es "hacer lo correcto". También existen razones prácticas para conservar la biodiversidad: experimentos y estudios de campo demostraron que la biodiversidad es crucial para la capacidad de los ecosistemas para proporcionar muchos servicios, en particular cuando están estresados.

Una forma en la cual la biodiversidad puede proteger los ecosistemas, en ocasiones llamada "hipótesis de redundancia", es mediante el hecho de que muchas especies en una comunidad tienen papeles funcionalmente equivalentes, aunque varían en su capacidad para soportar diferentes presiones. Si algunas de dichas especies se exterminan, las especies restantes pueden aumentar su población y proporcionar los mismos servicios, en tanto el ecosistema opere bajo condiciones típicas. Sin embargo, si el ecosistema está estresado (por ejemplo, por sequía) las especies restantes pueden no proliferar lo suficientemente bien como para compensar la pérdida de las especies con las que compartían el ambiente.

La "hipótesis de remache" postula que especies similares en realidad pueden tener posiciones un tanto diferentes en la red de estabilidad del ecosistema. En un ala de avión, perder un par de remaches puede no ser catastrófico, pero la pérdida de remaches en lugares estratégicos puede hacer que se separe toda el ala. De igual modo, en un ecosistema la pérdida de las especies cruciales puede causar un colapso.

En un ecosistema real, algunas especies, llamadas *especies clave*, ni son redundantes ni son uno de muchos remaches, pero son fundamentalmente esenciales para el funcionamiento del ecosistema. (En "Guardián de la Tierra: Restauración de un depredador clave", de la página 594, estudiarás las especies clave.) En el fondo, lo que se revela es que la diversidad de especies es importante para el funcionamiento del ecosistema, ya sea que la especie individual sea redundante, remache o clave. Más aún, con frecuencia no se entiende el funcionamiento del ecosistema lo suficientemente bien como para decir qué papel tiene cierta especie. Por tanto, los biólogos de la conservación tratan de determinar si hay una disminución de la biodiversidad y, en caso de haberla, cómo combatir la pérdida.

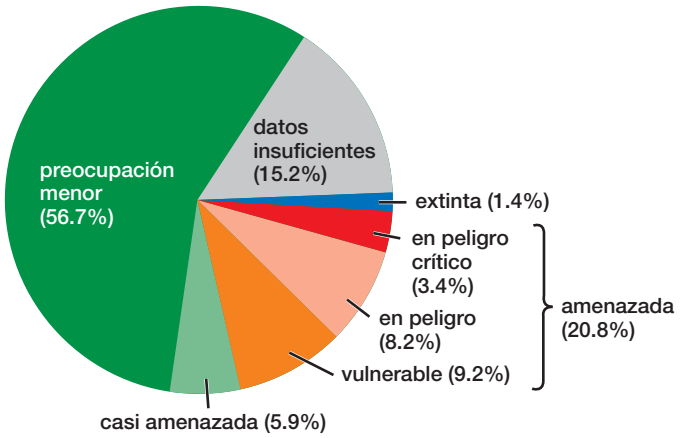
La extinción es un proceso natural, pero las tasas se elevan de manera dramática

El registro fósil indica que, en ausencia de eventos cataclísmicos, las extinciones pueden ocurrir de manera natural a una tasa muy baja, llamada *tasa de extinción de fondo*. Sin embargo, el registro fósil también brinda evidencia de cinco grandes **extinciones masivas**, durante las cuales muchas especies fueron erradicadas en un tiempo relativamente corto (*véanse* las páginas 331-333 y la figura 17-11). La más reciente gran extinción ocurrió hace aproximadamente 65 millones de años, y terminó abruptamente con la era de los dinosaurios. Las causas de las extinciones masivas son inciertas, pero cambios súbitos en el ambiente, como los que pueden ocasionarse por el impacto de enormes meteoritos o un rápido cambio climático, son las explicaciones más probables.

La mayoría de los biólogos concluyen que las actividades de los seres humanos ahora están provocando una sexta extinción masiva. No obstante, no todos los biólogos están de acuerdo en que las tasas de extinción actuales son suficientemente elevadas como para reducir de manera sustancial la biodiversidad global. La falta de un consenso completo refleja la dificultad de medir las tasas de extinción. Puesto que los biólogos sólo han identificado una fracción de las especies de la Tierra, es difícil establecer la proporción de especies que ya se extinguieron o que pueden extinguirse pronto.

Las extinciones de aves y mamíferos están mejor documentadas, aunque éstas sólo representan alrededor de 0.1% de las especies totales del mundo. Desde el siglo XVI se ha perdido alrededor de 2% de todas las especies de mamíferos y 1.3% de las especies de aves. La tasa de extinción de fondo para las aves se considera que es de más o menos una especie cada 400 años. Sin embargo, en los últimos 500 años la tasa de extinción ha sido de alrededor de una especie por año, y continúa acelerándose (casi completamente por actividades de los seres humanos). La International Union for Conservation of Nature (IUCN, Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza), considerada la más grande red conservacionista, que consta de organizaciones de miembros en 140 países, incluyendo 200 agencias gubernamentales, más de 800 organizaciones no gubernamentales relacionadas con la conservación y cerca de 11 mil científicos y otros expertos en más de 160 países, estima que la actual tasa de extinción para todas las especies es de 100 a 1,000 veces mayor que en la Antigüedad.

La IUCN publica una "Lista roja" anual que clasifica las especies en riesgo. Las **especies** pueden describirse como **en peligro crítico, en peligro** o **vulnerable**, dependiendo de cuál sea su probabilidad de extinción en el futuro cercano. Las especies que caen en alguna de estas categorías se describen como **amenazadas**. En 2008, la Lista roja contenía 16,928 especies amenazadas, incluidas 12% de todas las aves, 21% de los mamíferos, 5% de los reptiles y 31% de los anfibios. La FIGURA 30-5 muestra la valoración para mamíferos de la Lista roja de 2008. Sólo en Estados Unidos había casi 1,400 especies en la lista de 2008 de especies amenazadas y en peligro del U.S. Fish and Wildlife Service's (Servicio de Pesca y Vida Silvestre de Estados Unidos). Muchos científicos temen que una gran cantidad de dichas especies en peligro estén en vías de extinción. ¿Por qué ocurre esto?



▲ **FIGURA 30-5 Clasificación de la IUCN de mamíferos** De las 5,487 especies de mamíferos valorados por la IUCN en 2008, 20.8% son amenazadas; 5.9% adicional está "casi amenazado", lo que significa que están cerca de ser vulnerables. Un poco más de la mitad de las especies de mamíferos del mundo se consideran seguras ("preocupación menor") para la época. Datos tomados de la International Union for Conservation of Nature. 2008. *The IUCN red list of threatened species*.

30.4 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES AMENAZAS PARA LA BIODIVERSIDAD?

Dos grandes factores interrelacionados subyacen al declive mundial en biodiversidad: (1) la fracción cada vez más grande de los recursos de la Tierra usada para sostener a los seres humanos y (2) los impactos directos de las actividades de los seres humanos, como destrucción de hábitat, sobreexplotación de poblaciones silvestres, especies invasoras, contaminación y calentamiento global.

La humanidad agota el capital ecológico de la Tierra

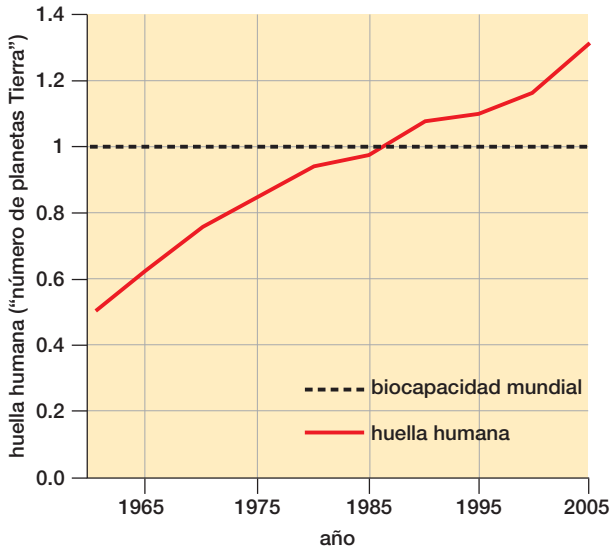
La **huella ecológica humana** (*véase* la página 504) estima el área de superficie de la Tierra requerida para producir los recursos que usan los seres humanos y para absorber los desechos que estos mismos generan, expresado en hectáreas de productividad promedio. Un concepto complementario, la **biocapacidad**, estima los recursos sustentables y la capacidad de absorber desechos realmente disponibles en la Tierra. Aunque se relaciona con el concepto de capacidad de carga que se explicó en las páginas 494 y 495, los cálculos de huella ecológica y la biocapacidad están sujetos a cambios a medida que nuevas tecnologías influyen en la forma en que las personas usan los recursos. Los científicos usan las mejores estimaciones disponibles, basadas principalmente en estadísticas proporcionadas por agencias internacionales como las Naciones Unidas. Los cálculos tienen la intención de ser conservadores y evitar que se sobrestimen los impactos humanos. También suponen que los seres humanos pueden usar todo el planeta, sin reservar parte de él para el resto de la vida en la Tierra.

En 2005, la biocapacidad disponible para cada una de las 6.5 mil millones de personas de la Tierra fue de 2.1 hectáreas, pero la huella humana promedio fue de 2.7 hectáreas. Por tanto, la biocapacidad se excedió en casi 30%; esto es, a largo plazo, se necesitarían 1.3 planetas Tierra para sostener a la humanidad a los niveles de consumo y población de 2005 (**FIGURA 30-6**). Los países varían enormemente en su huella ecológica, desde 5 a 10 hectáreas para los países acaudalados (como la mayoría de Europa, Canadá, Australia, Nueva Zelanda y Estados Unidos) hasta algo tan reducido como media hectárea, o hasta una hectárea para los países pobres (como la mayoría de los africanos). Desde que se hicieron estas estimaciones, la población humana creció en más de 250 millones, mientras que la biocapacidad total de la Tierra no aumentó de forma significativa.

Operar con tal "déficit ecológico" sólo es posible sobre una base temporal. Imagina una cuenta bancaria que deba sostenerte el resto de tu vida. Si conservas el capital y vives de los intereses, la cuenta te sostendrá por tiempo indefinido. Pero si retiras el capital para mantener un estilo de vida extravagante o una familia que crece, pronto te acabarás el dinero. Al degradar los ecosistemas de la Tierra, la humanidad extrae el capital ecológico de la Tierra. A medida que la población crece y los países menos desarrollados como India y China (cada uno con una población de más de un mil millones) elevan sus estándares de vida, la tensión sobre los recursos de la Tierra aumenta.

Las actividades de los seres humanos amenazan directamente la biodiversidad

La destrucción de hábitats, la sobreexplotación, las especies invasoras, la contaminación y el calentamiento global plantean los mayores riesgos para las poblaciones naturales. Las especies en peligro de extinción con frecuencia enfrentan varias de estas amenazas de manera simultánea. Por ejemplo, el gran declive en poblaciones de ranas a nivel mundial resultó de una combinación de destrucción de hábitat, especies invasoras, contaminación e infecciones provocadas por hongos que muchos expertos consideran está ligada al calentamiento global (*véase* "Guardián de la Tierra: Ranas en peligro" de las páginas 456-457). Los arrecifes de coral, hogar de aproximadamente un tercio de especies de peces marinos (más de cuatro mil especies), sufren de una combinación de pesca excesiva, contaminación y calentamiento global. La UICN estima que hasta un tercio de todos los corales que construyen arrecifes están amenazados por la extinción.



▲ **FIGURA 30-6 La demanda humana supera la biocapacidad estimada de la Tierra** Huella ecológica de la humanidad de 1961 a 2005, expresada como una fracción de la biocapacidad sustentable total de la Tierra (línea punteada en 1.0). En 1961 se usaba alrededor de la mitad de la biocapacidad de la Tierra. Para 2005 se habrían requerido alrededor de 1.3 planetas Tierra para sostener a la humanidad, a las tasas actuales de consumo, en una forma sustentable. Datos tomados del World Wildlife Fund (WWF, Fondo Mundial para la Naturaleza), la Zoological Society of London y la Global Footprint Network. 2008. *The living planet report*.

La destrucción del hábitat es la amenaza más seria a la biodiversidad

Desde que las personas iniciaron la agricultura hace cerca de 11 mil años, la Tierra ha perdido casi la mitad de su cubierta boscosa total. En la actualidad, aunque muchos bosques templados se recuperan, la selva tropical se tala a una tasa de más de 130 mil kilómetros cuadrados cada año (aproximadamente el área de un campo de futbol cada segundo). Además de proporcionar madera para exportación, la tierra de la selva tropical se convierte extensivamente a la agricultura para proveer la demanda mundial de cárnicos, café, soya, aceite de palma, caña de azúcar y biocombustibles (**FIGURA 30-7**; *véase* también el apartado "Guardián de la Tierra: Biocombustibles: ¿son falsos sus beneficios?" en la página 124). Puesto que la selva tropical es hogar de alrededor de 50% de las plantas y animales de la Tierra, su destrucción es una de las causas principales de desaparición de la biodiversidad.

La IUCN identificó la destrucción de hábitat como la principal amenaza a la biodiversidad mundial conforme se ponen presas en los ríos, se drenan los humedales, y los pastizales y bosques se convierten en terreno agrícola, caminos, vivienda e industria. La pérdida de hábitat impacta a más de 85% de todos los mamíferos,

(a) Desmonte de selva

(b) Plantaciones vistas desde el espacio

▲ **FIGURA 30-7 Destrucción del hábitat** La pérdida del hábitat debida a actividades de los seres humanos es la mayor amenaza individual para la biodiversidad mundial. **(a)** Desmonte en la selva tropical. **(b)** Esta imagen de plantaciones de soya creadas dentro de una selva tropical boliviana fue tomada por astronautas de la Estación Espacial Internacional en 2001.

Estudio de caso continuación

La migración de las mariposas monarca

El hábitat veraniego de las mariposas monarca se está reduciendo en tamaño en Estados Unidos y Canadá. Las orugas monarca se alimentan exclusivamente de asclepias, cuya mayoría crece en áreas perturbadas como la orilla de los caminos y los pastos. Los herbicidas y la tala han reducido enormemente la población de asclepias silvestres. Si tienes un jardín, puedes ayudar a las poblaciones de mariposas monarca al plantar algodoncillos (una especie de *Asclepias*); la mayoría tienen hermosas flores rosas o anaranjadas, con una gran cantidad de néctar para otras especies de mariposas y colibríes.

aves y anfibios amenazados. Los reptiles, como las tortugas marinas, también sufren. En Florida, los malecones que se construyen para proteger los desarrollos costeros, contribuyen a la erosión de la playa y bloquean a las hembras de las tortugas marinas cuando buscan sitios de anidada. En la sección "Guardián de la Tierra: Salvando a las tortugas marinas" aprenderás acerca de un exitoso e innovador programa de conservación de tortugas en Brasil.

Aun cuando un ecosistema natural no sea destruido por completo, puede dividirse en pequeños trozos rodeados por regiones dedicadas a actividades humanas que son incompatibles con la supervivencia de muchas especies (**FIGURA 30-8**). Esta **fragmentación del hábitat** es una seria amenaza a la vida silvestre. Algunas especies de aves canoras estadounidenses, como el chipe suelero y el mosquero verdoso pueden requerir 2.4 kilómetros cuadrados de bosque continuo para encontrar alimento, pareja y sitios de apareamiento. En los parches de bosque fragmentado, su éxito reproductivo se desploma. Los grandes felinos también están amenazados por la fragmentación de su hábitat. Los pumas de Florida y cerca de Los Ángeles, California, con frecuencia mueren al tratar de cruzar las autopistas que pasan a través de sus territorios. En la década de 1970, India estableció una serie de reservas boscosas con la intención de proteger al amenazado tigre de Bengala. Las reservas, originalmente conectadas por medio de bosques, ahora se han convertido en islas en un mar de desarrollo, lo que obliga a los estimados 1,400 tigres restantes a vivir en parches aislados de bosque.

▲ **FIGURA 30-8 Fragmentación del hábitat** Campos aíslan parches de selva en Paraguay.

PREGUNTA ¿Qué tipos de especies consideras tienen más probabilidad de desaparecer de los pequeños parches de selva?

La fragmentación del hábitat puede resultar en poblaciones demasiado pequeñas para sobrevivir. Para que sea funcional, una reserva debe sostener una **población mínima viable (PMV)**: la menor población aislada que puede persistir a pesar de los even-

Guardián de la Tierra

Salvar a las tortugas marinas

Seis de las siete especies de tortugas marinas están amenazadas con la extinción. ¿Por qué? La mayoría de las tortugas no se reproducen hasta que tienen de 20 a 50 años de edad. Entonces, cuando llegan a la edad reproductiva, las hembras nadan cientos e incluso miles de kilómetros para llegar a sus terrenos de anidada, que con frecuencia son las mismas playas donde salieron del cascarón. Arrastrándose a la playa, excavan un agujero en la arena, depositan sus huevos y regresan al mar (FIGURA E30-3a). Las tortugas bebé emergen después de aproximadamente dos meses y comienzan el difícil viaje a la adultez. Las aves marinas y cangrejos las atacan mientras se arrastran al océano (FIGURA E30-3b). Una vez ahí, las tortugas bebé son un apetitoso blanco para la gran variedad de peces. Aunque relativamente pocas alcanzan la edad reproductiva, bajo condiciones naturales, un número suficiente de ellas sobrevive para mantener la población de tortugas.

Por desgracia, las playas de anidada de las tortugas atraen cazadores furtivos para quienes las hembras y sus huevos son presas fáciles. La carne y los huevos de tortuga son una delicia para muchas personas; con sus caparazones se elabora bella joyería, y su piel constituye un cuero fantástico. Las tortugas también se capturan en líneas y redes de pesca tanto en forma deliberada como accidental. A los turistas les atrae ir a las mismas playas donde desovan las tortugas, pero eso asusta a las hembras en fase de procreación; asimismo, las luces brillantes de los desarrollos turísticos de la playa desorientan a las tortugas cuando tratan de navegar hacia el mar.

Desde 1980, la organización conservacionista TAMAR (del portugués ***ta***rtarugas ***mar***inhas, o tortugas de mar) redujo estas amenazas para las cinco especies de tortugas de mar que anidan a lo largo de la costa brasileña, se ha convertido en un modelo para los esfuerzos de conservación integrados en todo el mundo. Los fundadores de TAMAR se dieron cuenta de que los pescadores y habitantes locales debían participar en el proyecto o, de lo contrario, éste fracasaría. Ahora, la mayoría de quienes están involucrados en el proyecto son pescadores. En lugar de cazar tortugas de mar, ahora liberan a aquellas capturadas en redes y patrullan las playas durante la época de anidada. Los biólogos de TAMAR marcan a las hembras y rastrean sus viajes. Los pescadores ahuyentan a los (ahora raros) cazadores de tortugas, identifican nidos en ubicaciones arriesgadas y reubican los huevos en mejores sitios de playa o en un criadero cercano. Cada año, TAMAR ayuda a cientos de miles de tortugas a llegar al mar.

TAMAR ha tenido éxito porque, en vez de simplemente prohibir la caza de tortugas, los organizadores del proyecto involucraron a las comunidades locales como socios en la protección de las tortugas. El dinero fluye hacia las economías locales a medida que los ecoturistas se agolpan para ver a las tortugas bebés, visitar museos de tortugas, comprar recuerdos hechos por residentes locales y aprender acerca del programa. TAMAR patrocina jardines comunitarios, centros de cuidado diurno y actividades educativas para el cuidado del ambiente. Al reconocer que los beneficios económicos derivados de conservar a las tortugas superan por mucho el dinero que pueden ganar al cazarlas, los residentes locales participan ansiosamente en la conservación de las tortugas. El éxito de TAMAR no sólo subraya la necesidad de contar con el respaldo comunitario para el uso sustentable de cualquier recurso natural, sino que también destaca cuán exitosos pueden ser dichos esfuerzos.

(a) Tortuga marina cava un nido

(b) Tortuga recién salida del cascarón se dirige al mar

▲ **FIGURA E30-3 Tortugas marinas en peligro** **(a)** Una tortuga verde hembra palea arena con poderosos aletazos, lo que crea una cavidad donde enterrará alrededor de 100 huevos. **(b)** Después de incubarse en la arena por aproximadamente dos meses, los huevos eclosionan. He aquí una tortuga recién salida del cascarón en ruta hacia el mar, donde (si sobrevive) pasará de 20 a 50 años antes de alcanzar la madurez sexual.

tos naturales, incluidos la endogamia, enfermedad, incendios e inundaciones. La PMV para cualquier especie está influida por muchos factores, como la calidad del ambiente, la vida promedio de la especie, su fecundidad y el número de descendientes que usualmente llegan a la edad adulta. Algunos expertos de la vida silvestre consideran que una población mínima viable de tigres de Bengala debe incluir al menos 50 hembras, más de las que se encuentran en la mayoría de las reservas de tigres de la India.

La sobreexplotación amenaza a muchas especies

La **sobreexplotación** se refiere a cazar o recolectar poblaciones naturales a una tasa que supera su capacidad para reabastecer su

número. La sobreexplotación aumentó conforme una creciente demanda de animales y plantas silvestres se conjuntó con avances tecnológicos que aumentaron enormemente la eficiencia para recogerlos. La IUCN estima que la sobreexplotación impacta a alrededor de 30% de los mamíferos y aves amenazados por la extinción.

La pesca excesiva es la mayor amenaza individual para la vida marina, y causa declives dramáticos de muchas especies, incluidos el bacalao, tiburón, huachinango, mero y pez espada. La FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura) estima que alrededor de 25% de las poblaciones globales de peces es sobreexplotada, y otro 50% se pesca a su máxima producción sustentable. Otros expertos concluyen que hasta 70% de los criaderos son sobreexplotados. Para complicar aún más la situación, en 2008 la flota pesquera global probablemente era el doble de grande de lo que se necesitaba para llevar a tierra los peces que el océano podía producir de manera sustentable. Como resultado, la FAO estima que las pesquerías globales en realidad pierden un aproximado de 50 mil millones de dólares al año, y son fuertemente subsidiadas por los gobiernos (y en consecuencia por los contribuyentes). Las poblaciones que crecen en forma rápida en los países menos desarrollados aumentan la demanda de productos animales, pues el hambre y la pobreza impulsan a la gente a recolectar todo lo que pueda venderse o comerse, legal o ilegalmente, sin importar su rareza. Como explica Callum Rankine, del World Wildlife Fund (WWF, Fondo Mundial para la Naturaleza): "Es extremadamente difícil hacer que la gente viva de manera sustentable. Con frecuencia sólo están preocupados con tratar de vivir".

Para complicar aún más la situación, los consumidores ricos incrementan la demanda y explotación de algunos animales en peligro de extinción al pagar altos precios por productos ilegales como el marfil de los colmillos de elefante, cuernos de rinocerontes y aves exóticas. La mayor amenaza para los tigres de Bengala en India son los cazadores furtivos que venden sus pieles y huesos (que se usan en algunas medicinas tradicionales chinas) por miles de dólares. La demanda de madera exótica por consumidores en los países desarrollados alienta la tala no sustentable y la tala furtiva de árboles en la selva tropical.

Las especies invasoras desplazan la vida silvestre nativa y perturban las interacciones de las comunidades

Los seres humanos han transportado a una multitud de especies alrededor del mundo (todo, desde abrojos hasta escarabajos japoneses y ratas). En muchos casos, la especie introducida no causa gran daño. Sin embargo, en ocasiones las especies no nativas se vuelven invasoras: aumentan en número a expensas de las especies nativas, compitiendo directamente con ellas por alimento o hábitat, o las depredan directamente (*véase* el capítulo 27). Las especies invasoras con frecuencia hacen a las especies nativas más vulnerables a la extinción por otras causas como enfermedad o destrucción de hábitat. Aunque los científicos difieren acerca de qué es lo que exactamente constituye una especie "invasora" (por ejemplo, cuán grande debe ser la población y qué tan seriamente debe impactar a una especie nativa), el National Institute of Invasive Species Science (Instituto Nacional de Ciencias de Especies Invasoras) menciona casi tres mil especies invasoras en Estados Unidos, en su mayoría plantas e insectos. Aproximadamente la mitad de todas las especies estadounidenses amenazadas sufren de la competencia con especies invasoras o de ser depredadas por éstas.

Las islas son particularmente vulnerables a las especies invasoras. Las poblaciones isleñas de plantas y animales son pequeñas, con frecuencia únicas, y no tienen a dónde ir si cambian las condiciones. Por ejemplo, las islas hawaianas han perdido más o menos 1,000 especies de plantas y animales desde su asentamiento por seres humanos, sobre todo a causa de sobreexplotación o de competencia y depredación por especies invasoras. La mayoría de la vida silvestre nativa de Hawái sigue en peligro: al 2008, el U.S. Fish and Wildlife Service (Servicio de Pesca y Vida Silvestre de Estados Unidos) reportó que Hawái tenía el mayor número de especies amenazadas de cualquier estado, con 394.

Muchas especies invasoras son transportadas sin intención, pero algunas se introducen de manera deliberada. En Hawái y otras islas del Pacífico, cerdos y cabras, liberados por los primeros colonizadores polinesios para proporcionar alimento, devastaron las plantas nativas. Las mangostas (pequeños carnívoros del tamaño de un gato nativos de Asia y África) se importaron deliberadamente en el siglo XIX para controlar ratas introducidas de manera accidental. Ahora tanto mangostas como ratas plantean grandes amenazas a las aves nativas que anidan en Hawái.

Los lagos también son particularmente vulnerables. Los Grandes Lagos de Estados Unidos y Canadá albergan a docenas de especies invasoras, incluidos mejillones cebra y lampreas. El lago Victoria en África alguna vez fue hogar de entre 400 y 500 especies diferentes de cíclidos (**FIGURA 30-9a**). La enorme perca depredadora del Nilo (**FIGURA 30-9b**) y tilapias mucho más pequeñas comedoras de plancton se introdujeron en el lago Victoria a mediados del siglo XX. Aunque los investigadores difieren acerca de la magnitud relativa de las amenazas, la combinación de depredación por parte de la perca del Nilo, la competencia de la tilapia, la contaminación y las explosiones de algas (provocadas por los nutrimentos de las granjas circundantes que drenan en el lago) causaron la extinción de alrededor de 200 especies de cíclidos.

La contaminación es una amenaza multifacética a la biodiversidad

La contaminación toma muchas formas, incluidos compuestos químicos sintéticos como plastificadores, retardantes de flama y pesticidas; sustancias que ocurren de manera natural como mercurio, plomo y arsénico, y altos niveles de nutrimentos, por lo general provenientes de drenajes o escurrimientos agrícolas.

Los compuestos químicos sintéticos con frecuencia son solubles en lípidos. Incluso pequeñas cantidades en el ambiente pueden acumularse a niveles tóxicos en el tejido graso de los animales (*véase* la página 539). A mediados del siglo XX, por ejemplo, el insecticida DDT se acumuló en muchas especies de aves depredadoras, lo que trajo como consecuencia que pusieran huevos con cascarones delgados que no podían soportar las presiones de los padres que se sentaban en ellos durante la incubación. Ahora ha surgido una enorme controversia acerca de una sustancia química llamada bisfenol A, que se usa comúnmente en muchos plásticos. El bisfenol A parece imitar las acciones del estrógeno y puede causar efectos reproductivos en animales y personas, aunque los investigadores no se ponen de acuerdo acerca de si las exposiciones humanas actuales son lo suficientemente elevadas como para causar daño.

Muchos metales pesados se enlazan de manera natural en rocas insolubles, y por ende no representan peligro. Sin embargo, la minería, los procesos industriales y la quema de combustibles fósiles puede liberar metales pesados en el ambiente. Incluso niveles en extremo bajos de varios metales pesados, como mercurio y plomo, son tóxicos para todos los organismos.

Finalmente, los nutrimentos en cantidades excesivas también se convierten en contaminantes. Por ejemplo, la quema de combustibles fósiles libera óxidos de nitrógeno y azufre, lo que

(a) Obliquidens cebra

(b) Perca del Nilo

▲ **FIGURA 30-9 Especies invasoras ponen en peligro la vida silvestre nativa (a)** El lago Victoria era hogar de cientos de especies de peces cíclidos asombrosamente coloridos, como el obliquidens cebra que aquí se muestra. **(b)** La perca del Nilo, introducida al lago Victoria por pescadores, resultó ser un desastre para los peces nativos.

perturba sus ciclos biogeoquímicos naturales y provoca lluvia ácida que amenaza bosques y lagos (*véase* la página 545). Como se mencionó anteriormente, el escurrimiento agrícola probablemente contribuyó a la extinción de cíclidos en el lago Victoria.

El calentamiento global es una amenaza emergente para la biodiversidad

El uso de combustibles fósiles, junto con la deforestación, ha aumentado de forma considerable los niveles de dióxido de carbono de la atmósfera. Como predicen los climatólogos, este aumento está acompañado con un aumento general en la temperatura global. En respuesta al calentamiento global, algunas especies cambian sus rangos más hacia los polos y muchas plantas y animales comienzan actividades de primavera más temprano en el año (*véanse* las páginas 546-548).

El rápido ritmo de cambio climático inducido por los seres humanos desafía la habilidad de las especies para adaptarse. En mayo de 2007, el Día Internacional de las Naciones Unidas para la Diversidad Biológica se enfocó en los impactos del cambio climático sobre la biodiversidad y concluyó que el calentamiento global ya contribuyó a algunas extinciones y es probable que cause muchas más. Aunque es difícil predecir la respuesta de muchas especies al calentamiento global, algunos de los probables impactos son:

- Los desiertos pueden volverse más calientes y más secos, lo que hará la sobrevivencia más difícil para sus habitantes.
- Las condiciones más calientes forzarán a las especies a retirarse hacia los polos o a las montañas para permanecer dentro de las zonas climáticas donde pueden sobrevivir y reproducirse. Las especies relativamente inmóviles, en especial las plantas, pueden ser incapaces de retirarse a tiempo para permanecer dentro de un rango de temperatura adecuado, porque sólo pueden "moverse" durante la reproducción, cuando, por ejemplo, el viento o los animales dispersan sus semillas.
- El hábitat frío puede desaparecer por completo de la cima de las montañas. Las pikas, pequeños parientes de los conejos que viven arriba de la línea de árboles en las montañas Rocosas (**FIGURA 30-10a**), enfrentan reducción de hábitat a medida que las montañas se calientan. Algunas poblaciones locales en montañas aisladas ya desaparecieron.
- Las plagas de insectos que anteriormente eran aniquiladas por la escarcha o las heladas sostenidas pueden dispersarse y florecer. En el norte y centro de las montañas Rocosas, los escarabajos de la corteza del pino antes eran controlados en parte por un clima sostenido extremadamente frío en el invierno. En los pasados 20 años, dichos escarabajos alcanzaron niveles epidémicos, de modo que se espera que la mayoría de los pinos torcidos maduros en las Rocosas mueran dentro de la siguiente década (**FIGURA 30-10b**).
- Los arrecifes de coral requieren agua cálida, pero demasiado calentamiento provoca el blanqueamiento y la muerte del coral (**FIGURA 30-10c**). Los arrecifes de coral a nivel mundial parecen ya estar estresados.

30.5 ¿CÓMO PUEDE LA BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN AYUDAR A PRESERVAR LA BIODIVERSIDAD?

La investigación en biología de la conservación puede ayudar a diseñar estrategias para conservar la biodiversidad. Cuatro importantes metas de la biología de la conservación son:

- Entender el impacto de las actividades de los seres humanos sobre las especies, poblaciones, comunidades y ecosistemas.
- Conservar y restaurar comunidades naturales.
- Revertir la pérdida de biodiversidad de la Tierra causada por actividades de los seres humanos.
- Aumentar el uso sustentable de los recursos de la Tierra.

Dentro de las ciencias de la vida, la biología de la conservación concentra el esfuerzo desplegado para preservar las especies y agrupa la ayuda por parte de ecólogos, gestores de vida silvestre, genetistas, botánicos y zoólogos. Pero la conservación efectiva también depende de la experiencia y el apoyo de personas fuera de la biología; entre ellos se incluyen líderes gubernamentales en todos

los niveles (quienes establecen políticas y leyes ambientales), abogados ambientalistas (quienes ayudan a dar cumplimiento a las leyes que protegen las especies y sus hábitats) y economistas ecológicos (quienes ayudan a colocar un valor sobre los servicios de los ecosistemas). Los científicos sociales proporcionan comprensión acerca de las formas en las que la gente en diferentes grupos culturales usa sus ambientes. Los educadores ayudan a los estudiantes a entender cómo funcionan los ecosistemas, cómo sostienen la vida humana y cómo las personas pueden ya sea perturbarlos o conservarlos. Las organizaciones conservacionistas identifican áreas de preocupación, brindan materiales educativos y organizan apoyo popular de los individuos. Finalmente, las elecciones y las acciones individuales son las que en última instancia determinan si tienen éxito los esfuerzos desplegados para lograr la preservación.

Conservación de ecosistemas silvestres

Puesto que la destrucción y la fragmentación del hábitat son factores clave que amenazan la biodiversidad, la preservación del hábitat es esencial. Las reservas protegidas, conectadas mediante corredores de vida silvestre, son vitales para conservar los ecosistemas naturales.

Las reservas básicas preservan todos los niveles de biodiversidad

Las **reservas básicas** son áreas naturales protegidas de la mayoría de los usos humanos, excepto recreación de bajo impacto. De manera ideal, una reserva básica abarca el espacio suficiente para preservar los ecosistemas con toda su biodiversidad. Las reservas básicas también deben ser lo suficientemente grandes para soportar tormentas, incendios e inundaciones sin perder especies. En la sección "Guardián de la Tierra: Restauración de un depredador clave", de la página 594, se explica cómo la reintroducción de lobos al Parque Nacional Yellowstone, una reserva básica en Wyoming, está restaurando muchas interacciones comunitarias y probablemente salve especies.

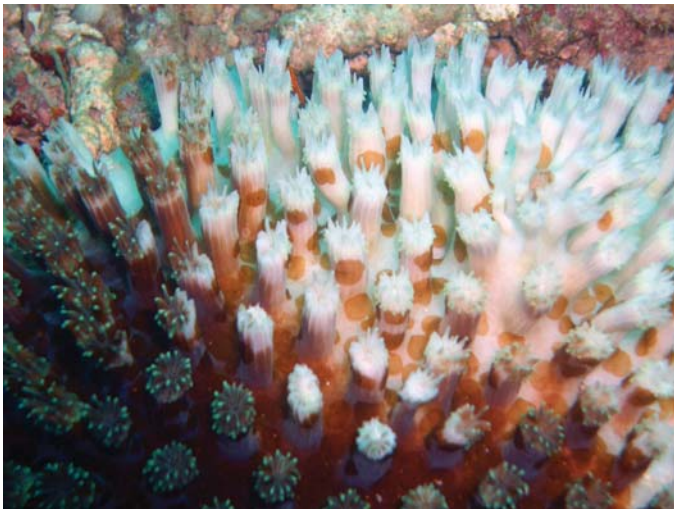
Para establecer reservas básicas efectivas, los conservacionistas deben estimar las áreas más pequeñas requeridas para sostener poblaciones viables mínimas de la especie que requiere más espacio. Los tamaños de las áreas cruciales mínimas varían de manera significativa entre las especies, y también dependen de la disponibilidad de alimento, agua y refugio. Por ende, en general, los grandes depredadores en ambientes áridos necesitarán un área crucial mínima más grande que los pequeños herbívoros en ambientes exuberantes. Sin embargo, es difícil hacer estimaciones precisas de las áreas críticas mínimas para especies individuales.

Los corredores conectan hábitats de animales cruciales

Un hecho sobresale en la estimación de las áreas críticas mínimas, en especial para reservas que incluyen grandes depredadores: en el mundo apiñado de hoy, una reserva básica individual rara vez es lo suficientemente grande para mantener la biodiversidad y las complejas interacciones comunitarias por ella misma. Los **corredores de vida silvestre**, que son franjas de tierra protegida que vinculan las reservas básicas, permiten a los animales desplazarse de manera relativamente libre y segura entre los hábitats que de otro modo estarían aislados (FIGURA 30-11). Los corredores aumentan en forma efectiva el tamaño de las reservas más pequeñas al conectarlas. Tanto las reservas básicas como los corredores idealmente están rodeados por zonas de amortiguación que sostienen las actividades de los seres humanos que son compatibles con la vida silvestre. Las

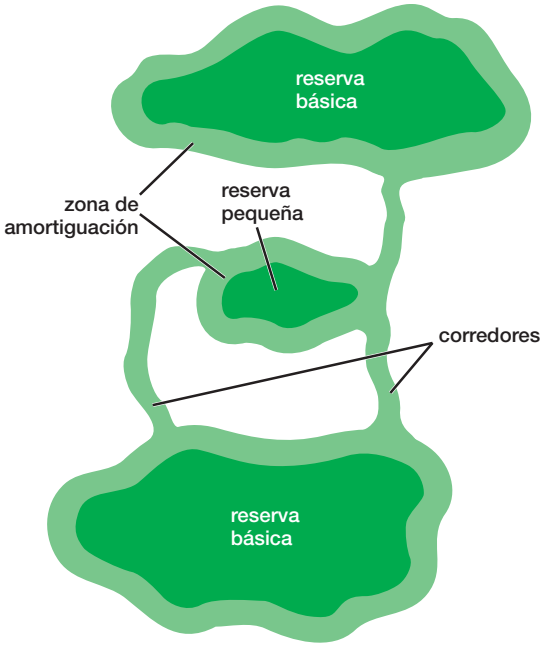
(a) Una pika reúne plantas para el invierno

(b) Escarabajos de corteza de pino han matado a estos pinos torcidos



(c) Los corales blanqueados (blanco) por lo general están muertos o moribundos

▲ **FIGURA 30-10 El calentamiento global amenaza la biodiversidad** **(a)** Las pikas viven cerca de las cimas de las montañas Rocosas; al calentarse el clima, el hábitat adecuado de las pikas puede desaparecer justo en la cima de una montaña. **(b)** Los escarabajos de la corteza del pino han matado a muchos de los pinos torcidos en esta ladera. Los árboles café-rojizo tienen agujas muertas; en un año o dos, las agujas caerán de los árboles sin vida. **(c)** Los corales vivos por lo general contienen algas fotosintéticas que brindan nutrición al coral. Cuando el agua se calienta demasiado, los corales pierden sus algas y se vuelven sorprendentemente blancos; sin las algas para ayudarlos a alimentarse, suelen morir.



▲ **FIGURA 30-11 Corredores conectan reservas**

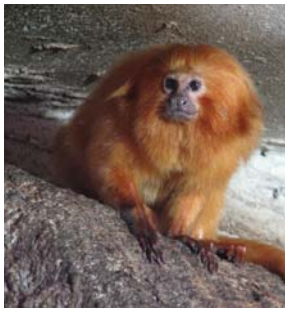
PREGUNTA ¿Cómo los corredores de vida silvestre reducen las especies en extinción en reservas pequeñas?

zonas de amortiguación evitan que los usos de alto impacto como la tala, la minería, la construcción de las autopistas y la vivienda impacten la vida silvestre en la región núcleo o básica.

Aunque por lo general es mucho más amplio, un corredor de vida silvestre efectivo en ocasiones puede ser tan estrecho como un paso a desnivel bajo una autopista. Por ejemplo, en el densamente poblado sur de California se abandonaron planes para un desarrollo de más de mil nuevas casas cerca de San Diego y se cerraron las salidas a la autopista después de que biólogos rastrearon un puma que usaba el paso a desnivel Coal Canyon para desplazarse entre hábitats adecuados en Chino Hills al norte de la autopista y las montañas Santa Ana al sur. El paso a desnivel y sus alrededores se restauraron a un estado más natural, lo que alentó a los pumas y otros animales salvajes a cruzar con seguridad bajo la autopista (**FIGURA 30-12**). Las personas también usan el corredor; de hecho, ¡el corredor de vida silvestre ahora se presenta en las guías de excursionismo locales!

Al norte de las montañas Rocosas, una coalición de grupos conservacionistas y científicos propuso una serie de corredores de vida silvestre que vinculen las reservas básicas existentes, como Yellowstone, Gran Teton y parques nacionales de glaciares, con ecosistemas cercanos. Estos hábitats interconectados sostendrían poblaciones de osos grizzly, wapití y pumas.

¿Te has preguntado... qué puedes hacer para evitar extinciones?



Tal vez te sientas impotente para evitar la extinción, pero puedes ayudar mucho: unirte a organizaciones, como The Nature Conservancy (Conservación de la Naturaleza) y el World Wildlife Fund (Fondo Mundial para la Naturaleza), que trabajan para proteger especies en peligro. Otra organización que puedes considerar para unirte es Saving Species, fundada por el ecólogo Stuart Pimm. Ésta ayudó a comprar un pastizal en Brasil para proporcionar un corredor de vida silvestre entre dos parches de hábitat para el tamarino león dorado, un mono en peligro. En otro país sudamericano, incluso pagaron a un "padrino" del crimen organizado local para detener la tala ilegal. ¡Ahora *ése* es un enfoque innovador para proteger la biodiversidad!

(a) Puma con localizador de radio

(b) Corredor de vida silvestre bajo una autopista

▲ **FIGURA 30-12 Los corredores de vida silvestre conectan hábitats** **(a)** Los biólogos de la vida silvestre del National Park Service (Servicio de Parques Nacionales) rastrean pumas que usan collares de radio, como el que porta este animal tranquilizado. **(b)** El asfalto se removió y el tráfico se prohibió en el paso a desnivel en Coal Canyon bajo la autopista Riverside cerca de San Diego para permitir a los pumas moverse con seguridad entre los hábitats de cualquier lado.

Guardián de la Tierra

Restauración de un depredador clave

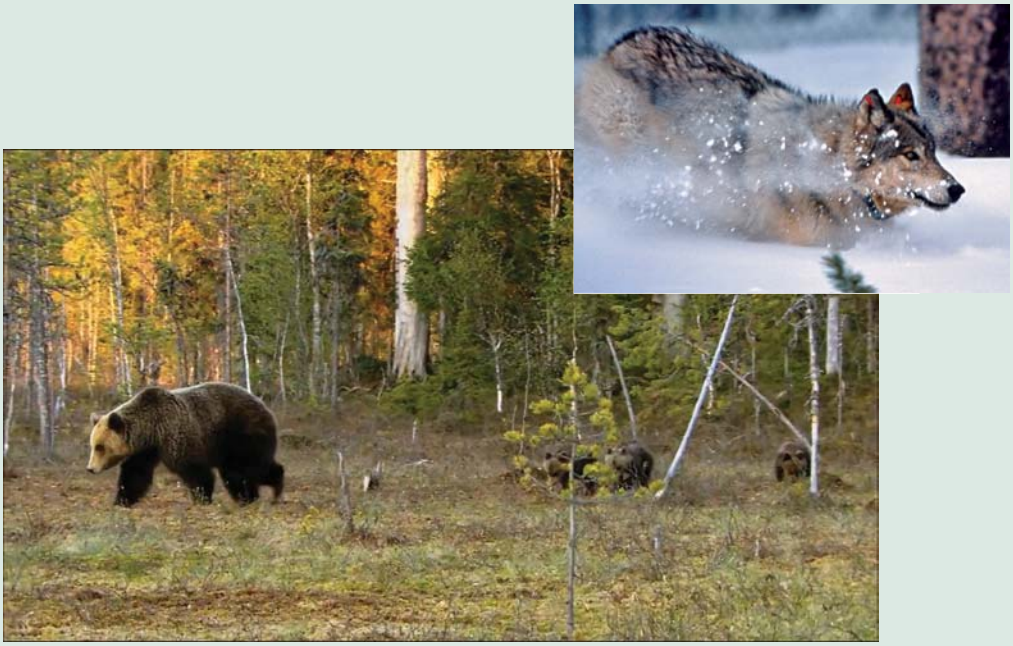
La clave se asienta en lo alto de un arco de piedra y mantiene a todas las otras piezas en su lugar; remueve la clave y todo el arco colapsa. De igual modo, en una comunidad biológica, una **especie clave** es aquella que juega un papel esencial, por lo general mayor de lo que se puede predecir por el tamaño de su población. Quita las especies clave y toda la comunidad cambia de manera drástica. Con frecuencia, la especie clave en una comunidad es un depredador cuyas actividades de caza dan forma a la estructura de la comunidad.

En el Parque Nacional de Yellowstone, una investigación reciente indica que un depredador que hace mucho perdió el parque —el lobo gris— es una especie clave que regula grandes aspectos de la comunidad, incluidos sus árboles. ¿Cómo los lobos pueden afectar los árboles?

Considerado como una amenaza para el wapití y los bisontes, los lobos se exterminaron de manera deliberada de Yellowstone en 1928. Con base en la información recabada, mediante los tres anillos formados en el tronco de los árboles y fotografías aéreas, parece que este evento marcó el comienzo del fin para la regeneración de los álamos (**FIGURA E30-4**). Los bosques de álamos, que dan cobijo a una comunidad diversa de plantas y aves, se redujeron en más de 95% desde que el parque se estableció en 1872. El wapití, anteriormente la mayor presa de los lobos en Yellowstone, come casi todos los álamos jóvenes, así como sauces e hibiscos (cayenas). En 1995 y 1996, después de años de planificación, estudio y comentarios públicos, el U.S. Fish and Wildlife Service (Servicio de Pesca y Vida Silvestre de Estados Unidos) capturó 31 lobos en Canadá y los liberó en Yellowstone (**FIGURA E30-4**, detalle). Ahora, aunque la población de lobos fluctúa de un año a otro, generalmente hay de 200 a 300 lobos en el parque o cerca de él.

Estudios recientes de los investigadores de la Oregon State University (Universidad Estatal de Oregon) sugieren que la depredación de los lobos no sólo controla el número de wapitíes, sino también modifica el comportamiento de éstos. Con los lobos cerca, el wapití evita los bosques de álamos, sauces e hibiscos a orillas de los ríos, donde tienen menos probabilidad para detectar y escapar de los lobos. Ahora, con los wapití alejándose de ellos, estas comunidades vegetales se regeneran y proporcionan más hábitat para aves canoras y así como mejores condiciones de corriente para las truchas. A medida que repuntan sus árboles favoritos, los castores regresan y construyen presas en las corrientes, con lo que crean hábitat de humedal para el visón, la rata almizclera, nutrias, patos y raros sapos boreales. Las plantas suculentas que crecen en las ciénagas de los castores son alimento favorito para los osos grizzly cuando salen de su estado de hibernación. Los grizzly también se alimentan de cadáveres de wapití dejados por los lobos, así como lo hacen las águilas calvas y las águilas doradas. Los investigadores también descubrieron que los lobos compiten con coyotes y los matan. Dado que estos últimos comen roedores, la reducción de su número propicia que las poblaciones de roedores aumenten; así, los zorros rojos que se alimentan de los roedores proliferan. Los biólogos anticipan un repunte en otros depredadores pequeños como la comadreja y los glotones.

Otros depredadores clave que pueden tener efectos similares incluyen pumas en el Parque Nacional Zion en Utah y el Parque Nacional Yosemite en California; los lobos en los Parques Nacionales Banff y Jasper en Alberta, Canadá; nutrias marinas en las costas de California, y estrellas de mar en pozas de marea del Pacífico. En ocasiones, restaurar sólo una o dos especies puede tener impactos de largo alcance sobre la salud de todo un ecosistema.



▲ **FIGURA E30-4 Impacto de un depredador clave** Los remanentes de los que alguna vez fueron abundantes bosques de álamos en el Parque Nacional Yellowstone atestiguan la falta de regeneración de álamos desde principios del siglo XX. (Fotografía cortesía del Dr. William Ripple.) (detalle) Ahora los lobos deambulan en Yellowstone, deleitan a los visitantes y ejercen efectos de largo alcance sobre el ecosistema.

30.6 ¿POR QUÉ LA SUSTENTABILIDAD ES LA CLAVE PARA LA CONSERVACIÓN?

Los ecosistemas naturales comparten ciertas características que les permiten persistir y florecer. Algunas de las características más importantes de los ecosistemas sustentables son:

- Comunidades diversas con complejas interacciones comunitarias.
- Poblaciones relativamente estables que permanecen dentro de la capacidad de carga del ambiente.
- Reciclado y uso eficiente de materias primas.
- Dependencia de las fuentes renovables de energía.

Los ambientes que han sido modificados por el desarrollo humano con frecuencia no poseen estas cualidades. Como resultado, muchos ecosistemas modificados por los seres humanos no pueden ser sustentables a largo plazo, y los modos actuales de desarrollo y uso de la tierra podrían conducir a la pérdida de biodiversidad y de servicios de los ecosistemas. Los seres humanos deben aprender a satisfacer sus necesidades en formas que sostengan los ecosistemas de los que dependen.

El desarrollo sustentable promueve el bienestar ecológico y humano a largo plazo

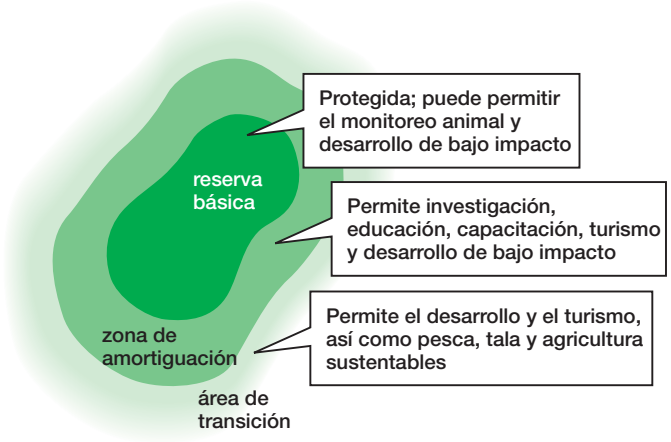
El respeto por los principios operativos de la naturaleza es central para la sustentabilidad. En el documento considerado un hito, *Cuidar a la Tierra*, la IUCN afirma que el **desarrollo sustentable** "satisface las necesidades del presente sin comprometer la capacidad de las generaciones futuras para satisfacer sus propias necesidades". Explica que "la humanidad no debe tomar más de la naturaleza de lo que ésta puede reabastecer. Esto a su vez significa adoptar estilos de vida y desarrollar rutas que respeten y trabajen dentro de los límites de la naturaleza. Esto se puede hacer sin rechazar los muchos beneficios que puede ofrecer la tecnología moderna, siempre que la tecnología también trabaje dentro de dichos límites".

Por desgracia, en la sociedad humana moderna, el "desarrollo sustentable" es casi un oxímoron, porque con frecuencia este concepto significa sustituir los ecosistemas naturales con infraestructura humana como vivienda y desarrollos minoristas. De manera tradicional, muchos economistas y empresarios han insistido en que, sin crecimiento continuo, la humanidad no puede prosperar. Las personas en los países desarrollados han logrado obtener un crecimiento económico y una alta calidad de vida. Pero lo han alcanzado por medio de explotar, en una forma no sustentable, los servicios directos e indirectos proporcionados por los ecosistemas y mediante el empleo de grandes cantidades de energía no renovable.

Sin embargo, ahora la evidencia proveniente de todas partes del mundo demuestra que las actividades responsables de tal crecimiento están desenredando la compleja red de comunidades naturales y socavan la capacidad de la Tierra para sostener la vida. A medida que los individuos y gobiernos reconocen la necesidad de cambiar, se desarrolla un número creciente de proyectos que tienen la intención de satisfacer las necesidades humanas de manera sustentable. En las siguientes secciones se describen algunos de estos proyectos.

Las reservas de la biosfera ofrecen modelos para la conservación y el desarrollo sustentable

Las Naciones Unidas designaron una red mundial de **Reservas de la Biosfera**. La meta de las Reservas de la Biosfera es mantener la biodiversidad y evaluar técnicas para el desarrollo humano sustentable mientras se preservan valores culturales locales. Las Reservas de la Biosfera están conformadas por tres regiones. Una reserva básica central sólo permite investigación y en ocasiones turismo, así como algunos usos culturales sustentables tradicionales. Una zona de amortiguación circundante permite actividades de los seres humanos de bajo impacto —como recreación, investigación y educación ambiental, y cierto desarrollo, como silvicultura y pastoreo— reguladas cuidadosamente. Afuera de la zona de amortiguación hay un área de transición que sostiene asentamientos, turismo, pesca y agricultura, todo (idealmente) operado de manera sustentable (**FIGURA 30-13**). La primera Reserva de la Biosfera se designó a finales de la década de 1970, y ahora hay más de 530 sitios en 105 países.


Protegida; puede permitir el monitoreo animal y desarrollo de bajo impacto
reserva básica
Permite investigación, educación, capacitación, turismo y desarrollo de bajo impacto
Permite el desarrollo y el turismo, así como pesca, tala y agricultura sustentables
zona de amortiguación
área de transición

▲ **FIGURA 30-13 Diseño de una Reserva de la Biosfera ideal**

Los gobiernos nacionales nominan sitios en sus países para designación de Reserva y continúan con el proceso de su posesión y gestión. Esto ha reducido enormemente la oposición, pero como resultado de su naturaleza voluntaria, pocos se adhieren por completo al modelo ideal de Reserva de la Biosfera. En Estados Unidos, la mayoría de las 47 reservas básicas de la biosfera son parques y bosques nacionales. Mucha de la tierra en las zonas de amortiguación y de transición es de propiedad privada, y los propietarios pueden no estar al tanto de su designación. Con frecuencia, el fondeo es inadecuado para compensarles la restricción en el desarrollo o para promover y coordinar el desarrollo sustentable.

La Reserva de la Biosfera del Desierto de Chihuahua es una reserva regional innovadora establecida en 1977 que en realidad se compone de tres reservas separadas (**FIGURA 30-14**). El Parque

Estudio de caso continuación

La migración de las mariposas monarca

"Reserva de la Biosfera de las Mariposas Monarca" es un nombre bonito, pero con frecuencia una designación como ésta no se acompaña de algún mecanismo para hacerla realidad. Sin embargo, el World Wildlife Found (Fondo Mundial para la Naturaleza) estableció un fondo fiduciario de cinco millones de dólares que se usa para ayudar a los agricultores a encontrar fuentes alternativas de ingresos en lugar de talar su tierra; esto en consecuencia ayuda a mantener una zona de amortiguación intacta alrededor de los bosques básicos de las mariposas monarca.

▲ **FIGURA 30-14 Una reserva de la biosfera única** Esta reserva regional dentro del desierto de Chihuahua (se muestra en café) se compone de tres reservas más pequeñas (verde) en Estados Unidos y México.

Nacional Big Bend en Texas sirve como la reserva básica y apoya la investigación y el turismo, pero no permite desarrollo privado. La porción Jornada de la Reserva, ubicada en Nuevo México, Estados Unidos, se considera la zona de amortiguación. Aquí, investigadores estudian la gestión sustentable de terreno en ecosistemas secos. En México, la reserva de Mapimí sirve como el área de transición. Más de 70 mil personas viven en esta reserva, y los científicos trabajan con ellos para cambiar a prácticas agrícolas más sustentables y para conservar especies del desierto como la tortuga Bolsón (la cual está en peligro de extinción), el más grande reptil terrestre en América del Norte. Ahora los científicos esperan reintroducir esta especie al Parque Nacional Big Bend y establecer corredores de vida silvestre que vinculen estas reservas ampliamente separadas.

La agricultura sustentable preserva la productividad con un impacto reducido sobre las comunidades naturales

La mayor pérdida de hábitat natural ocurre cuando las personas convierten ecosistemas naturales en campos agrícolas. Por ejemplo, en el medio oeste estadounidense, millones de kilómetros cuadrados de pastizales se han convertido para labores agrícolas, principalmente para el cultivo de maíz, trigo y soya. Puesto que los campos agrícolas por lo general producen sólo uno o pocos cultivos, y dado que la mayoría de la planta madura se cosecha para consumo humano, disminuye la diversidad vegetal y animal en comparación con el hábitat natural antes de que se establecieran los campos.

La agricultura es necesaria para alimentar a la humanidad. Además, para tener un nivel de vida razonable, los agricultores deben producir grandes cantidades de alimento a bajo costo. Con frecuencia esto conduce a prácticas no sustentables que interfieren con los servicios de los ecosistemas. Por ejemplo, permitir que los campos permanezcan desnudos después de cosechar, con frecuencia aumenta la erosión del suelo, pues el viento y la lluvia remueven el suelo expuesto. La aplicación de insecticidas, que por lo general se hace de manera indiscriminada, mata tanto a insectos plaga como a sus depredadores naturales y a polinizadores. En muchas regiones a lo largo del mundo, la irrigación agota los depósitos de agua subterránea más rápido de lo que pueden reabastecerse mediante lluvia y nieve. Más aún, dado que los depósitos de agua tanto subterráneos como superficiales contienen cantidades variables de sal, la evaporación del agua de riego con frecuencia deja suficiente sal como para reducir la fertilidad del suelo.

Por fortuna, los agricultores reconocen cada vez más que la agricultura sustentable ahorra dinero, al mismo tiempo que preserva la tierra (Tabla 30-1). La técnica de cultivo de **no arado**,

Tabla 30-1 Prácticas agrícolas que afectan la sustentabilidad

	Agricultura no sustentable	Agricultura sustentable
Erosión del suelo	Permite la erosión del suelo mucho más rápido de lo que puede reabastecerse debido a que los restos de los cultivos se barbechan, lo que deja el suelo expuesto hasta que crecen nuevos cultivos.	La erosión se reduce enormemente mediante agricultura de no arado. La erosión eólica se reduce al plantar franjas de árboles como rompevientos alrededor de los campos.
Control de plagas	Usa grandes cantidades de pesticidas para controlar plagas de cultivos.	Árboles y arbustos cerca de los campos brindan hábitat a aves insectívoras e insectos depredadores. La reducción del uso de insecticidas ayuda a proteger aves e insectos depredadores.
Uso de fertilizantes	Usa grandes cantidades de fertilizantes sintéticos.	La agricultura de no arado conserva suelo rico en nutrimentos. Los desechos animales se usan como fertilizantes. Legumbres que reabastecen el nitrógeno del suelo (como soya y alfalfa) se alternan con cultivos que agotan el nitrógeno del suelo (como maíz y trigo).
Calidad del agua	El escurrimiento del suelo desnudo contamina el agua con pesticidas y fertilizantes. Cantidades excesivas de desechos animales se drenan de comederos.	Los desechos animales se usan para fertilizar campos. La cubierta vegetal que queda por la agricultura de no arado reduce el escurrimiento de nutrimentos.
Irrigación	Puede irrigar cultivos de manera excesiva, y usa agua subterránea bombeada de depósitos naturales del subsuelo a una tasa más rápida que el reabastecimiento de agua por lluvia o nieve.	Moderna tecnología de irrigación reduce la evaporación y entrega agua sólo en el momento y el lugar que se necesita. La agricultura de no arado reduce la evaporación.
Diversidad de cultivos	Se apoya en un pequeño número de cultivos de alta rentabilidad, lo que alienta epidemias de insectos o enfermedades vegetales y conduce a depender de grandes cantidades de pesticidas.	La alternancia de cultivos y la siembra de una variedad más amplia de cultivos reduce la probabilidad de grandes epidemias de insectos y enfermedades.
Uso de combustibles fósiles	Usa grandes cantidades de combustibles fósiles no renovables para operar equipo agrícola, producir fertilizantes, y aplicar fertilizantes y pesticidas.	La agricultura de no arado reduce la necesidad de barbechar y fertilizar.

(a) Sembradíos de algodón sobre terrenos sin labrar en Carolina del Norte

(b) El mismo terreno un mes después

▲ **FIGURA 30-15 Agricultura de no arado (a)** Una cubierta de cultivo de trigo es eliminada con un herbicida. Las semillas de algodón proliferan entre el trigo muerto, que se ancla al suelo y reduce la evaporación. **(b)** Más tarde en la estación, el mismo campo muestra un cultivo de algodón sano cobijado por el trigo muerto. Fotografías del Dr. George Naderman, ex especialista de extensión de suelo (retirado), Colegio de Agricultura y Ciencias de la Vida, NC State University, Raleigh, NC.

que deja el residuo de los cultivos cosechados en los campos para formar una cubierta vegetal para los cultivos del próximo año, representa un posible componente de la agricultura sustentable (**FIGURA 30-15**). En 2007, los métodos de no arado se usaron en aproximadamente 26 millones de hectáreas en Estados Unidos (alrededor de 24% de todas las tierras de cultivo). Varios métodos de arado reducido se usaron en otras 20 millones de hectáreas. La agricultura de no arado y la de arado reducido requieren menos barbecho y rastrillado, con un ahorro estimado de nueve a 40 litros de diesel de combustible por cada media hectárea.

Por otra parte, la mayoría de los agricultores de no arado rocían herbicidas para eliminar tanto maleza como los restos de los cultivos del año anterior. Parte del herbicida inevitablemente se esparce con el viento desde los campos y puede dañar hábitats naturales cercanos. Además, ciertos herbicidas pueden dañar animales; aunque controvertidos, algunos estudios indican que la atrazina, un herbicida de uso común en la agricultura de no arado, daña los sistemas reproductores de anfibios y muy probablemente también de otros animales. Los residuos de los cultivos del año anterior también pueden contener patógenos como hongos, que se reducirían mediante el arado en la agricultura convencional, pero pueden requerir el uso de pesticidas en un campo de no arado.

Los agricultores dedicados a los productos orgánicos no usan herbicidas, insecticidas o fertilizantes sintéticos; algunos utilizan métodos de no arado, pero la mayoría rastrillan sus campos al menos cada dos años para ayudar a eliminar la maleza. La agricultura orgánica depende de los depredadores naturales para controlar las plagas, y de los microorganismos de la tierra para degradar desechos animales y de cultivo, lo que en consecuencia recicla sus nutrimentos. Tener diversos cultivos reduce los brotes de plagas y enfermedades que atacan a un solo tipo de planta. Existe un debate actual acerca de la productividad relativa de la agricultura orgánica frente a la convencional, y respecto a la cuestión de qué es mejor para el suelo y el ambiente natural, ¿la agricultura orgánica con rastrillo o la agricultura sin arado con herbicidas?

Como puedes ver, la manera de implementar una agricultura sustentable es un tema incierto y controvertido. En el mejor escenario, los agricultores producirían varios cultivos y usarían prácticas que conserven la fertilidad de la tierra, con tan poca entrada de energía y compuestos químicos potencialmente tóxicos como fuera posible. Las plagas de insectos se controlarían mediante depredadores como aves e insectos, y por medio de rotación de cultivos, de modo que las plagas que se especializan en cultivos particulares no encuentren un festín puesto para ellos cada año. Los campos serían relativamente pequeños, separados por franjas de hábitat natural para plantas y animales nativos. En la práctica, existe un desacuerdo sustancial entre agricultores y expertos agrícolas acerca de si todas estas metas son factibles mientras se produzcan grandes cosechas y se mantengan los bajos costos.

Puesto que la pérdida de servicios de los ecosistemas no se factoriza en los costos de las prácticas agrícolas no sustentables, los alimentos producidos de manera no sustentable tienden a ser más baratos, al menos a corto plazo. A largo plazo, desde luego, si la agricultura comercial usual resulta en suelos salados, epidemias de enfermedades de cultivos y plagas, o pérdida de la capa superior del suelo, entonces la agricultura sustentable será menos costosa. Muchos proyectos, como el University of California's Sustainable Agriculture Research and Education Program (Programa de Investigación y Educación en Agricultura Sustentable de la Universidad de California) con base en Davis, California, apoyan la investigación y educan a los agricultores acerca de las ventajas de la agricultura sustentable, cómo practicarla y cómo apoyarla.

El futuro está en tus manos

¿Cómo debe administrarse el planeta de modo que proporcione una vida saludable y satisfactoria para la generación actual de seres humanos al tiempo que conserva la biodiversidad y los recursos necesarios para las generaciones futuras? Nadie puede dar una respuesta simple y única a dicha pregunta. Sin embargo, se deben considerar dos conflictos en interacción: (1) ¿cómo deben ser los estilos de vida humanos y cuáles tecnologías son apropiadas para producir dichos estilos de vida en una forma sustentable?, y (2) ¿cuántas personas puede sostener la Tierra, en qué estilo de vida?

Los cambios en el estilo de vida y el uso de tecnologías apropiadas son esenciales

Los miles de millones de personas sobre la Tierra nunca estarán todas de acuerdo acerca de exactamente qué se necesita para lograr

una vida feliz y satisfactoria. Sin embargo, casi todos estarían de acuerdo en que un estilo de vida mínimo debe incluir alimento y prendas de vestir adecuadas, aire y agua limpios, buena atención a la salud, condiciones de trabajo dignas, oportunidades educativas y profesionales, y acceso a ambientes naturales. La mayoría de las personas de la Tierra viven en países menos desarrollados y carecen de al menos algunas de estas necesidades.

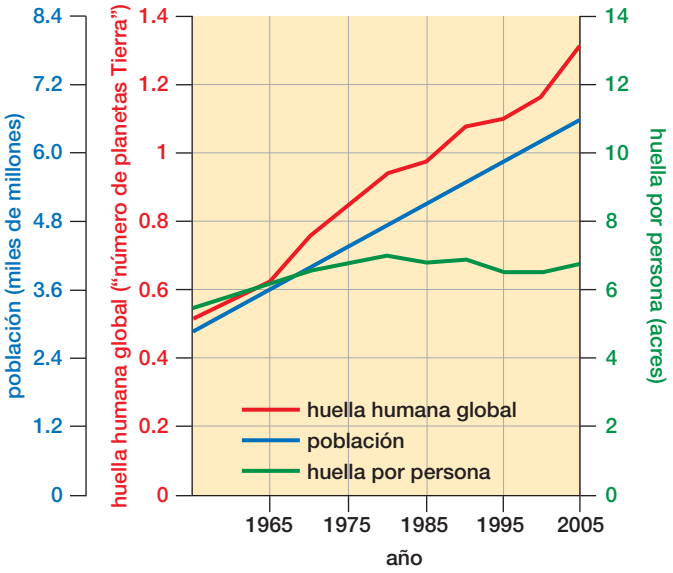
Sin un enfoque sustentable para el desarrollo no puede haber mejoría a largo plazo en la calidad de la vida humana. Deben tomarse decisiones acerca de qué tecnologías son sustentables en el futuro, y cómo hacer la transición de las realidades de hoy a un mañana esperado. Por ejemplo, a largo plazo, a menos que las fuentes de energía como la fusión nuclear se conviertan en realidad, la vida sustentable debe apoyarse en fuentes de energía renovable (solar, eólica, geotérmica y undimotriz) que no producen residuos altamente tóxicos o más dióxido de carbono del que el planeta es capaz de reciclar. Se deben emular los ecosistemas naturales al reciclar recursos no renovables. Las elecciones como consumidores pueden proporcionar mercados para alimentos y bienes duraderos que se produzcan de manera sustentable. Claramente, los seres humanos tienen la capacidad para destruir la naturaleza, pero también tienen la capacidad y la necesidad de protegerla.

El crecimiento de la población humana es insostenible

La raíz de la degradación ambiental es simple: demasiadas personas que usan demasiados recursos y generan demasiados desechos. Como la UICN elocuentemente afirma en *¿Quién cuidará la Tierra?*, "... el tema central [es] cómo lograr el equilibrio de las poblaciones humanas con los ecosistemas naturales que las sostienen".

A largo plazo, dicho equilibrio no puede lograrse si la población humana sigue creciendo. Dado el estilo de vida al que aspira la gran mayoría de las personas sobre la Tierra, muchos están convencidos de que el equilibrio no puede mantenerse incluso con la población actual, y sin embargo cada año se agregan de 75 millones a 80 millones de personas. Sin importar cuán simples sean las dietas, cuán eficientes sean las viviendas, cuán bajo sea el impacto de las técnicas agrícolas o cuánto se reutilice y recicle, el crecimiento de la población eventualmente abrumará los mejores esfuerzos.

Volvamos a comparar la biocapacidad de la Tierra y la huella ecológica humana (**FIGURA 30-16**). Como puedes ver, el rápido aumento en la huella ecológica de la humanidad entre 1961 y 2005 (línea roja; *véase* también la figura 30-6) es aproximadamente paralelo al rápido aumento poblacional (línea azul). La huella ecológica *por persona* (línea verde) ha sido casi constante durante los últimos 35 años; en otras palabras, la persona promedio usaba casi la misma cantidad de biocapacidad de la Tierra en



▲ **FIGURA 30-16 El crecimiento de la población humana amenaza la sustentabilidad** Entre 1961 y 2005, el crecimiento de la población humana (línea azul) aumentó a aproximadamente la misma tasa que la huella ecológica humana global (línea roja). La huella por persona (línea verde) permaneció casi igual desde 1970, lo que significa que el aumento en la huella global resultó casi por completo del crecimiento poblacional. Datos tomados del WWF, la Zoological Society of London y la Global Footprint Network. 2008. *The living planet report.*

2005 que en 1970. Si la población humana no hubiera aumentado, la huella ecológica humana total todavía estaría muy por abajo de la biocapacidad de la Tierra, pero dado que hay muchos más seres humanos, la huella humana total subió mucho más arriba que la biocapacidad de la Tierra. Eliminar y probablemente revertir el crecimiento de la población es esencial si se quiere mejorar la calidad de vida para los 6.8 mil millones de personas que ya existen, proporcionar al menos el potencial para una calidad de vida similar para los descendientes y salvar lo que queda de biodiversidad de la Tierra para generaciones futuras.

Las decisiones son tuyas

Este capítulo ofreció algunos ejemplos de actividades de los seres humanos que avanzan en la dirección correcta. Observa alrededor de tu escuela y comunidad. ¿Qué se hace de manera sustentable? ¿Qué no se hace así? ¿Qué se requeriría para hacer los cambios necesarios? En la sección "Enlaces con la vida diaria: ¿Qué pueden hacer los individuos?" se sugieren algunas formas en las que los individuos pueden vivir de manera más sustentable y ayudar a proteger la vida sobre la Tierra.

Enlaces con *la vida diaria*

¿Qué pueden hacer los individuos?

"No hay pasajeros en la nave espacial Tierra. Todos somos tripulación."

—Marshall McLuhan

La vida sustentable es, a final de cuentas, una ética que debe permear todos los niveles de la sociedad humana, comenzando con los individuos. El dicho "reduce, reutiliza y recicla" ofrece excelente consejo para minimizar tu impacto sobre los sistemas de sostén de vida de la Tierra. He aquí algunas formas para hacer una diferencia:

Conserva energía

- *Calentamiento y enfriamiento.* No calientes tu casa a más de 20 ºC en invierno o pongas el acondicionador de aire por abajo de 25 ºC en verano. Apaga la calefacción o refrigeración mientras no los uses. Cuando compres o remodeles una casa, considera características eficientes en energía como calentamiento solar pasivo, buen aislamiento, un ventilador de ático, ventanas de doble panel [con recubrimiento "de baja energía (low-E)" para reducir la transferencia de calor] y buen burlete para ventanas. Planta árboles caducifolios en el lado sur de tu casa para que den sombra en verano (cuando los árboles están cubiertos con hojas) y sol en invierno (después de que cayeron las hojas). Si es posible, compra energía renovable de tu proveedor eléctrico.
- *Agua caliente.* Toma duchas más cortas y cambia a regaderas de bajo flujo. Lava sólo cargas completas en tu lavadora y lavavajillas; usa agua fría para lavar ropa; no prelaves tus platos. Aísla y baja la temperatura en tu calentador de agua.
- *Electrodomésticos.* Compara las clasificaciones de la escala de graduaciones (*Energy Star*) cuando elijas un electrodoméstico grande. No uses tu secadora en verano; coloca la ropa en un tendedero (cordel). Apaga las luces y electrodomésticos que no uses. Sustituye las bombillas incandescentes con bombillas fluorescentes o de LED siempre que sea posible.
- *Transportación.* Elije el automóvil más eficiente en combustible que satisfaga tus necesidades, y úsalo de manera eficiente haciendo todas tus diligencias de una sola vez. Usa transporte público, o ponte de acuerdo con los vecinos para alternar el uso de automóviles; camina, usa la bicicleta, o usa una computadora para comunicarte sin transportarte (teletrabajo) cuando sea posible.

Conserva materiales

- *Recicla.* Busca opciones de reciclado en tu comunidad y recicla todo lo que se acepte. Explora la elaboración de composta (en Internet hay sitios excelentes). Apoya y alienta los esfuerzos de reciclado en tu escuela y comunidad.
- *Compra material reciclado.* Compra productos de papel reciclado. Los entablados y alfombras ahora se hacen con botellas de plástico recicladas.
- *Reutiliza.* Reúsa todo lo que sea posible, como sobres de papel manila, carpetas archivadoras y ambos lados del papel. Vuelve a llenar tu botella de agua y usa envases retornables cuando sea posible. Reutiliza tus bolsas del supermercado. Regala (en lugar de tirar) ropa, juguetes y muebles utilizables. Elabora trapos de limpieza a partir de ropa vieja y úsalos en lugar de materiales de limpieza desechables.
- *Conserva el agua.* Si vives en un área seca, planta vegetación resistente a la sequía alrededor de tu casa para reducir el uso de agua.

Apoya las prácticas sustentables

- *Opciones alimentarias.* Compra productos elaborados local y orgánicamente que no requieren embarques de larga distancia. Busca café cultivado a la sombra con el sello de aprobación "Bird-Friendly™" o "Rainforest Alliance Certified". Reduce el consumo de carne, particularmente la de res. Busca en Internet para identificar cuál pescado en tu supermercado local se recolecta de manera sustentable.
- *Limita o evita el uso de compuestos químicos dañinos.* Las sustancias ásperas, insecticidas y herbicidas contaminan agua y suelo.

Amplifica tus esfuerzos

- *Apoya los esfuerzos de conservación organizados.* Únete a grupos de conservación y dona dinero para éstos. Búscalos en Internet e inscríbete para recibir información por correo electrónico que informe acerca de la legislación ambiental y te facilite contactar a tus representantes gubernamentales y expresar tus puntos de vista. Únete a la agrupación contra el cambio climático en tu escuela y reduce el uso de energía en tu escuela.
- *Voluntariado.* Únete a esfuerzos populares para cambiar el mundo; aquí es donde todo comienza. Conviértete en voluntario para trabajar en beneficio de tu escuela y de proyectos comunitarios que mejoren el ambiente.
- *Haz que tu voto cuente.* Investiga las propuestas de los candidatos y registros de votación en temas de conservación, y considera esta información cuando decidas votar por un candidato.
- *Educa.* Mediante tus palabras y acciones, comparte tu preocupación por la sustentabilidad con tu familia, amigos y comunidad. Escribe cartas al editor de tu escuela o periódico local, a negocios locales y a funcionarios electos. Busca formas para que tu escuela pueda conservar energía, recluta a otros estudiantes preocupados y cabildea para el cambio.
- *Reduce el crecimiento poblacional.* Considera las consecuencias de la enorme población humana todavía en expansión cuando planifiques tu familia. La adopción, por ejemplo, permite a las personas tener familias grandes al tiempo que contribuyen al bienestar de la humanidad y el ambiente.

Estudio de caso otro vistazo

La migración de las mariposas monarca

Sin lugar a dudas, una mariposa monarca es hermosa, y 100 millones de ellas son espectaculares. ¿Pero pueden ayudar a las personas a construir una casa o alimentar a sus familias? De hecho pueden, porque no es un caso de mariposas monarca y árboles *versus* habitantes locales. La realidad es que las mariposas monarca y los árboles pueden ayudar a los campesinos a prosperar.

Fotografías aéreas muestran deforestación continua en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, principalmente por la acción de taladores ilegales. Pero, ¿estos taladores reforestan el bosque? No. A cambio de grandes ganancias durante algunos años, los taladores dejarían a los campesinos con laderas áridas que no serían capaces de proporcionar ni una de las docenas de servicios de los ecosistemas típicos de un bosque sano, como prevenir la erosión del suelo, retener y gradualmente liberar agua limpia, y proporcionar hábitat para la vida silvestre.

Por fortuna, más de cinco millones de árboles se plantaron la década pasada por medio de una coalición de organizaciones, en colaboración con el gobierno mexicano. Dichas organizaciones incluyen el Fondo Mundial para la Naturaleza México, el Proyecto de Conservación de Hábitat La Cruz y el Fondo para Reforestación Michoacano, con la ayuda de donaciones de American Forests (Bosques Americanos), la National Fish and Wildlife Foundation (Fundación Nacional de Pesca y Vida Silvestre) y el U.S. Fish and Wildlife Service (Servicio de Pesca y Vida Silvestre de Estados Unidos). En un mundo ideal, ayudar a los campesinos sería suficiente motivo para reforestar los bosques; en el mundo real, la mayoría de estas organizaciones no se involucraría si no fuera por las mariposas monarca.

¿Pero cómo pueden los campesinos hacer una vida en la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca? El Fondo Mundial para la Naturaleza, Alternare y otros grupos ayudan a expertos agrícolas mexicanos a capacitar a los campesinos en agricultura sustentable. Uno de los "cultivos" más rentables en la reserva es, irónicamente, árboles. El suelo y el clima ofrecen condiciones ideales para el rápido crecimiento de éstos. Algunas coníferas maduran en menos de 20 años. Plantar almácigas hoy permite que algunas se cosechen en sólo cinco años, para su uso en chimeneas y como árboles de Navidad. En 15 años, los árboles son suficientemente grandes para venderse como madera comercial. Si en ese lapso se reforesta de manera continua, el ciclo puede continuar indefinidamente, y los bosques de crecimiento tardío necesarios para las mariposas monarca pueden dejarse intactos.

Otra fuente de ingreso para los campesinos es el ecoturismo. Más de 100 mil personas vienen a la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca cada año para ver a las mariposas. Aunque el ecoturismo conlleva sus propios problemas, si se regula de manera adecuada, puede preservar tanto el bosque como proporcionar significativas oportunidades de ingreso para los habitantes locales, quienes sirven como guías a los bosques de las mariposas monarca y ofrecen comida, alojamiento y recuerdos para los turistas.

BioÉtica **Considera esto**

¿Cómo crees que la sociedad debe lidiar con los problemas ambientales que carecen de un "representante" como la mariposa monarca? ¿Los servicios de los ecosistemas proporcionados por los bosques en, por decir, Guatemala o Borneo son menos importantes porque no ocurren en el hogar de algunos cientos de millones de mariposas espectaculares?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

30.1 ¿Qué es la biología de la conservación?

La biología de la conservación es la rama de la ciencia que busca entender y conservar la biodiversidad, incluida la diversidad en los niveles genético, de especies y de ecosistemas.

30.2 ¿Por qué es importante la biodiversidad?

La biodiversidad es una fuente de bienes, como alimentos, combustible, materiales para construcción y medicinas. La biodiversidad proporciona servicios de los ecosistemas como formación de suelo, purificación de agua, control de inundaciones, moderación del clima y brinda reservas genéticas y oportunidades de recreación. La disciplina emergente de la economía ecológica trata de medir la aportación de los bienes y servicios de los ecosistemas a la economía, y estima los costos de perderlos ante el desarrollo no sustentable.

30.3 ¿Disminuye la biodiversidad de la Tierra?

Las comunidades naturales tienen una baja tasa de extinción de fondo. Muchos biólogos consideran que las actividades de los seres humanos actualmente están causando una extinción masiva, lo que aumenta las tasas de extinción por un factor de 100 a 1,000. Las especies amenazadas se designan como en peligro crítico, en peligro o vulnerables, dependiendo de su probabilidad de extinción en el futuro cercano. De acuerdo con la Lista roja de la IUCN, en 2008, alrededor de 17 mil plantas y animales estaban considerados amenazados con la extinción.

30.4 ¿Cuáles son las principales amenazas para la biodiversidad?

La huella ecológica estima el área de tierra requerida para sostener a la población humana en cualquier nivel dado de consumo y producción de desechos. La biocapacidad estima los recursos y la capacidad realmente disponible de absorber desechos. La huella humana ya supera la biocapacidad de la Tierra, lo que deja cada vez menos para sostener otras formas de vida. Las grandes amenazas a la biodiversidad incluyen destrucción y fragmentación del hábitat conforme los ecosistemas se convierten a usos humanos; sobreexplotación a medida que las poblaciones de animales y plantas silvestres se recolectan más allá de su capacidad para regenerarse; especies invasoras; contaminación, y calentamiento global.

30.5 ¿Cómo puede la biología de la conservación ayudar a preservar la biodiversidad?

La biología de la conservación busca identificar la diversidad de la vida, explorar el impacto de las actividades de los seres humanos sobre los ecosistemas naturales, y aplicar este conocimiento para conservar especies y mejorar la supervivencia de comunidades sanas y autosustentables. La biología de la conservación integra el conocimiento de muchas áreas de la ciencia y requiere los esfuerzos de líderes gubernamentales, abogados ambientalistas, organizaciones de conservación y, lo más importante, individuos. Los esfuerzos de conservación incluyen conservar los ecosistemas silvestres mediante el establecimiento de reservas de vida silvestre conectadas mediante corredores de vida silvestre, con la meta de preservar comunidades funcionales y poblaciones autosustentables.

30.6 ¿Por qué la sustentabilidad es la clave para la conservación?

El desarrollo sustentable satisface las necesidades presentes sin comprometer el futuro. Requiere que las personas mantengan la biodiversidad, reciclen materiales brutos y dependan de recursos renovables. Las Reservas de la Biosfera promueven la conservación y el desarrollo sustentable. Un cambio a la agricultura sustentable es crucial para conservar el suelo y el agua, reducir la contaminación y el uso de energía, y conservar la biodiversidad.

El crecimiento de la población humana es insostenible y conduce al consumo de recursos más allá de la capacidad de la naturaleza para reabastecerlos. La humanidad debe poner a la población en línea con la capacidad de la Tierra para sostenerla, y dejar espacio y recursos para todas las formas de vida. Los individuos deben tomar decisiones reproductivas responsables y reducir el consumo de recursos de modo que las demandas de la población humana no excedan lo que la Tierra puede sostener.

Términos clave

biocapacidad *587*
biodiversidad *582*
biología de la conservación *582*
corredor de la vida silvestre *592*
desarrollo sustentable *595*
especie amenazada *586*
especie clave *594*
especie en peligro *586*
especie en peligro crítico *586*
especie vulnerable *586*
extinción masiva *586*
fragmentación del hábitat *588*
huella ecológica humana *587*
no arado *596*
población mínima viable (PMV) *588*
reserva básica *592*
Reserva de la Biosfera *595*
servicios de los ecosistemas *582*
sobreexplotación *589*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Tres niveles de la biodiversidad son _____, _____ y _____. Si la población de una especie se vuelve muy pequeña, es probable que haya perdido mucha de su diversidad _____.
2. Los productos o procesos mediante los cuales los ecosistemas funcionales benefician a los seres humanos se llaman colectivamente _____. Cuatro ejemplos importantes de estos beneficios incluyen _____, _____, _____ y _____.
3. Muchos de los beneficios que los seres humanos derivan de los ecosistemas funcionales, como purificación del agua, tradicionalmente se han considerado gratuitos. La disciplina de _____ trata de cuantificar el valor monetario de dichos beneficios.
4. Las principales amenazas a la biodiversidad incluyen _____, _____, _____, _____ y _____. Para la mayoría de las especies en peligro, _____ probablemente es la mayor amenaza.
5. La población más pequeña de una especie que es probable que pueda sobrevivir a largo plazo se llama _____. Cuando el hábitat adecuado para una especie dada se divide en áreas que son muy pequeñas para sostener una población suficientemente grande, esto se llama _____. Una forma en la que los biólogos de la conservación buscan mantener poblaciones suficientemente grandes es establecer reservas básicas de hábitat adecuado, conectadas mediante _____.
6. Un dicho nativo americano dice que "no heredamos la Tierra de nuestros ancestros, la pedimos prestada a nuestros hijos". Si este principio guiara las actividades de los seres humanos, se practicaría el desarrollo _____.

Preguntas de repaso

1. Define biología de la conservación. ¿Cuáles son algunas de las disciplinas en las que se basa y cómo cada disciplina contribuye a ella?
2. ¿Cuáles son los tres diferentes niveles de la biodiversidad y por qué es importante cada uno?
3. ¿Qué es economía ecológica? ¿Por qué es importante?
4. Menciona los tipos de bienes y servicios que proporcionan los ecosistemas naturales.
5. ¿Cuáles son las cinco amenazas específicas a la biodiversidad que se describen en este capítulo? Ofrece un ejemplo de cada una.
6. ¿Por qué el proyecto de tortugas TAMAR es un buen modelo para la conservación y el desarrollo sustentable?
7. ¿Qué tipos de evidencia apoyan la hipótesis de que el lobo es una especie clave en el Parque Nacional Yellowstone?

Aplicación de conceptos

1. BioÉtica ¿Cuáles son los fundamentos éticos de la biología de la conservación? ¿Estás de acuerdo con ellos? ¿Por qué sí o por qué no?
2. Menciona algunas razones por las que las huellas ecológicas de los residentes de Estados Unidos son por mucho las más grandes en el mundo. Observando tu propia vida, ¿cómo podrías reducir el tamaño de tu huella? ¿Cómo la huella ecológica de los habitantes de Estados Unidos se extiende hacia los trópicos?
3. Busca y describe algunos ejemplos de destrucción de hábitat, contaminación y especies invasoras en la región alrededor de tu casa o escuela. Predice cómo cada una de éstas puede afectar poblaciones locales específicas de animales y plantas nativos.
4. Identifica un denso desarrollo suburbano cerca de tu casa o escuela. Rediséñalo para convertirlo en un desarrollo sustentable. (Esto haría un buen proyecto grupal.)
5. ¿Qué argumentos económicos es posible que planteen los agricultores convencionales contra el cambio a técnicas agrícolas orgánicas y otros métodos agrícolas sustentables? ¿Cuáles serían las ventajas para los agricultores? ¿Cómo afecta esto a los consumidores?
6. En diciembre de 2007, el gobierno estadounidense aprobó una legislación que ordena la producción de al menos 36 mil millones de galones de biocombustibles para 2022. Discute el uso de los biocombustibles desde tantos ángulos como sea posible.

MB *Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).*

UNIDAD 5

Anatomía y fisiología animal

El cuerpo animal es una expresión exquisita de la elegancia con la cual la evolución ha vinculado la forma con la función.

La homeostasis y la organización del cuerpo animal

Capítulo 31

▲ Las alas defensivas de 136 kg no podían derribar a Korey Stringer, pero sí lo hizo un ejercicio intenso en clima caliente.

Estudio de caso

Exceso de calor

¿QUÉ TUVIERON EN COMÚN KOREY STRINGER, liniero ofensivo profesional de los Vikingos de Minnesota; Josh Fant, lanzador de su equipo de béisbol de preparatoria, y el maratonista Luke Roach? Los tres murieron por un golpe de calor mientras hacían ejercicio. ¿Cómo puede ocurrirle eso a jóvenes sanos?

Aunque la temperatura corporal "normal" es de 37 °C, la temperatura corporal real de la gente sana fluctúa en un rango de 36° a menos de 38 °C. Este estrecho margen en la temperatura corporal es un ejemplo de la función de la homeostasis, que es la capacidad de mantener una condición interna de manera constante ante las condiciones externas variables, como temperaturas por debajo del punto de congelación o muy por encima de los 37.7 °C, y tanto si estás durmiendo o corriendo una maratón.

Una temperatura corporal superior a 38 °C indica fiebre o hipertermia. La fiebre es una de las defensas contra infecciones; el "termostato" del cuerpo que se ubica en el cerebro activa el calor en un intento por combatir la invasión, por lo general de bacterias (*véanse* páginas 696-697). La hipertermia (palabra de origen griego que significa "exceso de calor") aparece cuando el cuerpo genera o absorbe más calor del que puede eliminar; el resultado es una temperatura corporal peligrosamente elevada. El golpe de calor es con frecuencia el extremo mortal de la hipertermia.

Cuando la temperatura corporal sube a más de 40 °C, la persona se confunde, se desorienta y puede desmayarse. Se mueren células cerebrales y muchas veces el cuerpo ni siquiera logra restablecer la temperatura corporal normal; de hecho, un síntoma frecuente del golpe de calor es ¡la ausencia de sudor! Como consecuencia, la temperatura corporal sigue en aumento, alcanzando en ocasiones hasta los 42.5 °C; por lo general, poco después se presenta la muerte.

Conforme lees este capítulo, piensa qué aspectos de tu fisiología, además de la temperatura, mantienen la homeostasis. ¿Cómo puede reconocer el cuerpo la temperatura corporal "correcta" o la concentración adecuada de azúcar, sales y oxígeno en la sangre? ¿Qué tipos de medidas toma el cuerpo para corregir los desequilibrios? ¿Qué pasa si no es posible corregirlos?

De un vistazo

Estudio de caso Exceso de calor

31.1 Homeostasis: ¿cómo regulan los animales su ambiente interno?

El ambiente interno se mantiene en un estado de constancia dinámica

Los animales varían en cuanto a sus capacidades homeostáticas

Los sistemas de retroalimentación regulan las condiciones internas

Estudio de caso continuación Exceso de calor

31.2 ¿Cómo está organizado el cuerpo animal?

Los tejidos animales se componen de células semejantes que realizan una función específica

Estudio de caso continuación Exceso de calor

Los órganos tienen dos o más tipos de tejidos que interactúan

Los sistemas de órganos constan de dos o más órganos en interacción

Estudio de caso otro vistazo Exceso de calor

31.1 HOMEOSTASIS: ¿CÓMO REGULAN LOS ANIMALES SU AMBIENTE INTERNO?

Ya sea que estés sentado en tu habitación, de excursión en el desierto o temblando en una ventisca, la mayoría de tus células corporales —por ejemplo, en el corazón, cerebro, músculos o médula ósea— mantienen una temperatura casi constante. Asimismo, si estás al aire libre o nadas en una alberca, el mar o un gran lago, esas células se bañan de un líquido extracelular de una composición casi constante, a pesar de la enorme diferencia en el agua y el contenido de sal del ambiente externo.

Desde luego que los humanos no son los únicos animales que mantienen condiciones internas benéficas y un tanto estables ante condiciones externas difíciles, que a menudo cambian con rapidez. Por ejemplo, las ratas canguro tienen las mismas sales en sus líquidos corporales que los humanos y casi las mismas concentraciones, a pesar de vivir en desiertos tan calientes y secos donde a veces tardan semanas en encontrar agua para beber. El salmón vive casi toda su vida en agua salada, pero se aparea y desova en aguas dulces sin que explote debido al agua que se filtra en su cuerpo por ósmosis. La lista completa de dichos logros sería casi interminable.

El fisiólogo francés Claude Bernard identificó por primera vez a mediados del siglo XIX esta "constancia del medio interno". En la década de 1920, Walter Cannon acuñó el término **homeostasis** para describir los procesos a través de los cuales un organismo mantiene su ambiente interno dentro del estrecho margen de condiciones necesarias para el funcionamiento celular óptimo ante un ambiente externo cambiante. Aun cuando la palabra *homeostasis* (que significa "mantenerse igual") implica un estado estático sin cambios, el ambiente interno de hecho hierve de actividad, mientras el cuerpo se ajusta de manera constante a los cambios internos y externos.

El ambiente interno se mantiene en un estado de constancia dinámica

El estado interno de un cuerpo animal se puede describir como una constancia dinámica. Ocurren muchos cambios físicos y químicos (el aspecto dinámico), pero el resultado neto de esta actividad es que los parámetros físicos y químicos se mantienen dentro del margen que requieren las células para funcionar (el aspecto constante). Algunos ejemplos de condiciones reguladas por mecanismos homeostáticos en un cuerpo animal incluyen:

- Temperatura
- Concentraciones de sal y agua
- Concentraciones de glucosa
- pH (equilibrio de ácidos y bases)
- Concentraciones de oxígeno (O_2) y dióxido de carbono (CO_2)

¿Por qué las células son tan particulares con respecto a su entorno? Bajo condiciones normales, las células animales se reproducen constantemente y usan grandes cantidades de ATP para mantener sus procesos vitales (*véanse* las páginas 101-102). Se requiere un suministro continuo de moléculas altas en energía (sobre todo glucosa) y oxígeno para llevar a cabo una serie de reacciones que generan la mayor parte de este ATP. Por tanto, la producción de energía explica la importancia de los niveles de glucosa y oxígeno.

Cada reacción se cataliza mediante una proteína específica cuya capacidad de funcionamiento depende de su estructura tridimensional que se mantiene, en parte, con los enlaces de hidrógeno. Un ambiente demasiado caliente, salado, ácido o básico puede alterar estos enlaces fundamentales y, al mismo tiempo, vulnerables (*véase* la página 51). La necesidad de mantener la estructura de estas uniones y la función proteínica que depende de ellas, explica por qué se requiere un margen estrecho de temperatura, sal y pH. Como se verá en el capítulo 33, las reacciones entre el dióxido de carbono y el agua ayudan a controlar el pH de la sangre y el líquido extracelular, por lo que es esencial regular las concentraciones de CO_2.

Los animales varían en cuanto a sus capacidades homeostáticas

En las condiciones externas en las que se suelen encontrar muchos animales, como la mayoría de aves y mamíferos, éstos son capaces de mantener la homeostasis para las condiciones internas antes mencionadas. Sin embargo, la homeostasis de algunos animales es reducida o nula para uno o más aspectos de su ambiente interno. Por ejemplo, muchos invertebrados marinos, incluyendo una variedad de caracoles, cangrejos y lombrices, no pueden regular la concentración general de sus líquidos corporales. Cuando hace calor, el aire seco evapora parte del agua en una marisma, lo que aumenta la concentración de sal en el agua restante, y cuando la lluvia es fuerte, se diluye el agua salada de la marisma, de manera que los líquidos corporales de estos animales se vuelven más o menos salados, respectivamente, mientras su cuerpo pierde u obtiene agua. Las lombrices marinas que viven en fondos bajos tienen niveles bajos de oxígeno

y altos de dióxido de carbono durante las mareas bajas; esto es, dos veces al día. Por lo general, dichos animales se trasladan si pueden; si no, se desactivan parcialmente, es decir, reducen su movilidad, lo que desacelera su metabolismo y disminuye sus requisitos de oxígeno hasta que mejoren las condiciones con la marea entrante.

Es probable que la variabilidad más común y mejor estudiada de la homeostasis entre los animales sea una diferencia drástica en su capacidad de regular la temperatura corporal.

Los animales varían en cuanto a cómo y qué tan bien regulan su temperatura corporal

Tal vez estés familiarizado con las descripciones de mamíferos y aves "de sangre caliente" y de reptiles, anfibios, peces e invertebrados "de sangre fría". No obstante, el cuerpo del pez cachorrito del desierto (*Cyprinodon macularius*) (**FIGURA 31-1a**) puede llegar a más de 37.8 °C, ya que sus estanques desérticos se calientan con el sol de verano; de manera que el pez no puede ser del todo de sangre fría. ¿Qué hay de la clasificación de animales por temperatura corporal constante? Los colibríes tienen una temperatura corporal de casi 40 °C mientras buscan alimento afanosamente durante el día (**FIGURA 31-1b**), pero ésta puede bajar hasta 13 °C durante la noche para ahorrar energía.

Para evitar tal confusión, los científicos a menudo clasifican a los animales por su principal fuente de calor corporal. Los animales son **endotermos** (palabra de origen griego para definir "calor interno") si producen la mayor parte de su calor por reacciones metabólicas; las aves y los mamíferos son endotermos. Algunos peces como el atún y algunos tiburones grandes, así como algunas mariposas y abejas, también pueden calentar su cuerpo considerablemente con calor metabólico. Los animales son **ectotermos** (palabra de origen griego para "calor externo") si la mayor parte de su calor se obtiene del ambiente. Por ejemplo, los insectos y lagartos muchas veces se calientan tendiéndose al Sol (**FIGURA 31-1c**). Los reptiles, anfibios y la mayoría de los peces e invertebrados son ectotermos. En general, los endotermos tienen una mayor velocidad metabólica que los ectotermos, lo que les permite mantener el cuerpo a una temperatura cálida constante.

Por lo común, la temperatura corporal de los ectotermos es más baja y variable que la de los endotermos porque dependen más del calor ambiental. Sin embargo, las temperaturas corporales ectotérmicas también se pueden mantener muy estables a través del comportamiento o la ocupación de un ambiente constante. Por ejemplo, el pez cachorrito del desierto antes mencionado tolera aguas que van de 2.2 a 45 °C, pero sólo se puede reproducir en un margen estrecho de temperatura. Durante la época de reproducción, este pez puede regular su temperatura de manera precisa nadando hacia diferentes áreas de su estanque o manantial conforme cambia la temperatura. En un océano profundo, la temperatura es tan constante (generalmente de 0 a 3 °C) que la temperatura corporal del pez ectotermo de aguas profundas varía poco durante su vida.

Como las temperaturas más cálidas aumentan la velocidad de las reacciones metabólicas, mantener el calor produce beneficios y costos. Un beneficio importante es que un cuerpo caliente percibe mejor su ambiente, responde con más agilidad y se mueve más rápido que un cuerpo frío. Por ejemplo, los colibríes necesitan una temperatura corporal más alta en el día para sus asombrosas acrobacias aéreas. Desde luego, el principal costo es la energía requerida para mantener una temperatura corporal alta. Si los colibríes intentaran mantener una temperatura corporal alta en una noche muy fría, agotarían sus reservas de energía y pasarían hambre. Muchos animales se enfrían de noche y se mantienen relativamente inactivos, conservando así la energía, pero en el día se calientan y están activos. De noche, las mariposas y abejas se enfrían y no pueden volar; con frecuencia los lagartos son muy lentos para cazar o escapar de los depredadores. Al amanecer, las abejas tiritan y las mariposas aletean para generar calor metabólico, mientras los lagartos buscan una piedra cálida y soleada que les provea el calor que necesitan para reanudar su estilo de vida activa.

¿Cómo "reconocen" los animales las condiciones en su cuerpo —su temperatura y otras variables— y cómo las ajustan cuando se necesita? El ambiente interno se mantiene con mecanismos conocidos colectivamente como *sistemas de retroalimentación*.

Los sistemas de retroalimentación regulan las condiciones internas

Hay dos tipos de sistemas de retroalimentación: (1) los sistemas de retroalimentación negativa que contrarrestan los efectos de los cambios en el ambiente interno y son los principales responsables

(a) Pez cachorrito del desierto

(b) Colibrí de cuello rojo

(c) Iguana

▲ **FIGURA 31.1 ¿De sangre caliente o de sangre fría?** **(a)** Debido a que los peces de "sangre fría" como este pez cachorrito del desierto se pueden calentar y **(b)** los animales de "sangre caliente" como este colibrí se pueden enfriar, los científicos prefieren clasificar a los animales como endotermos o ectotermos, dependiendo de la fuente de calor corporal. **(c)** Esta iguana tendida en al Sol muestra un mecanismo de comportamiento que usan los reptiles, que son ectotermos, para regular la temperatura corporal.

de mantener la homeostasis; y (2) los sistemas de retroalimentación positivos que producen cambios rápidos y autolimitantes, como los que ocurren cuando una madre da a luz.

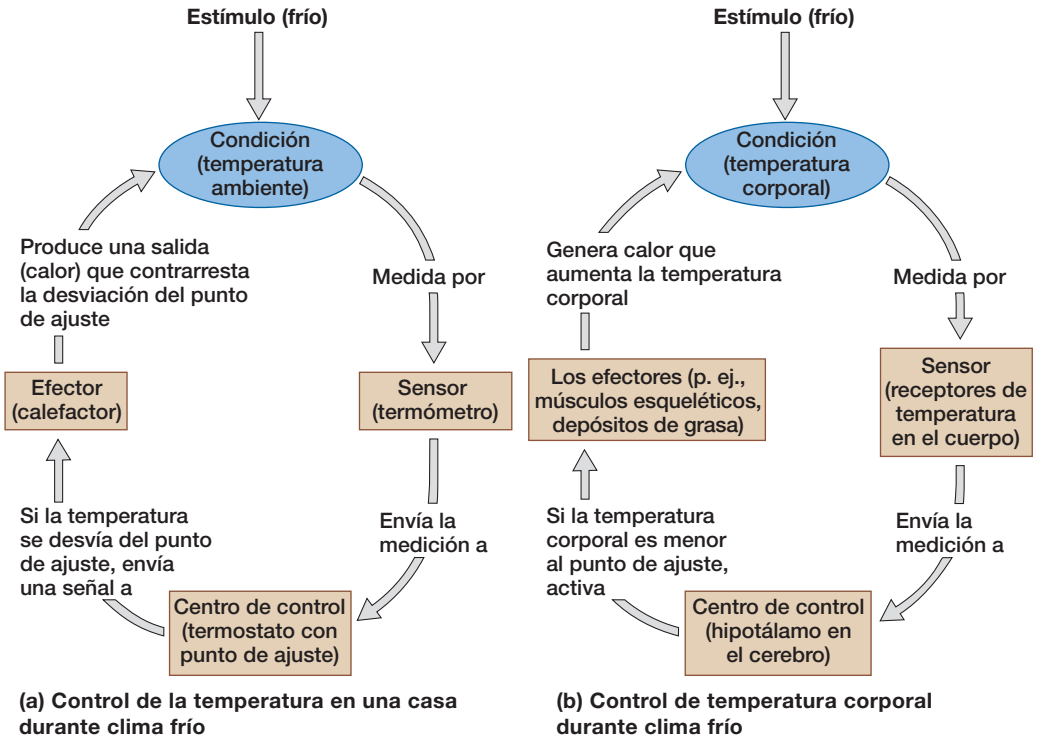
La retroalimentación negativa revierte los efectos de los cambios

El mecanismo más importante que rige a la homeostasis es la **retroalimentación negativa,** en la que un cambio en el ambiente causa respuestas a esa "retroalimentación" y contrarresta el cambio. El resultado general de la retroalimentación negativa es regresar el sistema a su condición original. Todos los sistemas de retroalimentación negativa contienen tres componentes principales: un sensor, un centro de control y un efector. El sensor detecta la condición actual, el centro de control compara dicha condición con un estado deseado llamado punto de ajuste y el efector produce una salida que restablece la condición deseada. Enseguida se muestra cómo funcionan los sistemas de retroalimentación negativa primero con un ejemplo cotidiano (calentar tu casa) y después con un ejemplo biológico (el control de la temperatura corporal).

En el sistema de retroalimentación negativa que controla la temperatura de tu casa en un día frío, el sensor es un termómetro, el centro de control es un termostato y el efector es un calefactor (FIGURA 31-2a). El termómetro detecta la temperatura ambiente y envía esa información al termostato, donde la temperatura real se compara con el punto de ajuste de la temperatura deseada (desde luego que la mayoría de los termostatos tienen un termómetro integrado). Si la temperatura real es menor al punto de ajuste, el termostato envía una señal al calefactor para que se encienda y genere calor. El calefactor calienta la habitación y restablece la temperatura al punto de ajuste, lo cual provoca que el termostato apague el calefactor.

Como ningún componente es perfecto ni responde al instante, la temperatura ambiente de hecho es un poco más fría que el punto de ajuste antes de que el termostato encienda el calefactor y un poco más caliente que el punto de ajuste antes de suspender el calor. La temperatura que oscila por arriba y abajo del punto de ajuste es un ejemplo de la constancia dinámica característica de la homeostasis: la temperatura de hecho no cambia con el tiempo (es dinámica), siempre se mantiene dentro de sus límites (es relativamente constante).

La retroalimentación negativa mantiene la temperatura corporal. Aun cuando los sistemas están hechos de células y líquidos en lugar de sistemas electrónicos, cables y calefactores, la gente y otros animales endotermos utilizan sistemas de retroalimentación negativa semejantes en concepto, con el fin de mantener su temperatura interna a pesar de las fluctuaciones a su alrededor (FIGURA 31-2b). El centro de control de la temperatura está en el hipotálamo, una parte del cerebro que controla muchas respuestas homeostáticas. En la mayoría de la gente, el punto de ajuste de la temperatura es de 36 a 37 °C. Las terminaciones nerviosas en el hipotálamo, abdomen, piel y venas largas actúan como sensores


Estímulo (frío)
Condición (temperatura ambiente)
Produce una salida (calor) que contrarresta la desviación del punto de ajuste
Medida por
Efector (calefactor)
Sensor (termómetro)
Si la temperatura se desvía del punto de ajuste, envía una señal a
Envía la medición a
Centro de control (termostato con punto de ajuste)
(a) Control de la temperatura en una casa durante clima frío
Estímulo (frío)
Condición (temperatura corporal)
Genera calor que aumenta la temperatura corporal
Medida por
Los efectores (p. ej., músculos esqueléticos, depósitos de grasa)
Sensor (receptores de temperatura en el cuerpo)
Si la temperatura corporal es menor al punto de ajuste, activa
Envía la medición a
Centro de control (hipotálamo en el cerebro)
(b) Control de temperatura corporal durante clima frío

▲ **FIGURA 31-2 Retroalimentación negativa que mantiene la homeostasis** En la retroalimentación negativa, las respuestas a un estímulo (en la parte superior de cada diagrama) contrarrestan los efectos del estímulo. **(a)** La retroalimentación negativa regula una condición específica (aquí, la temperatura de tu casa) dentro de límites estrechos. **(b)** La retroalimentación negativa regula la mayoría de los aspectos de la fisiología animal, como el control de la temperatura corporal.

PREGUNTA: ¿Qué pasaría si un mamífero tiritando de frío ingiriera un veneno que destruyera las terminaciones nerviosas de su cuerpo que detectan el calor?

de temperatura y transmiten esta información al hipotálamo. Si la temperatura corporal cae por debajo del punto de ajuste, el hipotálamo activa mecanismos efectores que aumentan la temperatura corporal, como incrementar el metabolismo celular mediante la quema de grasas, escalofríos (contracciones musculares pequeñas y rápidas que producen calor) o el traslado a un sitio más cálido. Los vasos sanguíneos que abastecen las áreas no vitales del cuerpo (como la cara, manos, pies y piel) se contraen, lo que reduce la pérdida de calor y desvía la sangre caliente a regiones internas (cerebro, corazón y demás órganos internos). Cuando se restablece la temperatura corporal normal, los sensores envían señales al hipotálamo para desactivar las acciones que generan y conservan el calor.

El sistema de control de la temperatura corporal también la reduce. Si la temperatura corporal es superior al punto de ajuste, el hipotálamo envía señales que provocan la dilatación de los vasos sanguíneos que van a la piel, lo que permite que la sangre caliente fluya hacia ésta, donde se puede irradiar el calor al aire de alrededor. Las glándulas sudoríparas secretan líquido que enfría aún más el cuerpo al evaporar el agua de la piel. Por lo regular, el cansancio y la incomodidad ocasionados por la elevada temperatura corporal provocan que la gente deje de hacer ejercicio o al menos que lo disminuya, así el cuerpo genera menos calor.

Los mecanismos de retroalimentación negativa abundan en los sistemas fisiológicos. En los siguientes capítulos encontrarás muchos ejemplos del control homeostático que funciona a través de la retroalimentación negativa; entre ellos, los sistemas reguladores del contenido de oxígeno en la sangre, el equilibrio del agua, los niveles de azúcar en la sangre, los niveles hormonales y otros componentes del ambiente interno.

La retroalimentación positiva mejora los efectos de los cambios

En la **retroalimentación positiva**, un cambio produce una respuesta que intensifica el cambio inicial. La retroalimentación positiva es un tanto rara en los sistemas biológicos, pero ocurre, como en el nacimiento. Las primeras contracciones de la labor de parto empujan la cabeza del bebé contra el cuello en la base del útero, lo cual provoca que el cuello se dilate y se abra. Las células nerviosas en el cuello reaccionan al ensanchamiento y envían señales al hipotálamo, el cual responde y desencadena la liberación de una hormona llamada oxitocina, que estimula contracciones uterinas más frecuentes y fuertes. Dichas contracciones ocasionan que la cabeza del bebé dilate aún más el cuello, lo que provoca la liberación de más oxitocina.

Estudio de caso continuación

Exceso de calor

Cuando la temperatura corporal de una persona es de 40 a 41.1 °C, la capacidad del cuerpo para regular la temperatura falla: se desacelera el flujo sanguíneo a la piel, con frecuencia disminuye o se detiene la sudoración y aumenta la velocidad metabólica del individuo, lo que genera más calor. Por lo tanto, aumenta más la temperatura corporal. Muy a menudo, estos ciclos de retroalimentación desenfrenados sólo se detienen con la muerte.

La retroalimentación positiva siempre se detiene con el tiempo. Durante el parto, el nacimiento del bebé libera la presión en el cuello, eliminando el estímulo que propicia el ciclo de retroalimentación positiva.

31.2 ¿CÓMO ESTÁ ORGANIZADO EL CUERPO ANIMAL?

Los animales sólo pueden mantener la homeostasis si todas las partes trabajan en conjunto. Además, el cuerpo animal debe realizar docenas —quizá cientos— de funciones simultáneas para coordinar la actividad de miles de billones de células. Como ya se mencionó, el hipotálamo en el cerebro, los sensores de temperatura en varias partes del cuerpo y las glándulas sudoríparas y vasos sanguíneos en la piel son esenciales para controlar la temperatura corporal humana, pero esta lista no incluye todas las partes del cuerpo implicadas. Esta coordinación de sistemas corporales complejos se basa en una simple jerarquía organizacional de las estructuras:

células → tejidos → órganos → sistemas orgánicos

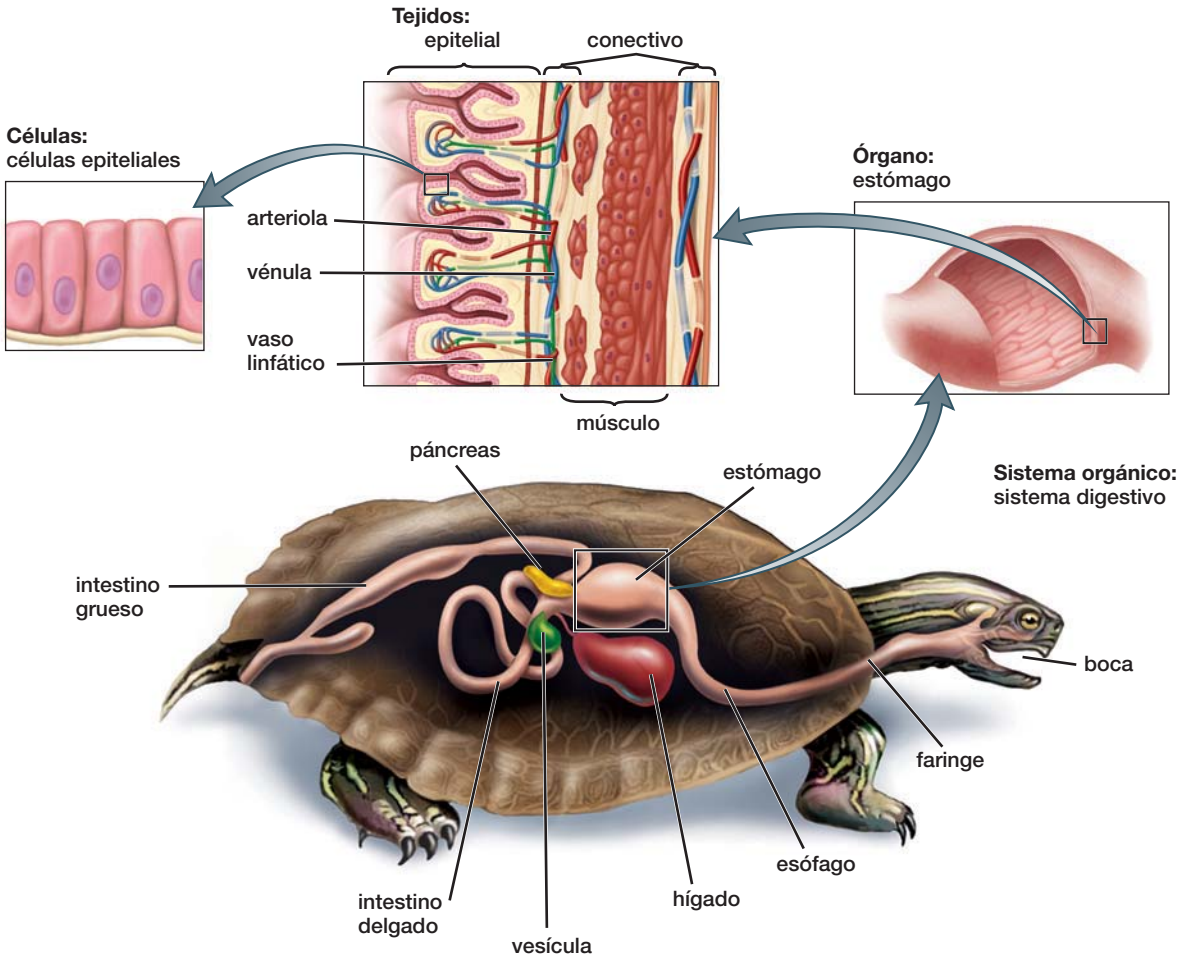
Un ejemplo de esta jerarquía se presenta en la **FIGURA 31-3**. En el capítulo 1 (*véanse* las páginas 2 y 3) aprendiste que las células son las unidades básicas de la vida. El cuerpo animal incorpora las células a los **tejidos**; cada tejido se compone de docenas a miles de millones de células con estructura similar que actúan de manera concertada para desempeñar una función en particular. Los tejidos son los elementos básicos de los **órganos**, estructuras discretas que realizan funciones complejas. Los ejemplos de los órganos incluyen el estómago, el intestino delgado, los riñones y la vejiga. A su vez, los órganos componen **sistemas orgánicos,** grupos de órganos que funcionan de modo coordinado. Por ejemplo, el sistema digestivo es un sistema orgánico que consta de boca, esófago, estómago, intestino delgado, intestino grueso y otros órganos que trabajan en conjunto para permitirnos digerir los alimentos y absorber sus nutrimentos.

Los tejidos animales se componen de células semejantes que realizan una función específica

Un tejido se compone de células que tienen una estructura semejante y realizan un pequeño número de funciones relacionadas. Un tejido también puede incluir componentes extracelulares que producen estas células, como el caso del cartílago y el hueso. A continuación se presenta una breve descripción de las cuatro principales categorías de los tejidos animales: tejido epitelial, tejido conectivo, tejido muscular y tejido nervioso.

El tejido epitelial cubre el cuerpo, reviste sus cavidades y forma glándulas

El tejido epitelial cubre las superficies del cuerpo, como la piel, el tracto digestivo, las vías respiratorias y urinarias, y el sistema circulatorio (**FIGURA 31-4**). El **tejido epitelial** consta de capas epiteliales, firmemente adheridas entre sí mediante conexiones como desmosomas y uniones estrechas (*véanse* las páginas 92 y 93). Asimismo, las capas de tejido epitelial también se unen a una lámina no celular subyacente de proteínas fibrosas llamada *membrana basal*. Algunas de estas fibras proteínicas se secretan a través de las células epiteliales, mientras que otras se secretan mediante



▲ **FIGURA 31-3 Células, tejidos, órganos y sistemas orgánicos** El cuerpo animal se compone de células que constituyen los tejidos, los cuales se combinan para formar los órganos que trabajan en armonía como sistemas orgánicos.

células del tejido conectivo (*véase* la siguiente sección). La membrana basal ofrece soporte, flexibilidad y fuerza a las capas epiteliales que, obviamente, son importantes en los órganos sujetos a estiramiento y tensión, como la piel. En la vesícula y vejiga, las uniones estrechas sellan los espacios extracelulares entre las células epiteliales, lo cual es fundamental para evitar que la bilis u orina, respectivamente, se filtren al cuerpo.

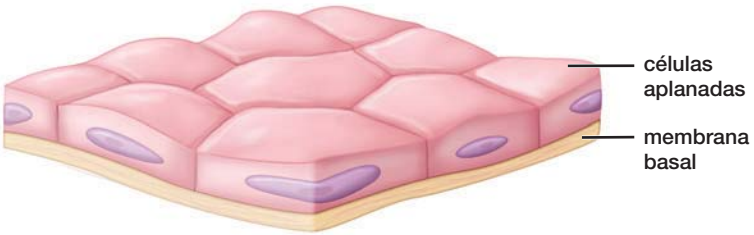
El **epitelio simple** tiene el grosor de una sola célula. El epitelio simple reviste a todos o a la mayoría de los sistemas respiratorio, digestivo, urinario, reproductivo y circulatorio. La estructura de los epitelios simples varía dependiendo del órgano y su función. Por ejemplo, el epitelio simple que reviste a los pulmones consta de una sola capa de células delgadas y aplanadas, cuya forma es ideal para permitir una difusión rápida de los gases entre los pulmones y el torrente sanguíneo (**FIGURA 31-4a**). El epitelio que reviste a la tráquea es más complejo; consta de células cortas y alargadas conteniendo cilios intercalados con células glandulares que secretan moco (**FIGURA 31-4b**). El moco atrapa la suciedad inhalada y los cilios la arrastran fuera de la tráquea.

El **epitelio estratificado,** que tiene un grosor de varias células y por lo común puede resistir un desgaste considerable, se encuentra principalmente en la piel y justo dentro de las aberturas corporales que llevan una continuidad con la piel, como la boca y el ano. Las células en la base del epitelio estratificado se dividen rápidamente, dando origen a células hijas que forman las capas de la superficie. En la piel, las células hijas se cubren de proteínas fuertes (principalmente queratina) conforme se diferencian. Con el tiempo, estas células mueren y forman una capa resistente, flexible e impermeable en la superficie de la piel (**FIGURA 31-4c**).

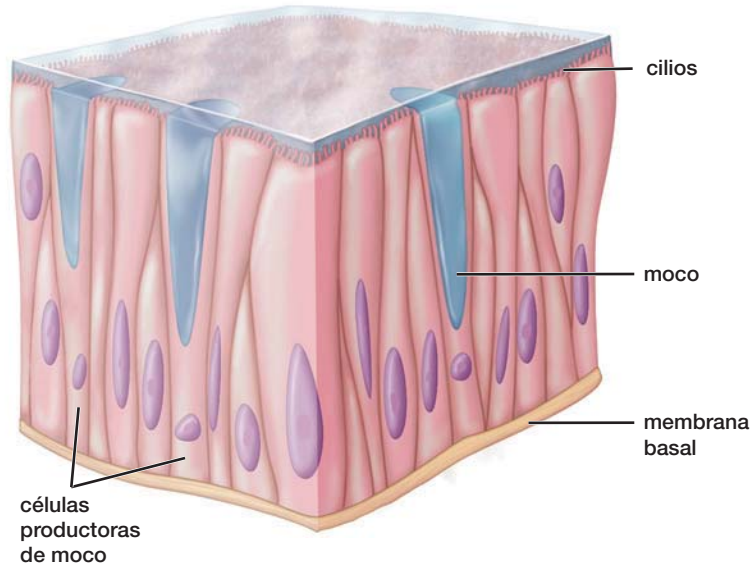
Una propiedad importante de los epitelios simple y estratificado es que las células se pierden y se cambian de modo continuo. Por ejemplo, piensa en el abuso que sufren los epitelios de tu boca y piel. Si no se reemplazaran continuamente, el epitelio de la boca se destruiría en unos días tras escaldarse con el café o rasparse con las frituras de maíz. Las células muertas en la superficie del epitelio de la piel se desgastan al frotarse en la ropa, las toallas de baño, las herramientas y los muebles, y se reemplazan de manera constante con células nuevas producidas en las capas divisorias más profundas cuyo resultado es un reemplazo total casi cada dos semanas.

Las **glándulas** son células o grupos de células especializadas en secretar (liberar) grandes cantidades de sustancias fuera de la célula. La mayoría de las glándulas, si no es que todas, se componen de células epiteliales especializadas. (De hecho, dos glándulas: la hipófisis posterior y la médula adrenal, son tejido nervioso no epitelial.) Algunas glándulas son células únicas,

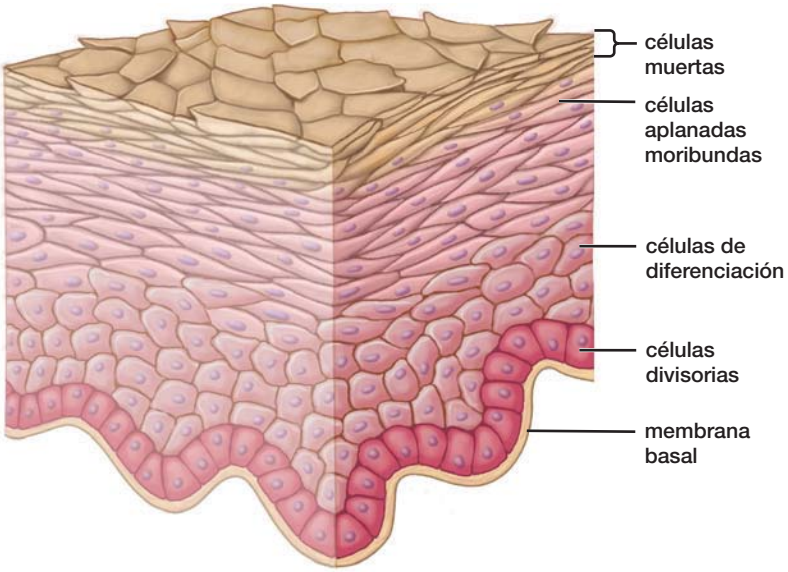
► **FIGURA 31-4 Tejido epitelial** **(a)** Una sola capa de células delgadas y aplanadas forman al tejido epitelial que reviste a los pulmones, donde es importante el intercambio de gases por difusión. **(b)** La tráquea está revestida de células epiteliales alargadas que contienen cilios intercalados con células secretoras de moco. **(c)** La epidermis de la piel consta de tejido epitelial estratificado con múltiples capas, cubierto con una capa protectora de células muertas. El tejido epitelial incluye una capa delgada de proteínas fibrosas, llamada membrana basal, debajo de las células epiteliales.



(a) Revestimiento de los pulmones (epitelio simple)



(b) Revestimiento de la tráquea (epitelio simple)



(c) Epidermis de la piel (epitelio estratificado)

como las células secretoras de moco del epitelio traqueal (*véase* la figura 31-4b). La mayoría de las glándulas son multicelulares, incluyendo las secretoras de saliva, sudor, leche y la mayoría de las hormonas.

Las glándulas se clasifican en dos categorías: glándulas exocrinas y glándulas endocrinas. Las **glándulas exocrinas** secretan sustancias en una cavidad corporal o en la superficie corporal, por lo común a través de un tubo o conducto angosto. Algunos ejemplos de glándulas exocrinas son: las glándulas sudoríparas (*véase* figura 31-11 en este capítulo) y las glándulas mamarias (que de hecho son glándulas sudoríparas modificadas), las glándulas salivales que liberan saliva en la boca, y varias glándulas que liberan enzimas digestivas en el estómago o intestino delgado. Las **glándulas endocrinas** no tienen conductos; secretan hormonas en el líquido extracelular, a partir del cual las hormonas se esparcen en los capilares cercanos. Las **hormonas** son sustancias químicas que se producen en pequeñas cantidades y se transportan en el torrente sanguíneo para regular la actividad de otras células, a menudo en distintas partes del cuerpo. En el capítulo 37 se explica con detalle lo correspondiente a las glándulas endocrinas y sus hormonas.

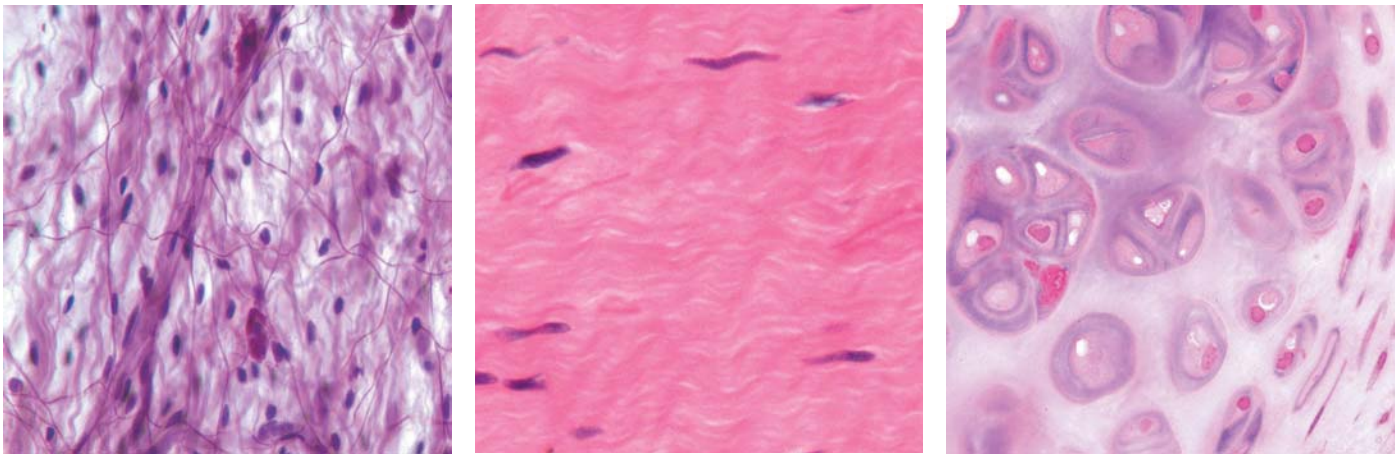
Los tejidos conectivos tienen diversas estructuras y funciones

Casi todos los tipos de **tejido conectivo** dan soporte y fuerza a otros tejidos y ayudan a unir las células de dichos tejidos en estructuras coherentes, como la piel o los músculos. Sin embargo, la característica que unifica a los tejidos conectivos es que una proporción grande de tejido conectivo consta de un líquido, que puede ser tan diluido como el agua o tan espeso como la miel. Este líquido contiene alta concentración de proteínas, siendo la más abundante el colágeno. Las células del tejido conectivo se incrustan en esta matriz líquida y producen las proteínas contenidas en el líquido. El tejido conectivo se divide en tres categorías: laxo, denso y especializado (FIGURA 31-5).

Tejido conectivo laxo. Es la forma más abundante de tejido conectivo; consta de un líquido espeso que contiene células esparcidas que secretan fibras proteínicas (FIGURA 31-5a). Este tejido flexible conecta, da soporte y rodea a otros tipos de tejidos y forma una estructura interna para los órganos como el hígado. El tejido conectivo laxo se combina con el tejido epitelial para formar las membranas. (En biología, el término "membrana" significa una estructura tipo lámina. Este término se utiliza para [1] la bicapa fosfolípida que forma la membrana plasmática, el retículo endoplásmico y las capas externas de otros organelos en una célula; y [2] estructuras multicelulares delgadas en el cuerpo compuestas de tejidos epiteliales y conectivos, como la piel, las membranas mucosas que revisten a las vías digestiva y respiratoria y las membranas que unen a muchos órganos internos, como los intestinos y el estómago, con la pared abdominal.)

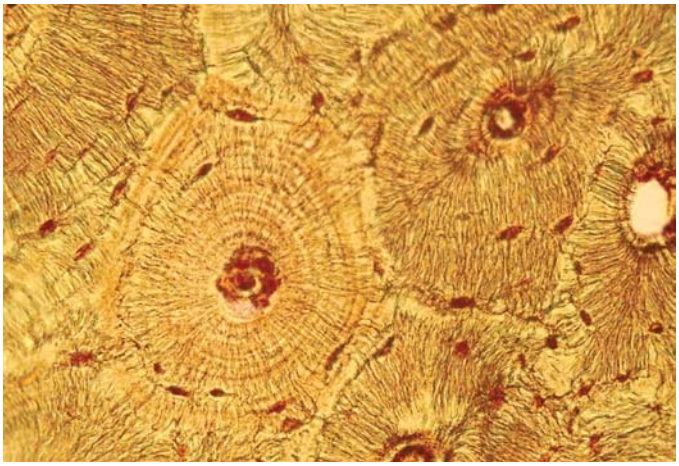
Tejido conectivo denso. El tejido conectivo denso está lleno de fibras de colágeno (FIGURA 31-5b). En algunas estructuras como los **tendones** (que conectan los músculos a los huesos) y los **ligamentos** (que conectan huesos entre sí), las fibras de colágeno están en paralelo unas con otras. En otros tipos de tejido conectivo denso, como la dermis de la piel y las cápsulas que rodean a muchos órganos internos y músculos, las fibras de colágeno forman una malla irregular. Ambos diseños ofrecen flexibilidad y resistencia. Los tendones y ligamentos son muy resistentes, pero sólo en la dirección a la que se orientan las fibras de colágeno (por eso torcerse una rodilla en la dirección "equivocada" puede causar la ruptura de un ligamento). La malla irregular de colágeno en cápsulas de músculos y la piel resiste la tensión proveniente de cualquier dirección, aunque no es tan fuerte como la organización en paralelo de los tendones y ligamentos.

Tejidos conectivos especializados. Este grupo diverso incluye cartílago, hueso, grasa, sangre y ganglio. El **cartílago** consta de células ampliamente espaciadas alrededor de una matriz gruesa no viva compuesta del colágeno secretado por células del cartílago (FIGURA 31-5c). El cartílago cubre los extremos de los huesos en las articulaciones, provee la estructura de soporte para las vías respiratorias, da soporte al oído y la nariz, y forma almohadillas que



(a) Tejido conectivo laxo (b) Tejido conectivo denso (c) Tejido conectivo especializado

▲ FIGURA 31-5 **Tejido conectivo** **(a)** El tejido conectivo laxo suelto está debajo del tejido epitelial y da soporte a casi todos los órganos del cuerpo. **(b)** El tejido conectivo denso que se encuentra en tendones y ligamentos es sumamente fuerte en la dirección en que se alinean las fibras proteínicas, pero se pueden romper fácilmente con fuerzas perpendiculares a las fibras alineadas. **(c)** El cartílago es un tejido conectivo especializado que consta de células dispersas rodeadas de colágeno y que secretan glicoproteínas.

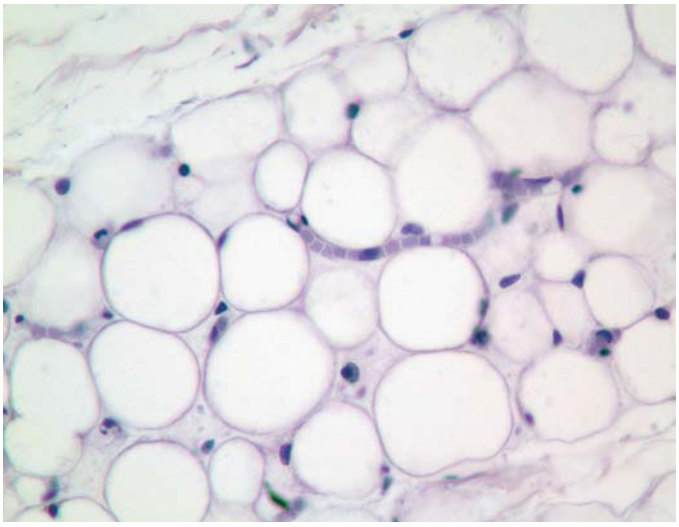


▲ **FIGURA 31-6 Hueso** Círculos concéntricos de hueso (tejido conectivo especializado), depositados alrededor de un canal central que contiene vasos sanguíneos, claramente visibles en esta micrografía. Las células óseas individuales parecen manchas oscuras atrapadas en pequeñas cámaras dentro de la matriz dura que las mismas células depositan.

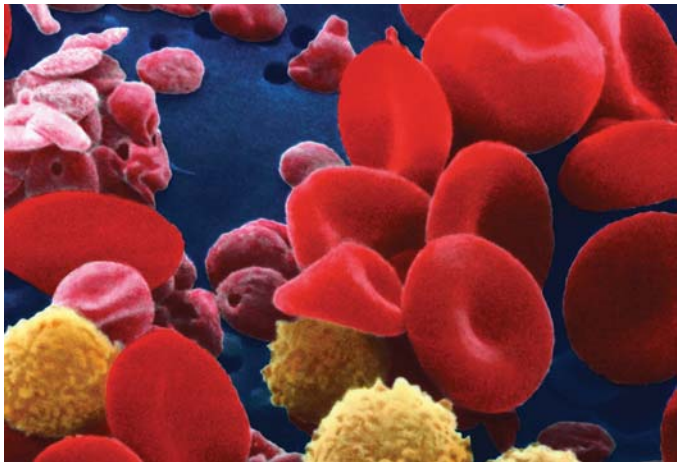
absorben choques entre las vértebras. El cartílago es muy flexible, pero se puede romper si se dobla demasiado.

El **hueso** parece un cartílago, pero su matriz se endurece con depósitos de fosfato de calcio. El hueso se forma en círculos concéntricos alrededor de un canal central, que contiene los vasos sanguíneos (**FIGURA 31-6**). (En el capítulo 40 se estudia el cartílago y el hueso.) Las células grasas, llamadas colectivamente **tejido adiposo**, se modifican para el almacenamiento de energía a largo plazo (**FIGURA 31-7**). El tejido adiposo es en particular importante en la fisiología de los animales adaptados a ambientes fríos porque no sólo almacena energía, sino porque sirve también como aislante.

Aunque son líquidos, la **sangre** y la **linfa** se consideran formas especializadas de tejidos conectivos porque se componen principalmente de líquidos extracelulares donde se suspenden las



▲ **FIGURA 31-7 Tejido adiposo** El tejido adiposo es un tejido conectivo compuesto exclusivamente de células grasas. Una gota de lípido ocupa casi todo el volumen de la célula.



▲ **FIGURA 31-8 Glóbulos** La sangre contiene glóbulos blancos y rojos, y fragmentos de la célula llamados plaquetas, como se muestra en esta micrografía por barrido electrónico. Las células están suspendidas en el plasma, la porción líquida de este tejido conectivo especializado.

PREGUNTA: ¿Por qué se considera la sangre una forma de tejido conectivo?

proteínas y las células individuales. La porción celular de la sangre consta de glóbulos rojos (que transportan oxígeno), glóbulos blancos (que combaten infecciones) y los fragmentos de célula llamados *plaquetas* (que ayudan a la coagulación sanguínea) (**FIGURA 31-8**). Estos componentes están suspendidos en el líquido extracelular llamado *plasma*. Los nódulos linfáticos se componen en gran medida de líquido que se filtra de vasos capilares (los vasos sanguíneos más pequeños) y que se transporta de nuevo al sistema circulatorio dentro de los vasos linfáticos. En el capítulo 32 se estudia la sangre y los nódulos linfáticos.

Capacidad de contracción del tejido muscular

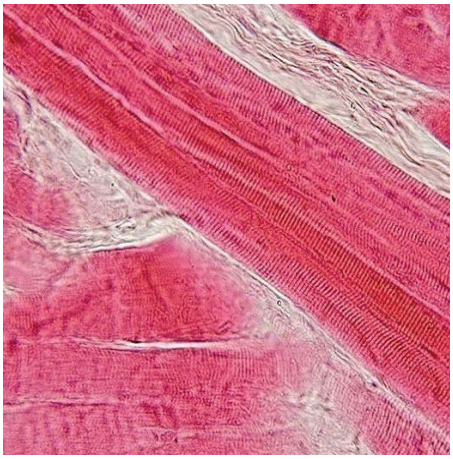
Las células largas y delgadas del tejido muscular se contraen (acortan) cuando se estimulan y se relajan al detenerse la estimulación. Hay tres tipos de tejido muscular: esquelético, cardiaco y liso (**FIGURA 31-9**). La contracción del **músculo esquelético** (**FIGURA 31-9a**) se estimula a través del sistema nervioso y, por lo general, bajo el control voluntario o consciente. Como lo dice su nombre, su principal función es mover el esqueleto, como cuando caminas o das la vuelta a las páginas de este libro.

El **músculo cardiaco** sólo se encuentra en el corazón (**FIGURA 31-9b**). A diferencia del músculo esquelético, se activa espontáneamente y es involuntario (sin control consciente). Las

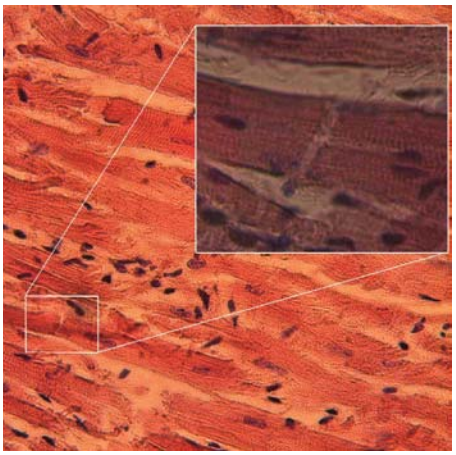
Estudio de caso continuación

Exceso de calor

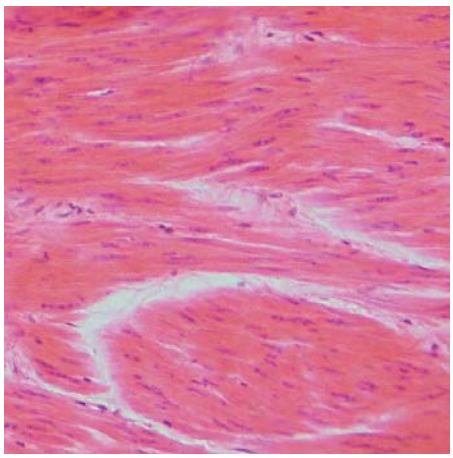
Durante el ejercicio intenso, tus músculos esqueléticos generan de 10 a 15 veces más calor que cuando estás en reposo, lo suficiente para elevar tu temperatura corporal 2 °C más o menos cada 5 minutos, si es que no puedes deshacerte del calor extra. Si está húmedo y tu sudor no se evapora lo bastante rápido o llevas mucha ropa puesta (ni qué decir de las protecciones para fútbol americano), no tardarás mucho en presentar las primeras etapas del golpe de calor.



(a) Músculo esquelético



(b) Músculo cardiaco



(c) Músculo liso

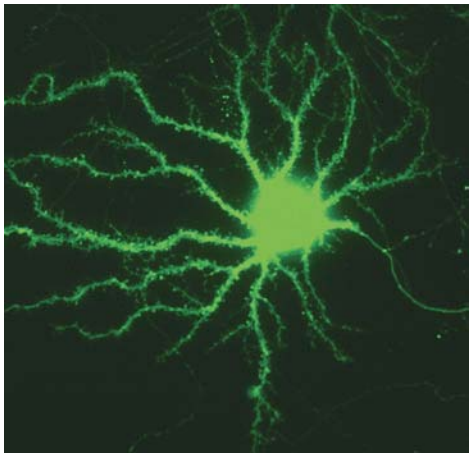
▲ **FIGURA 31-9 Tejido muscular** Cuando se estimulan, las proteínas fibrosas dentro de las células musculares provocan que se acorten o contraigan. **(a)** En el músculo esquelético, el orden regular de estas proteínas hace que este tipo de tejido muscular parezca rayado, o "estriado", bajo el microscopio. **(b)** En el músculo cardiaco, las proteínas contráctiles también están alineadas en rayas. Los conjuntos de uniones (bandas oscuras entre las células) interconectan el citoplasma de las células del músculo cardiaco adyacente. **(c)** Las fibras de los músculos lisos son células en forma de espiral donde las proteínas contráctiles no se alinean de modo consistente; por tanto, parecen "lisas".

células del músculo cardiaco se interconectan mediante uniones por las que se esparcen rápidamente señales eléctricas para estimular las células del músculo cardiaco, el cual se contrae de modo coordinado.

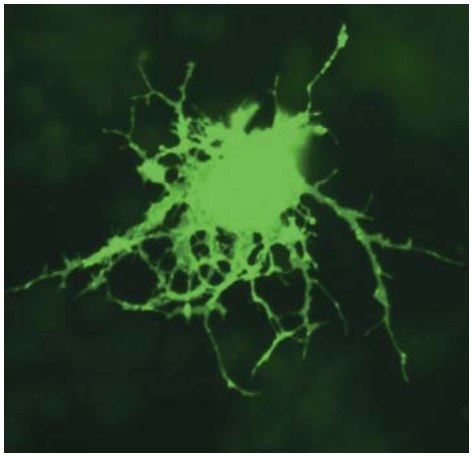
El **músculo liso** (FIGURA 31-9c) se encuentra en todo el cuerpo, incrustado en las paredes del tracto digestivo y las vías respiratorias, útero, vejiga, vasos sanguíneos más grandes, piel, e incluso el iris del ojo. El músculo liso produce contracciones lentas y sostenidas que pueden ser estimuladas por el sistema nervioso, el estiramiento o las hormonas y otras sustancias. Por lo común, la contracción del músculo liso es involuntaria. En el capítulo 40 se trata más el tema de los músculos.

El tejido nervioso se especializa en producir y transmitir señales eléctricas

Tu capacidad de percibir y responder al mundo se la debes al **tejido nervioso**, que integra al cerebro, la columna vertebral y los nervios que viajan desde estos tejidos a todas partes del cuerpo. El tejido nervioso se compone de dos tipos de células: células nerviosas, llamadas neuronas, y células gliales (FIGURA 31-10). Las **neuronas** (FIGURA 31-10a) se especializan en generar señales eléctricas y transmitir estas señales a otras neuronas, músculos o glándulas. Una célula nerviosa típica consta de: *dendritas*, especializadas en recibir señales de otras neuronas o del ambiente; un cuerpo celular (*soma*), que contiene al núcleo y realiza casi todo el metabolismo de la neurona; un *axón* que transporta la señal eléctrica de la neurona a un músculo, glándula u otra neurona, y las terminales sinápticas que transmiten información a otras células. Las **células gliales** (FIGURA 31-10b) rodean, apoyan, aíslan eléctricamente y protegen a las neuronas. Asimismo, regulan la composición del líquido extracelular en el sistema nervioso, que permite a las neuronas funcionar de manera óptima. En el capítulo 38 se analiza el tejido nervioso.



(a) Neurona



(b) Célula glial

◀ **FIGURA 31-10 Tejido nervioso** El tejido nervioso consta de neuronas y células gliales. **(a)** Las neuronas se especializan en recibir y transmitir señales. Esta micrografía muestra una neurona humana que estimula a las células musculares por contraer. **(b)** Existen varios tipos de células gliales en el cerebro; ésta, llamada astrocito, ayuda en la alimentación de las neuronas y las protege contra daños.

Los órganos tienen dos o más tipos de tejidos que interactúan

Los órganos están formados de al menos dos tipos de tejidos que trabajan en conjunto. Sin embargo, la mayoría de los órganos constan de los cuatro tejidos (epitelial, conectivo, muscular y nervioso), con diferentes tipos y proporciones. Casi todos los órganos trabajan como una parte de los sistemas orgánicos, estudiados en otros capítulos de esta unidad. En la siguiente sección se describe la piel como un órgano representativo que incluye los cuatro tipos de tejidos.

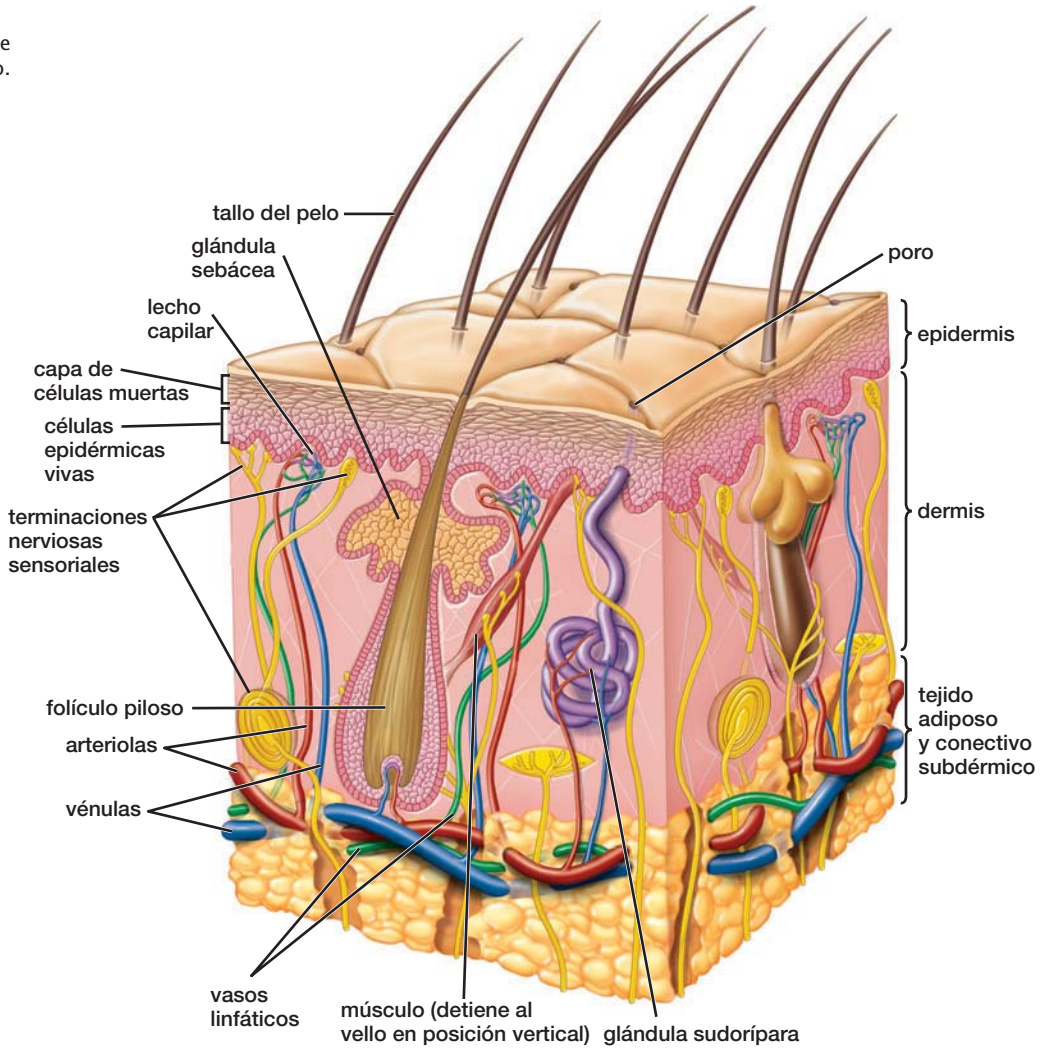
La piel muestra las propiedades de los órganos

La piel se compone de una capa externa de tejido epitelial sustentada por el tejido conectivo que contiene un suministro de sangre, de nervios, músculos y estructuras glandulares derivadas del epitelio (FIGURA 31-11). La piel, que es mucho más que una simple cubierta para el cuerpo, es esencial para sobrevivir. Es decir, constituye una barrera tan importante contra el ingreso de microorganismos causantes de enfermedades y la evaporación de la tan preciada agua corporal, que se ha demostrado que la destrucción a gran escala de la piel, como en el caso de quemaduras extensas, puede ser mortal.

La **epidermis**, o capa externa de la piel, es un tejido epitelial estratificado especializado (*véase* la figura 31-11). Está cubierta de una capa protectora de células muertas producidas por las células epidérmicas subyacentes vivas. Estas células muertas están llenas de la proteína queratina, la cual ayuda a que la piel sea elástica, resistente y un tanto impermeable.

Justo debajo de la epidermis se encuentra una capa de tejido conectivo: la **dermis**. Las arteriolas (pequeñas arterias) ondean entre la dermis llevando la sangre bombeada del corazón a una densa malla de vasos capilares que nutren al tejido dérmico y epidérmico. Los capilares se vacían en las vénulas (pequeñas venas) de la dermis. Las neuronas regulan la pérdida de calor a través de la piel al controlar el diámetro de las arteriolas. Para conservar el calor corporal, los músculos lisos en las arteriolas que abastecen a los capilares de la piel se contraen reduciendo así el diámetro de las arteriolas. Para enfriar el cuerpo, estos músculos lisos se relajan, permitiendo que se dilaten las arteriolas y los lechos capilares se inunden de sangre, lo cual libera el exceso de calor. Los vasos linfáticos recopilan y transportan el líquido extracelular en la dermis. Varias terminaciones nerviosas sensoriales que responden a la temperatura, el tacto, la presión, la vibración y el dolor están dispersas en la dermis y epidermis y ofrecen información al sistema nervioso.

Las células epiteliales especializadas descienden de la epidermis a la dermis hasta formar los **folículos pilosos**. Las células en la base de los folículos se dividen con rapidez y sus células hijas se llenan de queratina. Conforme las células nuevas se forman en la base del folículo, las más viejas y moribundas se empujan hacia la superficie de la piel como pelo.



▶ **FIGURA 31-11 La piel es un órgano** Corte transversal de piel de mamífero, un órgano representativo. La piel contiene los tejidos epitelial, conectivo, muscular y nervioso. Una membrana basal de proteínas fibrosas sujeta la epidermis a la dermis, pero es muy delgada para verse a esta escala.

¿Te has preguntado...

por qué se te pone la "piel de gallina" cuando tienes miedo?

Independientemente de la temperatura, es posible que cuando tienes miedo se te erice la piel. Esto es una reminiscencia de nuestro pasado evolutivo más velludo. En situaciones de miedo o amenaza, a muchos mamíferos se les eriza la piel, lo cual les hace parecer más grandes. Con un poco de suerte, esto puede impedir que los adversarios inicien una pelea con un individuo tan aparentemente grande; después de todo, hasta el ganador puede acabar con lesiones graves.

La dermis está llena de glándulas derivadas del tejido epitelial. Las glándulas sudoríparas producen secreciones acuosas que enfrían la piel y excretan sustancias como sales y urea. Las glándulas sebáceas secretan una sustancia aceitosa (sebo) que lubrica el epitelio.

La piel contiene también tejido muscular, así como células musculares en las paredes de las arteriolas que suministran la sangre a la piel. Además, la piel vellosa tiene pequeños músculos adheridos a los folículos pilosos que pueden causar que el pelo de la piel "se erice" en respuesta a las señales de las neuronas motoras. Casi todos los mamíferos tienen la capacidad de aumentar el grosor de su piel aislante en clima frío, al erizar el pelo individualmente, aunque esta reacción no funciona para retener el calor de la gente que sólo siente "la piel de gallina" cuando se contraen estos pequeños músculos.

Por último, debajo de la dermis hay una capa de tejido adiposo intercalado con las proteínas fibrosas producidas por las células del tejido conectivo. La grasa ayuda a aislar el cuerpo, a conservar el calor y a facilitar que la temperatura corporal se mantenga constante en clima frío; también sirve como depósito de energía y en algunos animales como protección ante golpes.

Los sistemas de órganos constan de dos o más órganos en interacción

Los sistemas de órganos constan de dos o más órganos individuales (en algunos casos localizados en diferentes regiones del cuerpo) que trabajan en conjunto para desempeñar una función en común. Un ejemplo es el sistema digestivo, en el que la boca, el esófago, el estómago, los intestinos y demás órganos que suministran secreciones digestivas (como el hígado y el páncreas), funcionan en conjunto para convertir la comida en nutrimentos que se pueden absorber en el torrente sanguíneo (*véase* la figura 31-3). En la **Tabla 31-1** se presentan los principales sistemas de órganos del cuerpo de los vertebrados, así como sus órganos representativos y funciones.

Estudio de caso otro vistazo

Exceso de calor

El ejercicio produce calor; de hecho, de 70 a 80% de la energía que utilizan nuestros músculos se convierte en calor, por eso los escalofríos ayudan a entrar en calor en un día frío. Aun así, para que funcione bien, el cuerpo humano debe mantenerse en un rango de 36 a 37 °C, independientemente de cuánto ejercicio hagas. ¿Cómo lo hace? Por lo común hay dos respuestas de liberación de calor durante el ejercicio. La primera es que los vasos sanguíneos de la piel se relajan, por lo que aumenta el flujo sanguíneo a la superficie del cuerpo. Si el aire es lo bastante fresco y no haces un ejercicio muy intenso, es probable que puedas desprender el exceso de calor al aire. La segunda es que empieces a sudar si la temperatura sigue en aumento. Si no hay mucha humedad, el agua del sudor se evapora de tu piel y produce un drástico efecto refrescante. Pero, ¿qué pasaría si haces mucho ejercicio, si eres muy grande o hace mucho calor y hay humedad, o se conjuntan estas circunstancias? Bajo estas condiciones, es posible que siga en aumento tu temperatura corporal, con consecuencias mortales.

El liniero ofensivo de los Vikingos, Korey Stringer, tenía buena condición física, pero era enorme (1.95 metros de estatura y un peso de 136 kilos). En agosto de 2001, los Vikingos realizaron ejercicios intensos, con fundas, bajo condiciones de mucho calor y humedad. El ejercicio agotador de Stringer generó enormes cantidades de calor. Las altas temperaturas provocaron que no pudiera irradiar gran parte del calor generado al aire, debido a que la elevada humedad impidió que su sudor se evaporara adecuadamente y las fundas aislaron su cuerpo de cualquier condición refrescante que el clima le hubiera permitido. Finalmente, como aprendiste en el capítulo 5 (en las páginas 91-92), cuanto más grande es un objeto, su volumen interno y normalmente su masa aumentan con mayor rapidez que su área de superficie. Stringer tenía músculos enormes que generaban mucho calor, pero su superficie corporal —su única vía de eliminar calor— no se acercaba ni al doble del área de un hombre promedio de la mitad de su peso, con la mitad de su masa muscular generando calor. Para cuando lo trasladaron al hospital, su temperatura corporal era de más de 42.5 °C. En poco tiempo, Stringer sufrió de falla multiorgánica, ya que sus sistemas colapsaron uno tras otro. Murió a la mañana siguiente.

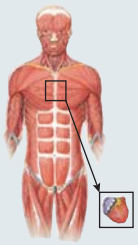
Los deportistas más pequeños como el lanzador Josh Fant o el maratonista Luke Roach tienen menos riesgo de un golpe de calor, pero puede ocurrir, ya sea debido a las altas temperaturas mientras hacen ejercicio (es muy común jugar al béisbol en verano), o a un ejercicio muy agotador y prolongado (como correr una maratón).

Desde luego que el golpe de calor no es exclusivo de los atletas. De hecho, cuando la temperatura ambiente es muy alta, sobre todo con elevada humedad, la gente puede morir de un "golpe de calor" sentada en su sala. Aunque es común que los atletas reciban más atención de los medios, la muerte por golpe de calor es muy común entre las personas de edad avanzada durante las olas de calor en el verano, cuando la temperatura ambiente sube mucho más de la temperatura corporal saludable y la elevada humedad limita que se refresquen con el sudor. Los agricultores que trabajan bajo el ardiente sol también corren un riesgo considerable de sufrir un golpe de calor. De acuerdo con el National Institute on Aging (Instituto Nacional sobre el Envejecimiento), cientos de personas comunes, en especial de edad avanzada, mueren cada verano por esta causa.

BioÉtica Considera esto

Muchos modelos climáticos que pronostican el calentamiento global también prevén más olas de calor, con temperaturas máximas muy por encima del calentamiento promedio. Durante la devastadora ola de calor europea en el verano de 2003 ocurrió un "exceso de muertes" que fluctuó entre 35 mil y 52 mil, gran parte quizá a causa del calor. Cuando los economistas y los políticos traten de calcular los costos para reducir la acumulación de dióxido de carbono (al que la mayoría de los científicos en meteorología atribuyen la causa del calentamiento global), ¿el exceso de muertes debería considerarse como una consecuencia de la falta de acción? De ser así, ¿qué valor debemos darle a la vida?

Tabla 31-1 Principales sistemas orgánicos en vertebrados

Sistema/o aparato orgánico	Principales estructuras	Función fisiológica
Sistema integumentario	Piel, pelo, uñas, receptores sensoriales, varias glándulas	Protege contra daños a las estructuras subyacentes; regula la temperatura corporal; percibe muchas características del ambiente externo
Sistema circulatorio	Corazón, vasos sanguíneos, sangre	Transporta nutrimentos, gases, hormonas, desechos metabólicos; también ayuda al control de la temperatura
Aparato digestivo	Boca, esófago, estómago, intestinos delgado y grueso, glándulas productoras de secreciones digestivas	Provee al cuerpo los nutrimentos que producen energía y materiales para el crecimiento y mantenimiento
Sistema nervioso	Cerebro, columna vertebral, nervios periféricos	Controla los procesos fisiológicos junto con el sistema endocrino; percibe el ambiente, dirige el comportamiento
Sistema esquelético	Huesos, cartílago, tendones, ligamentos	Proporciona soporte al cuerpo, sitios de unión de los músculos, y protección para los órganos internos
Aparato reproductor masculino	Testículos, vesículas seminales, próstata, pene	Produce esperma y hormonas sexuales, insemina a la mujer
Aparato respiratorio	Nariz, faringe, tráquea, pulmones (mamíferos, aves, reptiles, anfibios), branquias (peces y algunos anfibios)	Ofrece un área extensa para el intercambio de gases entre la sangre y el ambiente; permite la adquisición del oxígeno y la eliminación del dióxido de carbono
Sistema inmunitario/ linfático	Linfa, nódulos y vasos linfáticos, glóbulos blancos	Transporta a la sangre la grasa y el exceso de líquidos; destruye los microbios invasores
Sistema urinario	Riñones, uréteres, vejiga, uretra	Mantiene las condiciones homeostáticas en el torrente sanguíneo; filtra los desechos celulares, ciertas toxinas y el exceso de agua y nutrimentos
Sistema endocrino	Una variedad de órganos y glándulas secretoras de hormonas, incluyendo el hipotálamo, hipófisis, tiroides, páncreas, suprarrenales, ovarios y testículos	Controla los procesos fisiológicos, por lo común junto con el sistema nervioso
Sistema muscular 	Músculo esquelético Músculo liso Músculo cardiaco	Mueve el esqueleto Controla el movimiento de las sustancias a través de los órganos huecos (tracto digestivo, vasos sanguíneos grandes) Inicia e implementa las contracciones cardiacas
Aparato reproductor femenino	Ovarios, trompas de Falopio, útero, vagina, glándulas mamarias	Produce los óvulos y las hormonas sexuales, nutre al feto en desarrollo

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

31.1 Homeostasis: ¿cómo regulan los animales su ambiente interno?

La homeostasis se refiere al equilibrio dinámico dentro del cuerpo animal, en el cual se mantienen las condiciones fisiológicas, como temperatura y los niveles de sal, oxígeno, glucosa, pH y agua en un margen en el que pueden funcionar las proteínas y se puede disponer de la energía. Los animales difieren en la regulación de temperatura. Los ectotermos obtienen la mayor parte de su calor corporal del ambiente y suelen tolerar temperaturas más extremosas. Los endotermos obtienen casi todo su calor de actividades metabólicas y suelen regular su temperatura corporal en un margen más estrecho.

Las condiciones homeostáticas se mantienen a través de la retroalimentación negativa, en la cual un cambio desencadena una respuesta que contrarresta al cambio y restablece las condiciones a un punto de ajuste. Hay pocos casos de retroalimentación positiva, en la cual un cambio inicia los sucesos que intensifican el cambio (como las contracciones uterinas que causan el alumbramiento), pero estas situaciones son autolimitantes.

31.2 ¿Cómo está organizado el cuerpo animal?

El cuerpo animal se compone de sistemas orgánicos, que consisten cada uno de dos o más órganos. A su vez, los órganos están constituidos de tejidos. Un tejido es un grupo de células y material extracelular que conforman una unidad estructural y funcional; y que se especializa en una tarea específica. Los tejidos animales incluyen los tejidos epitelial, conectivo, muscular y nervioso.

El tejido epitelial forma las cubiertas sobre las superficies corporales internas y externas y da origen a las glándulas. Por lo regular, el tejido conectivo contiene material extracelular considerable donde se incrustan las células y proteínas, e incluye la dermis de la piel, hueso, cartílago, tendones, ligamentos, grasa y sangre. El tejido muscular se especializa en producir movimientos por contracción. Hay tres tipos de tejido muscular: esquelético, cardiaco y liso. El tejido nervioso, que incluye neuronas y células gliales, se especializa en generar y transmitir señales eléctricas.

Los órganos incluyen al menos dos tipos de tejidos que trabajan juntos. La piel de los mamíferos es un órgano representativo. La epidermis, un tejido epitelial, cubre y protege la dermis debajo de la misma. La dermis contiene vasos sanguíneos y linfáticos, glándulas sudoríparas y sebáceas, folículos pilosos, músculos diminutos que ericen el pelo y una variedad de terminaciones nerviosas sensoriales. Los sistemas de órganos animales son: integumentario, respiratorio, circulatorio, linfático/inmunitario, digestivo, urinario, nervioso, endócrino, esquelético, muscular y reproductor; la tabla 31-1 muestra un resumen al respecto.

Términos clave

cartílago *611*
célula glial *613*
dermis *614*
ectotermo *606*
endotermo *606*
epidermis *614*
epitelio estratificado *609*
epitelio simple *609*
folículo piloso *614*
glándula *609*
glándula endocrina *611*
glándula exocrina *611*
homeostasis *605*
hormona *611*
hueso *612*
ligamento *611*
linfa *612*
músculo cardiaco *612*
músculo esquelético *612*
músculo liso *613*
neurona *613*
órgano *608*
retroalimentación negativa *607*
retroalimentación positiva *608*
sangre *612*
sistema orgánico *608*
tejido *608*
tejido adiposo *612*
tejido conectivo *611*
tejido epitelial *608*
tejido nervioso *613*
tendón *611*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. El proceso a través del cual el cuerpo mantiene las condiciones internas dentro de un margen estrecho que requieren las células para funcionar se llama _____. El mecanismo de retroalimentación más importante que regula este proceso es _____.
2. Los cuatro niveles de organización del cuerpo animal, del más pequeño al más incluyente, son _____, _____, _____ y _____.
3. Llena los espacios con el tipo de tejido adecuado: da soporte y resistencia a otros tejidos: _____; da forma a las glándulas: _____; incluye la sangre: _____; incluye la dermis de la piel: _____; cubre el cuerpo y recubre sus cavidades: _____; se puede contraer si se estimula: _____; incluye las células gliales: _____; incluye el tejido adiposo: _____.
4. Las glándulas con ductos que las conectan al epitelio se llaman glándulas _____. Las glándulas sin ductos se llaman glándulas _____; la mayoría secretan _____ (un término general para un tipo de molécula mensajera).
5. Llena los espacios con los tipos de músculos correspondientes (puede haber más de una respuesta para algunos espacios en blanco): se contrae de manera rítmica y espontánea: _____; se controla voluntariamente: _____; contiene proteínas fibrosas ordenadas de manera paralela: _____; no está bajo control voluntario: _____; se encuentra en las paredes del tracto digestivo: _____; mueve el esqueleto: _____.

Preguntas de repaso

1. Define *homeostasis* y explica cómo la retroalimentación negativa ayuda a mantenerla. Describe un ejemplo de la homeostasis en el cuerpo humano.
2. Define y compara los *ectotermos* y *endotermos*. Proporciona un ejemplo de cada uno. ¿"De sangre fría" y "de sangre caliente" son formas precisas de describirlos? Explica.
3. Explica la retroalimentación positiva y proporciona un ejemplo fisiológico. Menciona por qué este tipo de retroalimentación es rara en los procesos fisiológicos.
4. Explica qué ocurre en tu cuerpo para restablecer la homeostasis de la temperatura cuando tienes exceso de calor por hacer ejercicio un día de calor y humedad.
5. Describe la estructura y las funciones del tejido epitelial.
6. ¿Qué propiedad distingue al tejido conectivo de los demás tejidos? Menciona tres tipos de tejido conectivo y describe brevemente la función de cada tipo.
7. Describe la piel como órgano. Incluye los diversos tejidos que la componen y explica brevemente la función de cada uno.

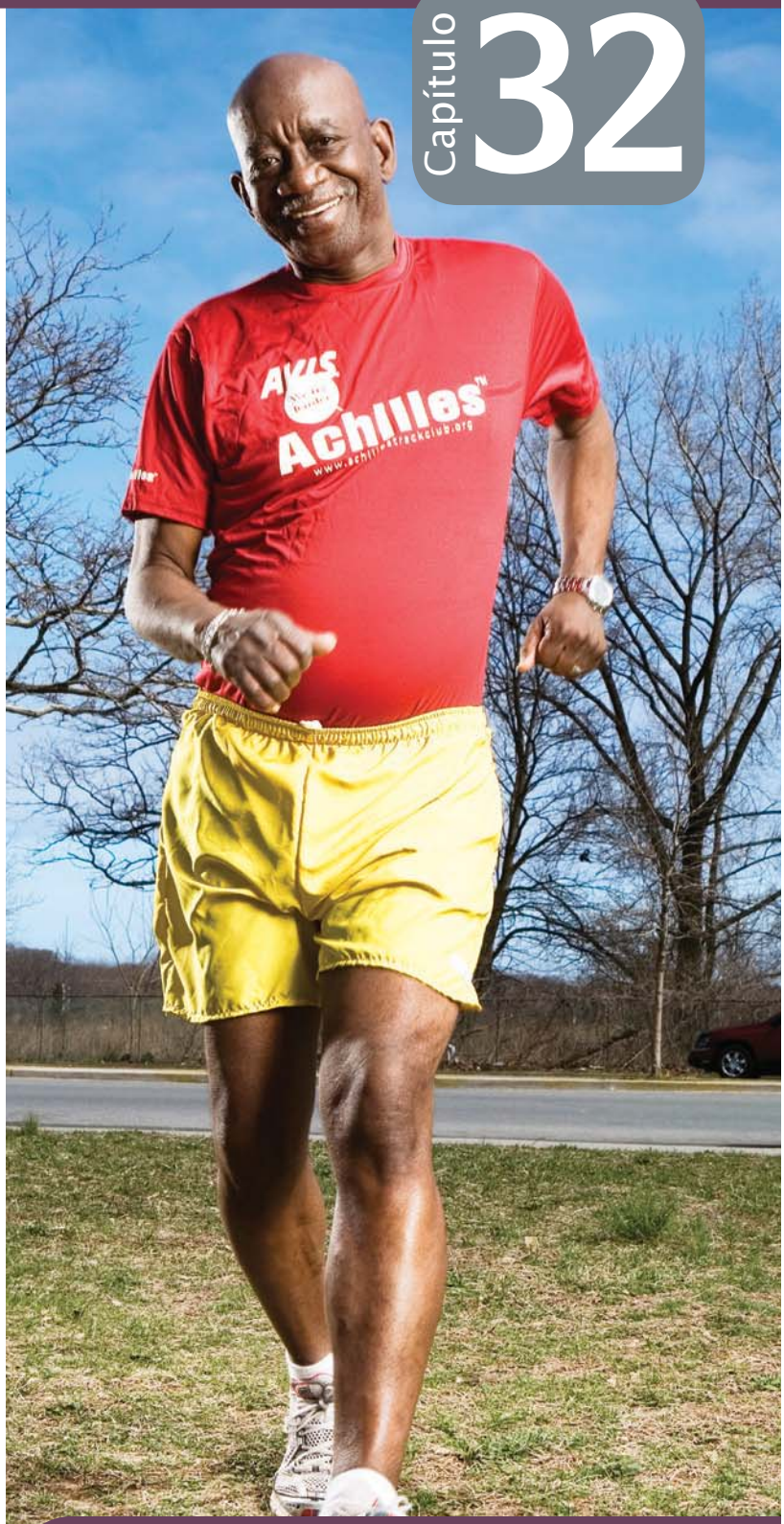
Aplicación de conceptos

1. ¿Por qué la vida en la Tierra presenta dificultades particulares para mantener la homeostasis?
2. Los anuncios de una bebida deportiva dicen que "el agua no es suficiente" para las personas que hacen ejercicio y que es importante consumir un líquido que contiene sabor, carbohidratos, potasio, calcio y sodio. ¿Consideras que consumir dicha bebida durante el ejercicio puede ayudar a mantener la homeostasis? Explica tu respuesta.
3. Por lo común, las quemaduras de tercer grado no causan dolor. La piel sólo se regenera de las orillas de estas heridas. Las quemaduras de segundo grado a menudo son muy dolorosas. La piel se regenera de las células encontradas en las orillas quemadas, en los folículos pilosos y las glándulas sudoríparas. Las quemaduras de primer grado son dolorosas pero sanan rápidamente a partir de las células epidérmicas sin daños. Con esta información, dibuja la profundidad de las quemaduras de primero, segundo y tercer grados en la figura 31-11.
4. Imagina que eres un profesional de la salud que imparte clases prenatales para padres. Desarrolla el diseño de una máquina con sensores, corrientes eléctricas, motores, etc., que ilustren las relaciones de retroalimentación implicadas en la labor de parto y el nacimiento de manera que lo pueda entender una persona inexperta.

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Circulación

Capítulo 32



▲ El corazón de otro hombre mantiene en movimiento a Donald Arthur y le permite fomentar la donación de órganos.

Estudio de caso

Correr con el corazón

EN ENERO DE 2009, Donald Arthur, un contador retirado de Harlem de 64 años, ya había participado en maratones de 26 estados de Estados Unidos y estaba a más de la mitad de lograr su meta de competir en cada estado de su país, aun cuando 13 años antes le cansaba incluso masticar los alimentos y tardaba una hora en caminar una manzana; Arthur padecía *cardiomiopatía dilatada*.

La cardiomiopatía dilatada (basada en el término de origen griego que significa "enfermedad por músculo cardiaco expandido") hace que el músculo del corazón se extienda y se debilite, volviéndose incapaz de bombear la sangre a todo el cuerpo de manera adecuada; este trastorno se conoce como *insuficiencia cardiaca*. La insuficiencia cardiaca provoca que el líquido se acumule en los pulmones y esto, aunado a un bombeo cardiaco inadecuado, priva al cuerpo del vital oxígeno.

Aunque la cardiomiopatía dilatada afecta a personas de ambos sexos y de todas las edades, las víctimas más comunes son los hombres de mediana edad. Algunas personas heredan una tendencia a desarrollar este trastorno, el cual también está asociado al consumo de alcohol en exceso y de drogas como la cocaína y la metanfetamina, así como a las infecciones que atacan las válvulas o el músculo cardiacos. En casos graves como el de Arthur, la falta de oxígeno provoca que el paciente presente dificultad para respirar aun en reposo, y que cualquier tipo de esfuerzo resulte casi imposible. Sin una intervención drástica, la situación empeora en forma gradual y suele ser mortal.

Los médicos de Donald Arthur le habían dado tres meses de vida cuando una tarde a mediados del verano de 1996 recibió una llamada significativa. Fitzgerald "Poochie" Gittens, de 25 años y padre de dos hijos, había sido asesinado de un disparo en un caso de confusión de identidad. Su corazón era compatible con el organismo de Arthur, y la dolida madre de Gittens tomó la decisión de donarlo con el fin de que la muerte prematura de su hijo sirviera para preservar la vida de un extraño.

Apenas 15 meses después de su trasplante, Donald Arthur (que tiempo atrás se había autodenominado una "persona sedentaria") terminó la primera de sus 10 maratones en Nueva York y comenzó una nueva vida. Se convirtió en miembro fundador de Transplant Speakers International, una organización que ayuda a fomentar la donación de órganos y tejidos. Arthur, quien compite en las maratones realizando una caminata rápida, afirma: "No es la carrera, sino la oportunidad de fomentar y concientizar a las personas sobre el trasplante de órganos. No se imaginan las recompensas".

¿Cuál es la diferencia entre una insuficiencia cardiaca y un ataque cardiaco? ¿De qué manera los sistemas circulatorios sanos abastecen a todo el organismo del oxígeno y los nutrimentos necesarios para mantenerse vivo? Sigue leyendo y lo sabrás.

De un vistazo

Estudio de caso Correr con el corazón

32.1 ¿Cuáles son las principales características y funciones de los sistemas circulatorios?

En los animales hay dos tipos de sistemas circulatorios

El sistema circulatorio de los vertebrados tiene diversas funciones

32.2 ¿Cómo funciona el corazón de los vertebrados?

En la evolución de los vertebrados aumentó la complejidad y eficiencia del corazón

Los corazones de cuatro cavidades constan de dos bombas separadas

Estudio de caso continuación Correr con el corazón

Las válvulas mantienen la dirección del flujo sanguíneo

El músculo cardiaco sólo está presente en el corazón

Las contracciones coordinadas de las aurículas y los ventrículos producen el ciclo cardiaco

Los impulsos eléctricos coordinan la secuencia de las contracciones de las cavidades cardiacas

El sistema nervioso y las hormonas influyen en la frecuencia cardiaca

32.3 ¿Qué es la sangre?

Estudio de caso continuación Correr con el corazón

El plasma es principalmente agua en la que se disuelven proteínas, sales, nutrimentos y desechos

Los componentes sanguíneos basados en las células se forman en la médula ósea

Los glóbulos rojos transportan el oxígeno de los pulmones a los tejidos

Estudio de caso continuación Correr con el corazón

Los glóbulos blancos defienden al cuerpo contra enfermedades

Las plaquetas son fragmentos de células que ayudan en la coagulación sanguínea

32.4 ¿Cuáles son los tipos y funciones de los vasos sanguíneos?

Las arterias y arteriolas transportan la sangre del corazón

Los capilares permiten el intercambio de nutrimentos y desechos

Guardián de la salud: ¿Cómo reparar corazones enfermos?

Las venas y vénulas transportan la sangre de regreso al corazón

Las arteriolas controlan la distribución del flujo sanguíneo

32.5 ¿Cómo trabaja el sistema linfático con el sistema circulatorio?

Los vasos linfáticos se parecen a los capilares y a las venas del sistema circulatorio

El sistema linfático regresa el líquido extracelular a la sangre

El sistema linfático transporta las grasas del intestino delgado a la sangre

Los órganos linfáticos defienden al organismo y filtran la sangre

Estudio de caso otro vistazo Correr con el corazón

32.1 ¿CUÁLES SON LAS PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS Y FUNCIONES DE LOS SISTEMAS CIRCULATORIOS?

Hace miles de millones de años, las primeras células se alimentaron del océano primordial en el que evolucionaron. El océano les proporcionó nutrimentos, que se distribuyeron en las células y eliminaron los desechos que salieron de ellas. En la actualidad, los microorganismos y algunos animales multicelulares simples dependen aún casi por completo de la difusión para intercambiar gases con el ambiente. Por ejemplo, las esponjas circulan agua marina a través de los poros en su cuerpo, brindando a cada célula un contacto cercano con su medio (*véase* la figura 23-5). En los animales más complejos, las células se encuentran más alejadas del mundo exterior, pero aun así requieren de distancias de difusión cortas, de modo tal que los nutrimentos adecuados lleguen a ellas y no se envenenen con sus propios desechos. Con la evolución del sistema circulatorio se creó una especie de "océano interno" que cumple el mismo propósito que tenía el mar para las primeras células. Este océano interno transporta el alimento y el oxígeno a las células, al tiempo que elimina los desechos producidos por éstas.

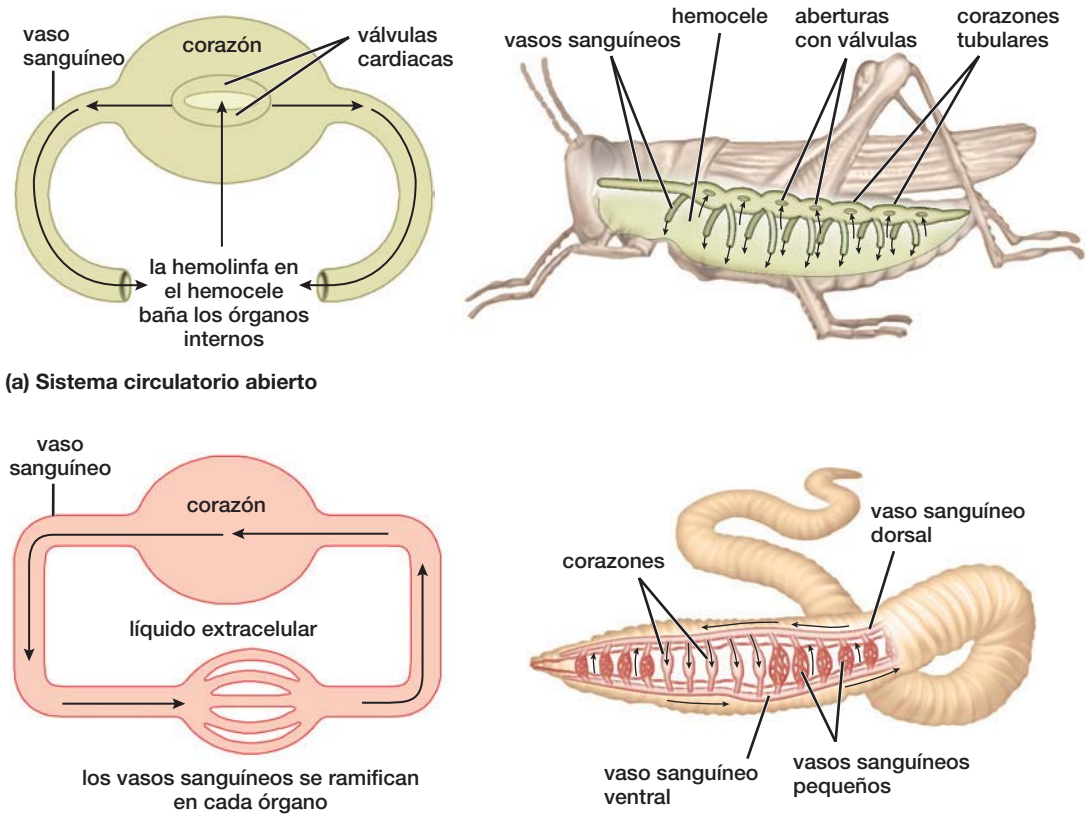
Todos los sistemas circulatorios constan de tres partes principales:

- Una bomba, el **corazón**, que mantiene la sangre en circulación.
- Un líquido, la **sangre**, que sirve como medio de transporte.
- Un sistema de conductos, los **vasos sanguíneos**, que transporta la sangre por todo el cuerpo.

En los animales hay dos tipos de sistemas circulatorios

Los sistemas circulatorios de los animales adoptan dos formas diferentes: abiertos y cerrados. Los **sistemas circulatorios abiertos** están presentes en muchos invertebrados, incluidos los artrópodos (como los crustáceos, arañas e insectos) y los moluscos (como los caracoles y las almejas). Un animal con un sistema circulatorio abierto tiene uno o más corazones simples, una red de vasos sanguíneos y una serie de espacios interconectados dentro del cuerpo conocidos como **hemocele** (**FIGURA 32-1a**). En el hemocele (que puede ocupar de 20 a 40% del volumen del cuerpo), los tejidos y órganos internos están irrigados directamente con **hemolinfa**, un líquido que funciona como sangre y como sustancia extracelular que baña a todas las células en los organismos multicelulares, como se describe más adelante. En los insectos, el corazón es un vaso sanguíneo modificado con una serie de cavidades contráctiles (*véase* la figura 32-1a, derecha). Cuando las cavidades se contraen, las válvulas en el corazón se cierran, forzando la salida de hemolinfa a través de los vasos hacia los espacios del hemocele en todo el organismo. Cuando las cavidades cardiacas se relajan, la hemolinfa regresa a ellas desde el hemocele.

Los **sistemas circulatorios cerrados** están presentes en algunos invertebrados, como la lombriz de tierra (**FIGURA 32-1b**) y moluscos muy activos, como el calamar y el pulpo. Los sistemas circulatorios cerrados también son característicos de todos los vertebrados, incluidos los seres humanos. En los sistemas circulatorios cerrados, la sangre es confinada al corazón y los vasos



▲ **FIGURA 32-1 Sistemas circulatorios abiertos y cerrados** Las flechas indican la dirección del flujo sanguíneo o hemolinfa. **(a)** (izquierda) En los sistemas circulatorios abiertos de la mayoría de los invertebrados, un corazón bombea la hemolinfa a través de los vasos hacia el hemocele, donde la sangre baña directamente los demás órganos. (Derecha) El saltamontes ofrece un buen ejemplo de un sistema circulatorio abierto (la hemolinfa de los insectos carece de hemoglobina y es casi transparente o de un color verde muy pálido). **(b)** (izquierda) En un sistema circulatorio cerrado, la sangre permanece confinada dentro del corazón y los vasos sanguíneos. (Derecha) En la lombriz de tierra, cinco vasos contráctiles sirven como corazones que bombean la sangre a través de los vasos ventrales y dorsales principales, desde los que se ramifican vasos de interconexión más pequeños. La sangre de la lombriz de tierra, como la del ser humano, contiene hemoglobina roja.

sanguíneos, que se ramifican de manera elaborada por todos los tejidos y órganos del cuerpo para permitir el intercambio de nutrimentos y desechos. Los sistemas circulatorios cerrados permiten un flujo sanguíneo más rápido, un transporte más eficiente de las sustancias disueltas y una presión arterial más alta de la que es posible en los sistemas abiertos. En la lombriz de tierra, cinco vasos contráctiles sirven como corazones que bombean la sangre a través de los principales conductos, desde donde se ramifican vasos más pequeños (*véase* la figura 32-1b, derecha).

El sistema circulatorio de los vertebrados tiene diversas funciones

El sistema circulatorio mantiene a todos los otros sistemas de órganos en el cuerpo. El sistema circulatorio de los vertebrados realiza las siguientes funciones:

- Transporta oxígeno de los pulmones o branquias a los tejidos, y el dióxido de carbono de éstos a los pulmones o branquias.
- Distribuye los nutrimentos del sistema digestivo a las células del cuerpo.
- Transporta los productos de desecho y las sustancias tóxicas al hígado (donde muchos de ellos se desintoxican) y a los riñones (para su excreción).
- Distribuye las hormonas de las glándulas y órganos que las producen a los tejidos sobre los que actúan.
- Ayuda a regular la temperatura corporal mediante ajustes en el flujo sanguíneo.
- Ayuda a curar las heridas y evita el sangrado mediante la creación de coágulos.
- Protege al organismo de las enfermedades al hacer que circulen los glóbulos blancos y los anticuerpos.

En las secciones siguientes se estudian las tres partes del sistema circulatorio: el corazón, la sangre y los vasos sanguíneos, con especial énfasis en el sistema humano. Por último, se describe el sistema linfático, que trabaja de manera muy estrecha con el sistema circulatorio.

32.2 ¿CÓMO FUNCIONA EL CORAZÓN DE LOS VERTEBRADOS?

El corazón de los vertebrados se conforma de cavidades musculares capaces de contraerse con fuerza. Las cavidades llamadas **aurículas** recolectan la sangre. Las contracciones auriculares envían la sangre a los **ventrículos**, cavidades cuyas contracciones hacen circular la sangre a los pulmones y al resto del cuerpo.

En la evolución de los vertebrados aumentó la complejidad y eficiencia del corazón

En el transcurso de la evolución de los vertebrados el corazón se ha vuelto cada vez más complejo, con una mayor separación entre la sangre oxigenada (que recoge el oxígeno de los pulmones o las branquias) y la sangre desoxigenada (que, al pasar por los tejidos del cuerpo, pierde oxígeno).

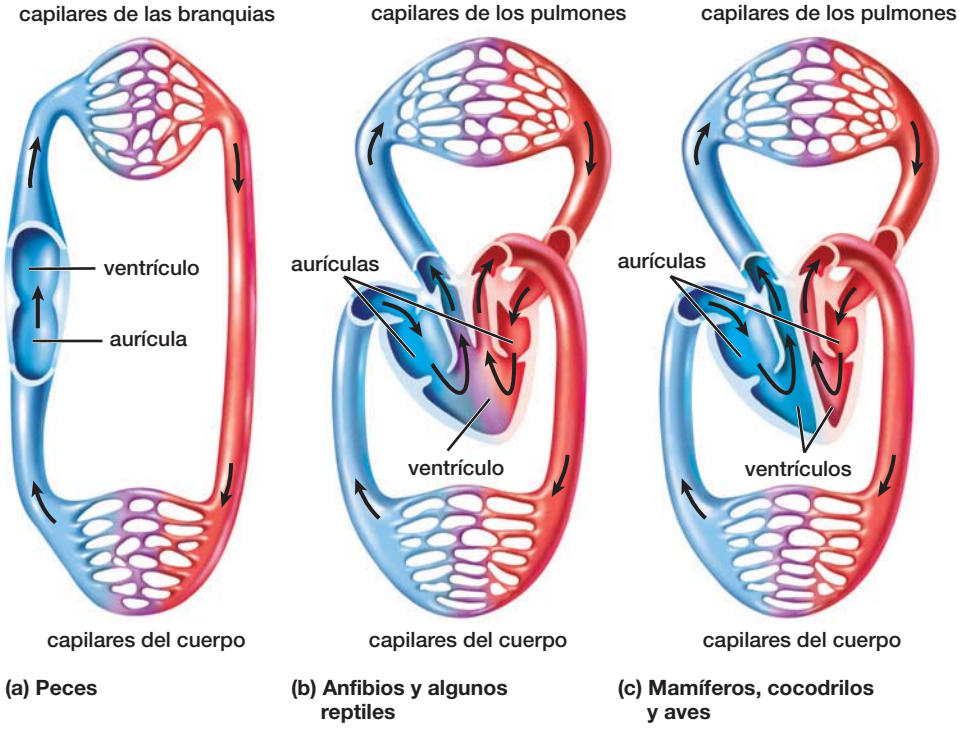
El corazón de los peces —los primeros vertebrados que evolucionaron— consta de dos cavidades contráctiles: una sola aurícula que se vacía en un solo ventrículo (FIGURA 32-2a). La sangre bombeada del ventrículo pasa primero a través de las branquias, donde recoge oxígeno y libera dióxido de carbono. La sangre viaja directamente de las branquias al resto del cuerpo para llevar oxígeno a los tejidos y recoger dióxido de carbono. La sangre del cuerpo regresa a la única aurícula.

Con la evolución, conforme los peces dieron lugar a los anfibios y éstos a los reptiles, se conformó un corazón con tres cavidades, que consta de dos aurículas y un ventrículo (FIGURA 32-2b). En los corazones de tres cavidades de los anfibios y reptiles, como víboras, lagartijas y tortugas, la sangre ya desoxigenada del cuerpo llega a la aurícula derecha, mientras que la sangre de los pulmones entra a la aurícula izquierda. Ambas aurículas se vacían en el único ventrículo. Aunque se produce cierta mezcla, la sangre desoxigenada tiende a permanecer en la porción derecha del ventrículo y se bombea a los vasos sanguíneos que llevan a los pulmones, mientras que la mayor parte de la sangre oxigenada permanece en la porción izquierda del ventrículo y se bombea al resto del cuerpo. Los corazones de cuatro cavidades de algunos reptiles, como los cocodrilos, así como de todas las aves (*véanse* las páginas 457 y 458) y mamíferos tienen ventrículos derecho e izquierdo separados que aíslan por completo la sangre oxigenada de la desoxigenada (FIGURA 32-2c).

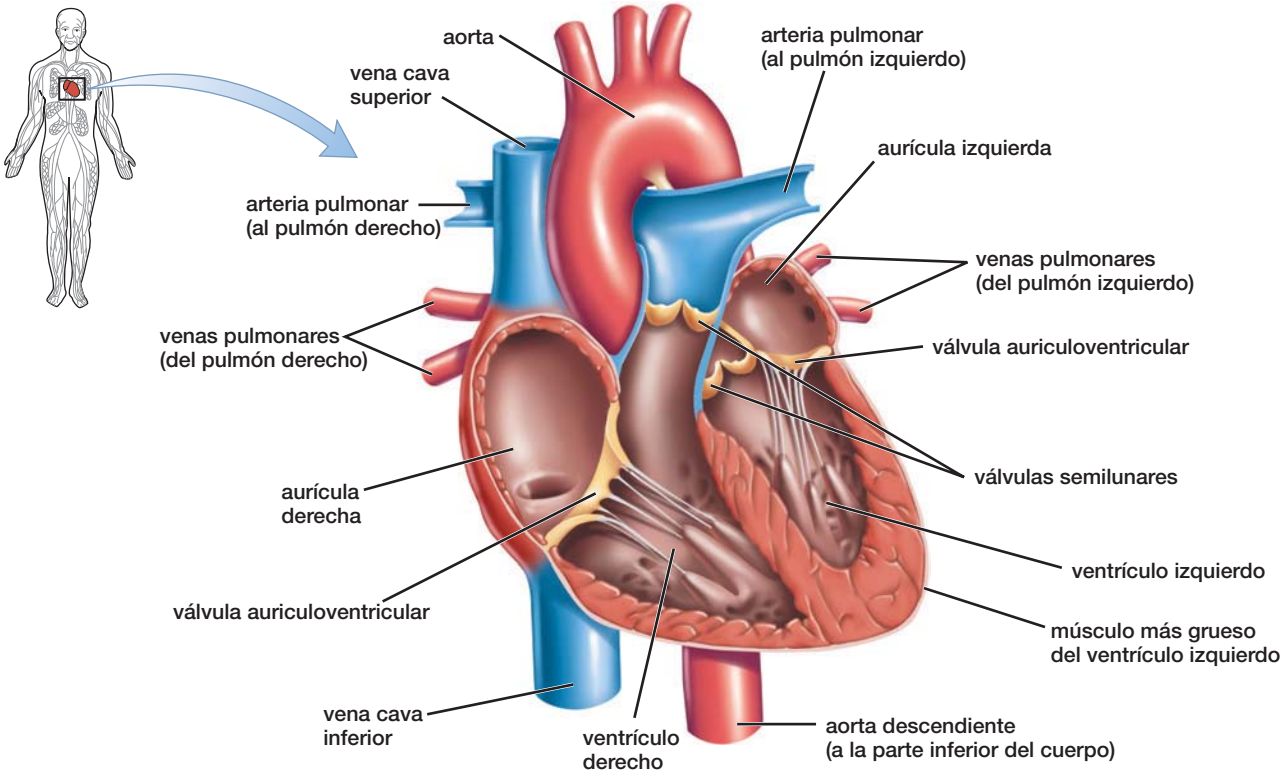
Los corazones de cuatro cavidades constan de dos bombas separadas

Los corazones de cuatro cavidades, incluido el de los seres humanos, pueden considerarse como dos bombas independientes, cada una con dos cavidades. En cada bomba, una aurícula recibe y retiene brevemente la sangre antes de pasarla a un ventrículo que la envía hacia el cuerpo (FIGURA 32-3). Una bomba, formada por la aurícula derecha y el ventrículo derecho, bombea sangre desoxigenada. La aurícula derecha recibe la sangre sin oxígeno del cuerpo por medio de la vena cava superior y la vena cava inferior, que son las dos **venas** (vasos sanguíneos que transportan la sangre al corazón) más grandes. Después de llenarse de sangre, la aurícula derecha se contrae y provoca que la sangre pase al ventrículo derecho. Luego, la contracción del ventrículo derecho envía la sangre sin oxígeno a los pulmones por medio de las **arterias** pulmonares (vasos sanguíneos que transportan la sangre fuera del corazón).

La otra bomba, que está conformada de la aurícula izquierda y el ventrículo izquierdo, se encarga de la sangre oxigenada. La sangre rica en oxígeno proveniente de los pulmones entra en la aurícula izquierda a través de las venas pulmonares y luego pasa al ventrículo izquierdo. Una fuerte contracción del ventrículo izquierdo (la cavidad del corazón con más músculo) envía la sangre oxigenada por una arteria importante, la aorta, al resto del cuerpo.



▶ **FIGURA 32-2 Evolución del corazón de los vertebrados**
(a) El corazón de los primeros vertebrados es el corazón de dos cavidades de los peces. **(b)** Los anfibios y muchos reptiles tienen un corazón de dos aurículas, desde las cuales se vacía la sangre hacia un solo ventrículo. **(c)** El corazón de los cocodrilos, las aves y los mamíferos combina dos bombas separadas que evitan que se mezcle la sangre oxigenada con la sangre desoxigenada. Como los corazones de la ilustración están de modo que el lector los vea de frente, el lado izquierdo y el derecho aparecen invertidos. La sangre oxigenada está representada con color rojo brillante y la sangre desoxigenada con color azul brillante.



▲ **FIGURA 32-3 El corazón humano, sus válvulas y vasos sanguíneos** La pared muscular del ventrículo izquierdo es más gruesa que la del derecho porque debe bombear la sangre a todo el cuerpo. Válvulas semilunares de un solo sentido separan la aorta del ventrículo izquierdo, y la arteria pulmonar del ventrículo derecho. Las válvulas auriculoventriculares separan cada aurícula de su ventrículo correspondiente.

Estudio de caso continuación

Correr con el corazón

La insuficiencia cardiaca es el resultado frecuente y potencialmente fatal de la cardiomiopatía dilatada. Ocurre cuando el corazón no hace que circule suficiente sangre para cubrir las necesidades del organismo. A menudo, el ventrículo izquierdo dilatado y debilitado no puede bombear hacia fuera toda la sangre oxigenada que recibe de los pulmones. Como resultado, la sangre regresa a las venas pulmonares, lo que aumenta la presión arterial en los pulmones. Esta presión hace que la sangre fluya a través de las paredes de los capilares pulmonares (vasos sanguíneos diminutos con paredes delgadas) y a los espacios de aire en los pulmones. Como sucede con el ahogamiento, el líquido en los pulmones evita que la cantidad adecuada de oxígeno llegue a la sangre que circula por los pulmones.

Las válvulas mantienen la dirección del flujo sanguíneo

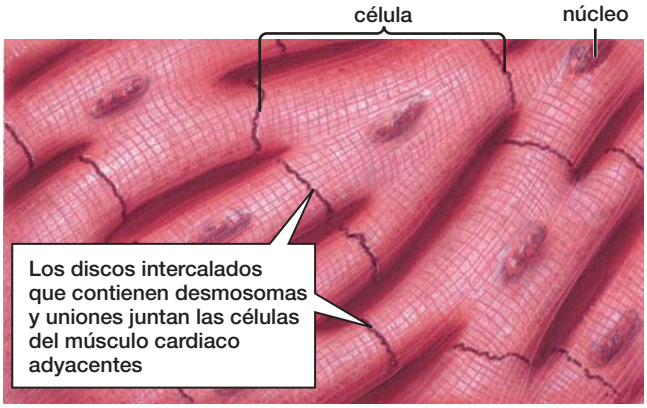
Cuando los ventrículos se contraen, la sangre debe salir a través de las arterias, sin regresar a las aurículas; de igual forma, la sangre que entra en las arterias tampoco debe regresar a los ventrículos cuando el corazón se relaja. Las válvulas en un solo sentido mantienen la dirección del flujo sanguíneo (*véanse* las figuras 32-3 y 32-5). La presión en una dirección las abre con facilidad, pero la presión invertida las obliga a cerrarse. Las **válvulas auriculoventriculares** permiten que la sangre fluya de las aurículas hacia los ventrículos, más no a la inversa. Las **válvulas semilunares** (término de origen latín que significa válvulas "en media luna", por su forma) permiten que la sangre entre en la arteria pulmonar y en la aorta al contraerse los ventrículos, y al mismo tiempo evitan que la sangre se regrese cuando éstos se relajan.

El músculo cardiaco sólo está presente en el corazón

La mayor parte del corazón está conformada de un tipo de músculo especializado: el **músculo cardiaco**, que sólo se encuentra en ese órgano. Cada célula del músculo cardiaco es pequeña, ramificada y presenta un grupo ordenado de cadenas de proteínas que le dan un aspecto estriado (**FIGURA 32-4**; *véase* también la figura 31-9b). Las células del músculo cardiaco están unidas entre sí mediante **discos intercalados**, los cuales parecen bandas entre las células. Aquí, las membranas celulares adyacentes están unidas entre sí por medio de desmosomas (*véase* la figura 5-17a), que evitan que las fuertes contracciones cardiacas separen las células musculares. Los discos intercalados también contienen uniones que permiten que las señales eléctricas desencadenadas por las contracciones se extiendan en forma directa y rápida de una célula muscular a las adyacentes. Esto provoca que las regiones interconectadas del músculo cardiaco se contraigan de manera casi sincronizada.

Las contracciones coordinadas de las aurículas y los ventrículos producen el ciclo cardiaco

El corazón humano late alrededor de 100 mil veces al día. De hecho, cada latido del corazón es una serie de eventos coordinados,


célula
núcleo
Los discos intercalados que contienen desmosomas y uniones juntan las células del músculo cardiaco adyacentes

▲ **FIGURA 32-4 La estructura del músculo cardiaco** Las células del músculo cardiaco están ramificadas y los discos intercalados unen las células adyacentes.

PREGUNTA Si un músculo se ejercita en forma regular, aumenta su tamaño. ¿Por qué la frecuencia cardiaca en reposo de un atleta con buena condición física es más lenta que la de una persona menos activa?

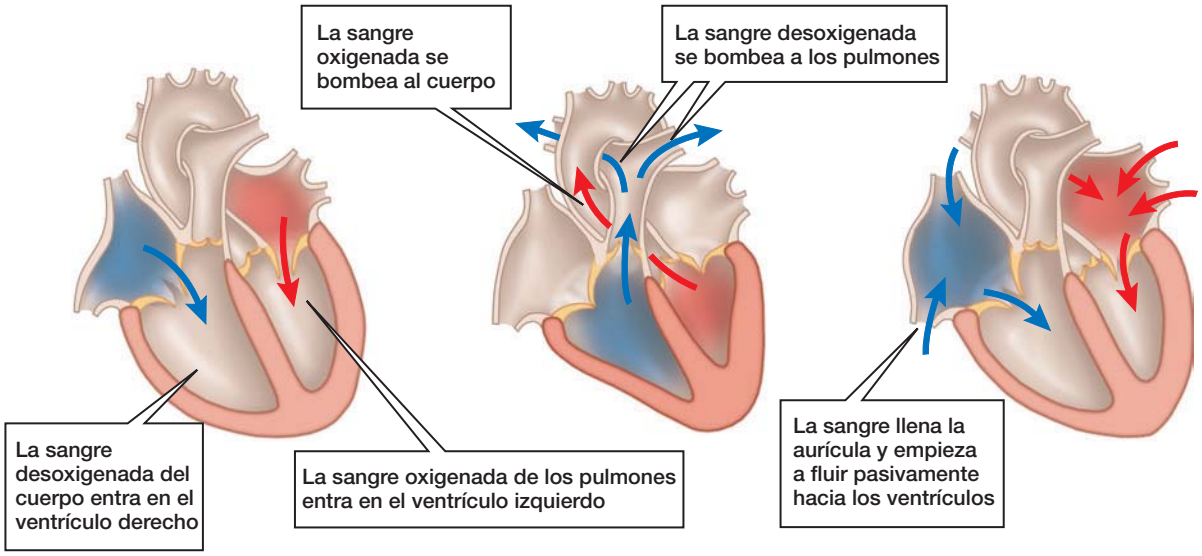
que se conocen como **ciclo cardiaco** (FIGURA 32-5). Durante cada ciclo, las dos aurículas se contraen primero en sincronía para vaciar su contenido en los ventrículos. Una fracción de segundo más tarde, los dos ventrículos se contraen de manera simultánea, obligando a que la sangre pase a las arterias que salen del corazón. Después, las aurículas y los ventrículos se relajan brevemente antes de que se repita el ciclo cardiaco. En una persona típica en reposo, el ciclo ocurre en menos de un segundo (alrededor de 70 veces por minuto). El ciclo cardiaco genera las fuerzas medidas al tomar la presión arterial (FIGURA 32-6). La **presión sistólica** (la más alta de las dos lecturas) se mide durante las contracciones ventriculares y la **presión diastólica** es la presión mínima en las arterias cuando el corazón descansa entre contracciones.

Una lectura de la presión arterial menor a 120/80 se considera saludable, y una presión de 140/90 o mayor se define como presión arterial alta. La presión arterial alta, o **hipertensión**, se debe a la constricción de las arterias pequeñas, lo cual a su vez causa una resistencia al flujo sanguíneo y tensión sobre el corazón. Algunas personas tienen tendencia genética a la hipertensión, aunque ésta también se asocia al tabaquismo, la obesidad, la falta de ejercicio, un alto consumo de alcohol, el estrés y el envejecimiento. La presión arterial alta, a su vez, contribuye al "endurecimiento de las arterias", descrita más adelante en "Guardián de la salud: ¿Cómo reparar corazones enfermos?, en las páginas 632 y 633.

Los impulsos eléctricos coordinan la secuencia de las contracciones de las cavidades cardiacas

La contracción del corazón se inicia y coordina por un **marcapasos**, que es un grupo de células especializadas del músculo cardiaco que produce señales eléctricas espontáneas a un ritmo regular. El marcapasos cardiaco es el **nodo sinoauricular (SA)**, localizado en la pared superior de la aurícula derecha (FIGURA 32-7). Las uniones que enlazan las células cardiacas adyacentes permiten que las señales eléctricas del nodo SA pasen con libertad y rapidez a las células conectoras del músculo cardiaco y luego por toda la aurícula.

Durante el ciclo cardiaco, la aurícula primero se contrae y vacía el contenido en los ventrículos, luego se vuelve a llenar mientras los ventrículos se contraen. Para que esto suceda se necesita una pequeña demora entre las contracciones auriculares y ventriculares. ¿Cómo se logra? Primero, el nodo SA inicia una onda de contracción (FIGURA 32-7 ❶) que pasa por las aurículas derecha e izquierda, las cuales se contraen en sincronía (FIGURA 32-7 ❷). Luego, la señal llega a una barrera de tejido eléctricamente no excitable entre las aurículas y los ventrículos. Aquí, la excitación se canaliza a través del **nodo auriculoventricular (AV)**, una pequeña masa de células musculares especializadas localizadas en el piso de la aurícula derecha (FIGURA 32-7 ❸). El


La sangre oxigenada se bombea al cuerpo
La sangre desoxigenada se bombea a los pulmones
La sangre desoxigenada del cuerpo entra en el ventrículo derecho
La sangre oxigenada de los pulmones entra en el ventrículo izquierdo
La sangre llena la aurícula y empieza a fluir pasivamente hacia los ventrículos
❶ Las aurículas se contraen y la sangre pasa a los ventrículos
❷ Luego, los ventrículos se contraen y la sangre pasa por las arterias a los pulmones y al resto del cuerpo
❸ El ciclo finaliza cuando el corazón se relaja

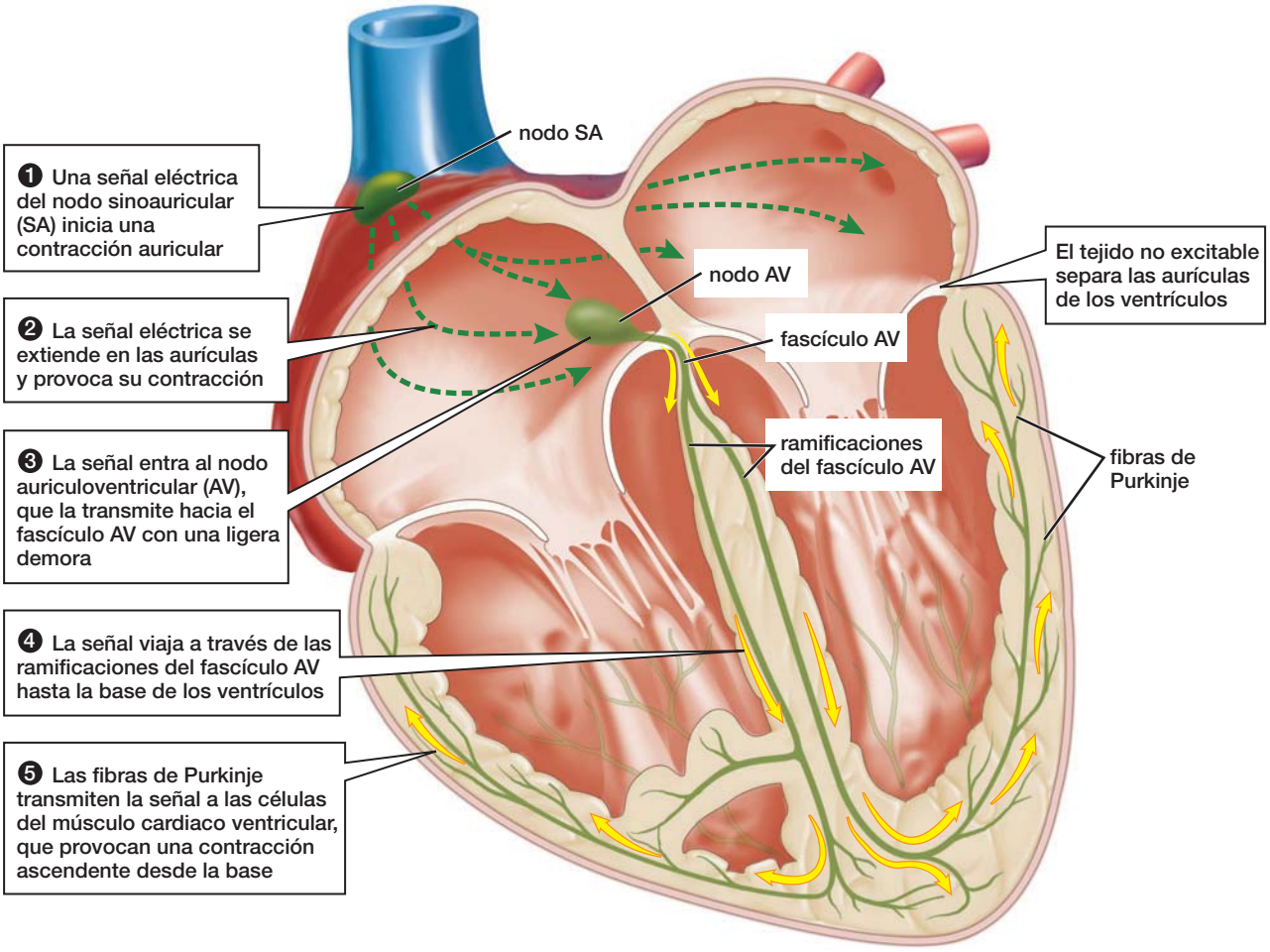
▲ **FIGURA 32-5 El ciclo cardiaco**

perilla de presión
Un estetoscopio detecta las pulsaciones
La perilla de presión se infla y ejerce presión sobre la arteria

◀ **FIGURA 32-6 Medición de la presión arterial** Primero, se infla la perilla de presión hasta que la presión cierra la arteria principal del brazo, impidiendo el flujo de sangre; luego, esta presión se reduce de manera gradual. Al escuchar por primera vez las pulsaciones rítmicas de la sangre a través del estetoscopio, las contracciones del ventrículo izquierdo liberan la presión en la perilla y la sangre vuelve a fluir. Esta presión se registra como la lectura superior (y más alta): la presión sistólica. Después, la presión de la perilla disminuye aún más hasta que no se escuchan las pulsaciones, indicando que la sangre fluye en forma continua a través de la arteria. Es decir, la presión entre las contracciones ventriculares es adecuada para liberar la presión de la perilla. Ésta es la lectura más baja: la presión diastólica. Los números están en milímetros de mercurio, una medida estándar de presión, que también se utiliza en los barómetros.

impulso es conducido lentamente al nodo AV, que pospone por un momento la contracción ventricular. Esta demora da tiempo a la aurícula para completar la transferencia de la sangre a los ventrículos antes de que comience la contracción ventricular.

Desde el nodo AV, la señal de contracción se extiende a lo largo de conductos especializados de fibras musculares de conducción rápida, empezando con el racimo grueso de fibras llamado *fascículo auriculoventricular* (*fascículo AV*), que envía ramificaciones a la parte inferior de ambos ventrículos (**FIGURA 32-7** ❹). Aquí, el haz de fibras se ramifica más y se desarrollan las *fibras de*


❶ Una señal eléctrica del nodo sinoauricular (SA) inicia una contracción auricular
❷ La señal eléctrica se extiende en las aurículas y provoca su contracción
❸ La señal entra al nodo auriculoventricular (AV), que la transmite hacia el fascículo AV con una ligera demora
❹ La señal viaja a través de las ramificaciones del fascículo AV hasta la base de los ventrículos
❺ Las fibras de Purkinje transmiten la señal a las células del músculo cardiaco ventricular, que provocan una contracción ascendente desde la base
nodo SA
nodo AV
fascículo AV
ramificaciones del fascículo AV
El tejido no excitable separa las aurículas de los ventrículos
fibras de Purkinje

▲ **FIGURA 32-7 El marcapasos del corazón y sus conexiones**

Purkinje que transmiten la señal a las células del músculo cardiaco circundantes; de esta manera se envía una onda de contracción desde la base de los ventrículos hacia las paredes ventriculares (FIGURA 32-7 ❺). Esto obliga a que la sangre suba hasta la arteria pulmonar y la aorta.

Hay varios trastornos que pueden interferir con la compleja serie de eventos que producen la frecuencia cardiaca normal. Si el marcapasos falla (o si otras áreas del corazón se vuelven más excitables y usurpan la función del marcapasos), se pueden presentar contracciones débiles, rápidas y descoordinadas, condición conocida como **fibrilación**. La fibrilación de los ventrículos es casi mortal, ya que el músculo se estremece y no bombea la sangre. La fibrilación se puede tratar con una máquina desfibriladora que aplica una descarga eléctrica en el corazón a fin de sincronizar la contracción de las células musculares ventriculares. Si funciona, este tratamiento permite que el marcapasos retome su función coordinadora normal.

El sistema nervioso y las hormonas influyen en la frecuencia cardiaca

La frecuencia cardiaca se sintoniza bien con el nivel de actividad del cuerpo, ya sea que corras para llegar a una clase o encestes un balón bajo el Sol. Por sí mismo, el marcapasos del nodo SA mantendría un ritmo continuo de casi 100 latidos por minuto. Sin embargo, los impulsos nerviosos y las hormonas alteran en gran medida la frecuencia cardiaca. En un individuo en reposo, la actividad del sistema nervioso parasimpático, que regula los sistemas corporales durante los periodos de descanso (*véanse* las páginas 743 a 745), desacelera la frecuencia cardiaca hasta cerca de 70 latidos por minuto (este índice de reposo suele ser más bajo en los atletas). Cuando el ejercicio o el estrés exigen más flujo sanguíneo a los músculos, el sistema nervioso simpático, que prepara el cuerpo para una acción de emergencia, acelera la frecuencia cardiaca.

32.3 ¿QUÉ ES LA SANGRE?

La sangre —a veces llamada "río de vida"— tiene dos componentes principales: (1) un líquido, llamado **plasma**, que comprende cerca de 55% del volumen de la sangre y (2) la parte basada en células (glóbulos rojos, glóbulos blancos y plaquetas) que se encuentran suspendidas en el plasma y constituyen alrededor de 45% del volumen de la sangre en los hombres y 40% en las mujeres (FIGURA 32-8). Una persona promedio tiene alrededor de 5 litros de sangre, de modo que si donas 473 mililitros darías sólo cerca de 10% del total de tu sangre. Los componentes sanguíneos se incluyen en el resumen de la Tabla 32-1.

Estudio de caso continuación

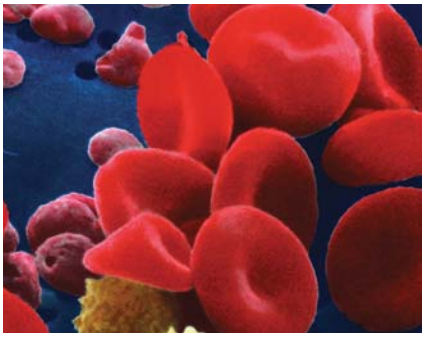
Correr con el corazón

Hay muchas más personas en las listas de espera para un trasplante de corazón que donadores, y un corazón donado puede permanecer sano tan sólo de 5 a 6 horas durante su traslado, de modo que no puede llegar muy lejos. Como resultado, muchas personas mueren mientras esperan un trasplante. Sin embargo, para algunas un dispositivo de asistencia ventricular (DAV) ayuda a que un corazón con falla realice su trabajo durante el tiempo suficiente para lograr un trasplante. Esta bomba eléctrica, implantada en el abdomen del paciente, recoge la sangre a través de un tubo insertado en el ventrículo izquierdo. Semejante a la frecuencia cardiaca normal, el DAV bombea sangre hacia la aorta.

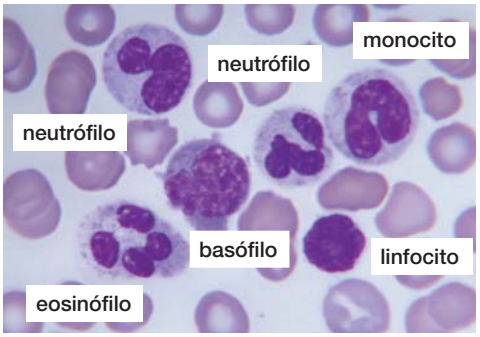
En 2008, D'Zhana Simmons, de 14 años de edad (quien, al igual que Donald Arthur, estaba a punto de morir debido a una cardiomiopatía dilatada), recibió un trasplante de corazón, pero el corazón del donador falló y fue extirpado dos días después. El cirujano de Simmons, el doctor Marco Ricci, creó dos "ventrículos" cardiacos sustitutos con una tela especial y conectó cada uno de ellos a un DAV separado. Durante los siguientes 118 días —hasta que se encontró otro corazón donado—, Simmons sobrevivió sin corazón, manteniéndose viva gracias a este ingenioso aparato.

El plasma es principalmente agua en la que se disuelven proteínas, sales, nutrimentos y desechos

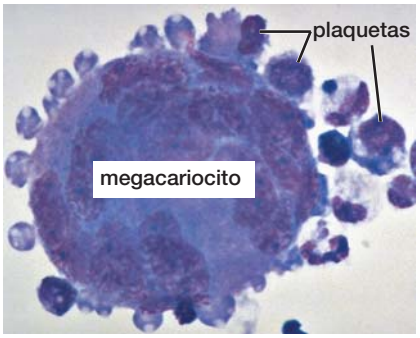
Aunque la conformación del plasma es casi 90% agua, este líquido transparente de color amarillo claro contiene más de 100 tipos de moléculas diferentes. El plasma transporta hormonas, proteínas, nutrimentos y desechos celulares, como el dióxido de carbono. Asimismo, contiene una variedad de iones; algunos mantienen el



(a) Eritrocitos (glóbulos rojos)



(b) Leucocitos (glóbulos blancos)



(c) Plaquetas formadoras de megacariocitos

▲ FIGURA 32-8 **Tipos de células sanguíneas** **(a)** Esta micrografía de electrones con colores falsos muestra con claridad la forma de disco bicóncavo de los glóbulos rojos. **(b)** Esta fotografía compuesta de glóbulos blancos teñidos muestra sus cinco tipos diferentes. **(c)** Las plaquetas son piezas de citoplasma envueltas en membranas; las que aquí se muestran se acumulan para formar un solo megacariocito.

PREGUNTA ¿Por qué la deficiencia de hierro en la dieta provoca anemia (muy pocos glóbulos rojos para proporcionar el oxígeno adecuado)?

Tabla 32-1 Componentes sanguíneos y sus funciones

Componentes del plasma (alrededor de 55% del volumen de la sangre)	**Funciones**
Agua	Disuelve otros componentes; da a la sangre su fluidez
Proteínas principales	
Albúmina	Mantiene la presión osmótica de la sangre; une y transporta algunas hormonas y ácidos grasos
Globulinas	Sirven como anticuerpos que combaten infecciones; unen y transportan algunas hormonas, iones y otras moléculas
Fibrinógeno	Crea la fibrina, que promueve la coagulación
Iones (sodio, potasio, calcio, magnesio, cloruro, bicarbonato, hidrógeno)	Mantienen el pH; permiten la actividad neuronal; permiten la contracción muscular; facilitan la actividad enzimática
Nutrimentos (azúcares simples, aminoácidos, lípidos, vitaminas, oxígeno)	Proporcionan los materiales para el metabolismo celular
Desechos (urea, dióxido de carbono, amoníaco)	Productos secundarios del metabolismo celular que son transportados en la sangre hacia los sitios de eliminación
Hormonas	Moléculas de señalización que son transportadas en la sangre a sus células meta
Componentes relacionados con las células (alrededor de 45% del volumen de la sangre)	**Funciones**
Eritrocitos (5,000,000 por mm^3)	Transportan oxígeno
Leucocitos (5,000 a 10,000 por mm^3)	Todos combaten infecciones y enfermedades
Neutrófilos	Fagocitan y destruyen a las bacterias
Eosinófilos	Matan a los parásitos
Basófilos	Producen inflamación
Linfocitos	Crean una respuesta inmunológica
Monocitos	Maduran en macrófagos, que fagocitan los desechos, las células y moléculas extrañas
Plaquetas (250,000 por mm^3)	Esenciales para la coagulación

pH de la sangre, mientras que otros son esenciales para el funcionamiento de las células nerviosas y musculares o enzimas.

Las proteínas del plasma son las moléculas disueltas más abundantes por peso. Las tres proteínas plasmáticas más comunes son albúmina, globulinas y fibrinógeno. La *albúmina* ayuda a mantener la presión osmótica de la sangre, evitando así que se esparza demasiado líquido del plasma a través de las paredes capilares. Algunas globulinas son anticuerpos que desempeñan una función importante en la respuesta inmunitaria (*véanse* las páginas 698 y 699). Otras globulinas contribuyen a la coagulación y unas más se unen entre sí y transportan sustancias importantes que no se disuelven en el plasma acuoso, incluidas ciertas hormonas, vitaminas y ácidos grasos. El fibrinógeno es importante en la coagulación sanguínea, proceso que se describe más adelante en este capítulo.

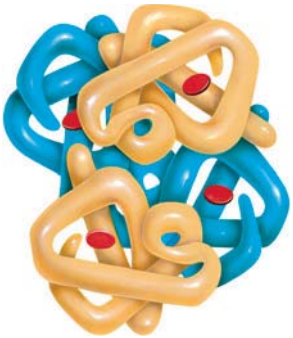
Los componentes sanguíneos basados en las células se forman en la médula ósea

La sangre contiene tres componentes basados en las células: glóbulos rojos, glóbulos blancos y plaquetas. Sólo los glóbulos blancos son células funcionales completas. Técnicamente, los glóbulos rojos maduros no son células porque no tienen núcleo; lo pierden durante su desarrollo. Las plaquetas de hecho son pequeños fragmentos de células. Los tres componentes se originan de las células madre sanguíneas que residen en la médula ósea. Las **células madre** son células no especializadas que se pueden dividir para producir células precursoras capaces de madurar en uno o más tipos de células especializadas.

Los glóbulos rojos transportan oxígeno de los pulmones a los tejidos

Alrededor de 99% de las células sanguíneas y casi 45% del total de volumen sanguíneo consta de glóbulos rojos que transportan oxígeno, también conocidos como **eritrocitos**. Un glóbulo rojo tiene la forma de una bolita de plastilina aplastada entre los dedos pulgar e índice (**FIGURA 32-8a**). Esta forma, resultante de la pérdida del núcleo celular durante su desarrollo, proporciona un área de superficie mayor que la que tendría una célula esférica con el mismo volumen; esto aumenta la habilidad del eritrocito de absorber y liberar oxígeno a través de su membrana plasmática.

El color rojo de los eritrocitos se debe a la proteína que contiene hierro: la **hemoglobina** (**FIGURA 32-9**; *véase* también la figura 3-20), la cual transporta casi todo el oxígeno que lleva la sangre. Cada molécula de hemoglobina puede unir y transportar cuatro moléculas de oxígeno, una en cada grupo hemo (los discos rojos en la figura 32-9). La hemoglobina adopta un color rojo cereza brillante al unirse con el oxígeno y un color rojo más oscuro al liberarlo, dando a la sangre desoxigenada un aspecto azuloso cuando se ve en las venas debajo de la piel. Es por ello que los diagramas por lo común representan los vasos que transportan sangre oxigenada de color rojo (todas las arterias, excepto las pulmonares) y los vasos que transportan sangre desoxigenada de color azul (todas las venas, excepto las pulmonares). La hemoglobina se une libremente al oxígeno, lo recoge en los capilares de los pulmones, donde la concentración de oxígeno es alta, y lo libera en otros tejidos del cuerpo donde la concentración de



▲ **FIGURA 32-9 Hemoglobina**

Estudio de caso continuación

Correr con el corazón

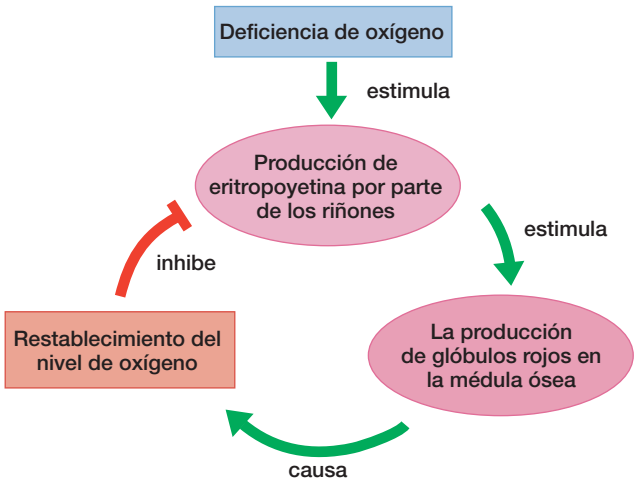
Los investigadores han demostrado que las víctimas de insuficiencia cardiaca a menudo tienen niveles elevados de eritropoyetina, con el grado de incremento de la hormona correlacionado con la gravedad de la falla cardiaca, ya que su cuerpo trata de compensar la falta de oxígeno que llega a los tejidos. La administración de eritropoyetina adicional a los pacientes con insuficiencia cardiaca puede mejorar su condición.

oxígeno es más baja. La función de la sangre en el intercambio de gases se analiza con mayor detalle en el capítulo 33.

Los eritrocitos tienen un promedio de vida de alrededor de cuatro meses. Cada segundo, más de dos millones de glóbulos rojos (100 mil millones al día) mueren y son reemplazados por otros nuevos de la médula ósea. Los macrófagos (literalmente, "grandes comedores") son glóbulos blancos almacenados en el bazo e hígado que fagocitan y descomponen los glóbulos rojos muertos. El hierro de los eritrocitos regresa a la médula ósea, donde se reutiliza en la síntesis de la hemoglobina para la creación de nuevos glóbulos rojos. Aunque este proceso de reciclaje es eficiente, se pierde algo de hierro durante el sangrado de una herida o de la menstruación (en las mujeres) y todos los días se excretan pequeñas cantidades en las heces. Por ello, la dieta debe contener hierro.

La retroalimentación negativa regula el número de glóbulos rojos

El número de glóbulos rojos en la sangre determina la cantidad de oxígeno que ésta puede transportar, y el conteo de glóbulos rojos se mantiene mediante un sistema de retroalimentación negativa que involucra a la hormona **eritropoyetina (EPO)**. Los riñones producen la eritropoyetina y ésta es liberada en la sangre como respuesta a la deficiencia de oxígeno (FIGURA 32-10). Esta falta de oxígeno puede ser causada por pérdida de sangre, producción insuficiente de hemoglobina, altitud elevada (donde hay menos oxígeno disponible) o enfermedades pulmonares e insuficiencia cardiaca, lo cual interfiere con el intercambio de gases en los pulmones. La eritropoyetina estimula la producción rápida de nuevos glóbulos rojos por parte de la médula ósea. Al restaurar el nivel de oxígeno, la producción de eritropoyetina disminuye y el índice de producción de glóbulos rojos vuelve a la normalidad.

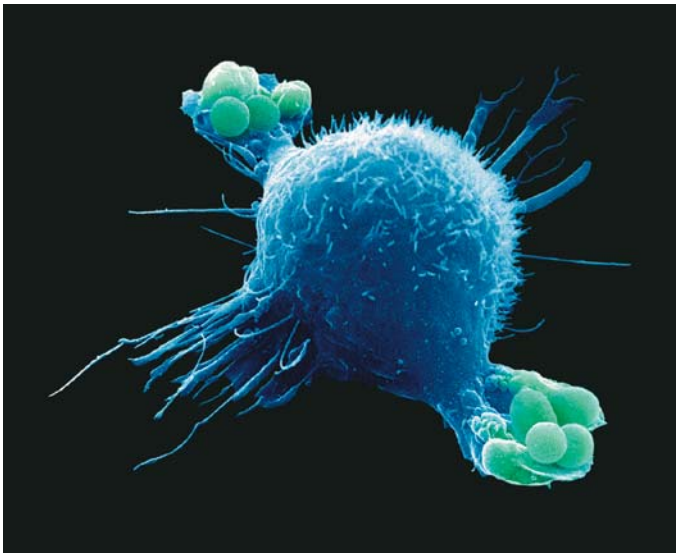


▲ **FIGURA 32-10 Regulación de los glóbulos rojos mediante la retroalimentación negativa**

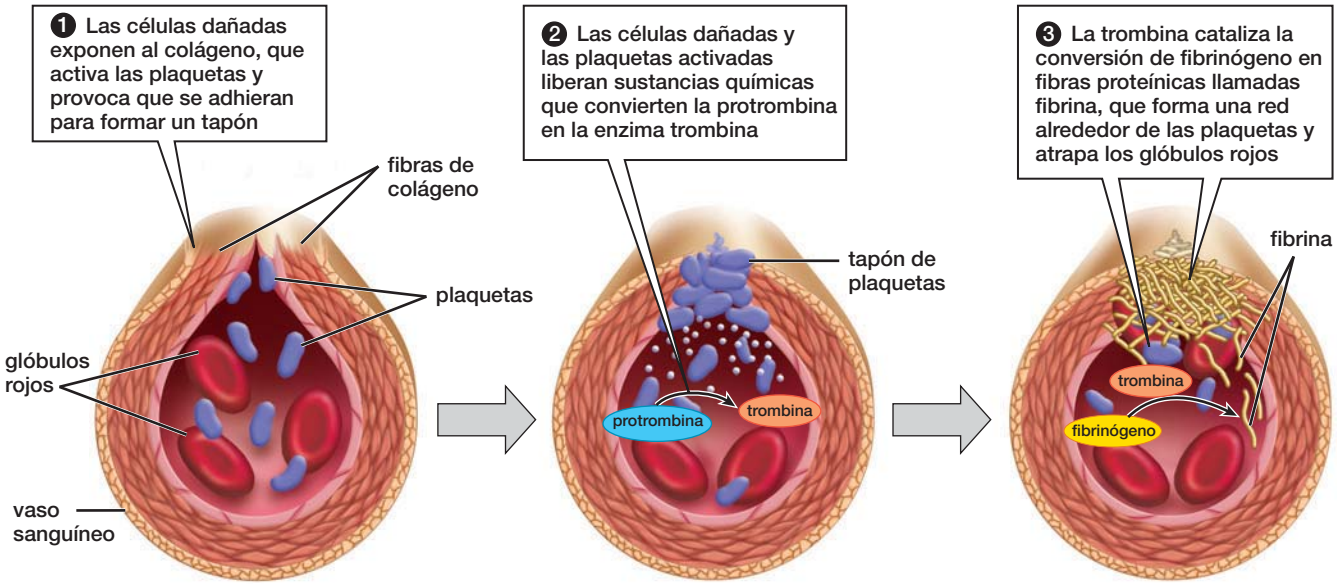
PREGUNTA Algunos atletas de resistencia hacen trampa inyectándose altas dosis de eritropoyetina. ¿De qué manera esto les da una ventaja competitiva?

Los glóbulos blancos defienden al cuerpo contra enfermedades

Existen cinco tipos de glóbulos blancos, también llamados **leucocitos**: neutrófilos, eosinófilos, basófilos, linfocitos y monocitos (FIGURA 32-8b; *véase* también la tabla 32-1). Su periodo de vida varía de unas horas a varios años, y juntos constituyen menos de 1% de la porción celular de la sangre. Los glóbulos blancos ayudan a proteger al cuerpo contra enfermedades. Por ejemplo, los monocitos entran a los tejidos y se transforman en macrófagos. En las heridas, fagocitan bacterias (FIGURA 32-11) y desechos celulares.



▲ **FIGURA 32-11 Un glóbulo blanco ataca a una bacteria** En esta micrografía SEM con colores falsos, la célula azul grande (un macrófago) formó extensiones de su citoplasma que fagocitan a la bacteria intestinal *Escherichia coli* (pequeñas estructuras verdes). Algunas formas de esta bacteria intestinal pueden provocar enfermedades si entran en el flujo sanguíneo.


❶ Las células dañadas exponen al colágeno, que activa las plaquetas y provoca que se adhieran para formar un tapón
fibras de colágeno
plaquetas
glóbulos rojos
vaso sanguíneo
❷ Las células dañadas y las plaquetas activadas liberan sustancias químicas que convierten la protrombina en la enzima trombina
tapón de plaquetas
protrombina
trombina
❸ La trombina cataliza la conversión de fibrinógeno en fibras proteínicas llamadas fibrina, que forma una red alrededor de las plaquetas y atrapa los glóbulos rojos
fibrina
trombina
fibrinógeno

▲ **FIGURA 32-12 Coagulación sanguínea** El tejido lesionado y las plaquetas que se adhieren causan una serie de reacciones bioquímicas entre las proteínas sanguíneas que dan lugar a la formación de coágulos. Aquí se muestra una secuencia simplificada.

Como se mencionó antes, los macrófagos en el bazo e hígado destruyen los glóbulos rojos muertos.

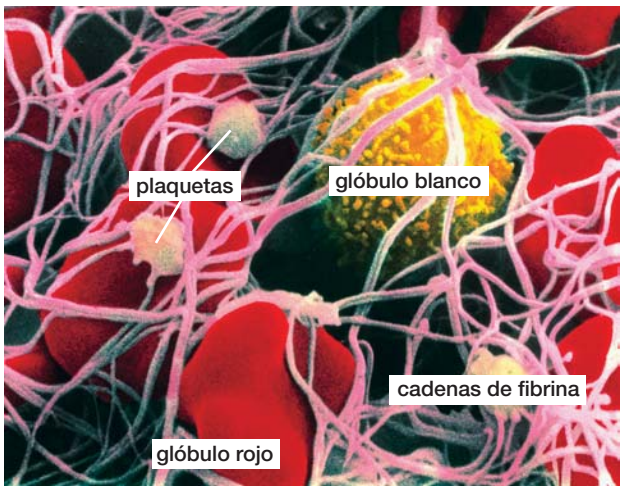
Las plaquetas son fragmentos celulares que ayudan en la coagulación sanguínea

Las **plaquetas** son partes de células grandes llamadas **megacariocitos** que permanecen en la médula ósea, donde desprenden trozos de citoplasma cubiertos por una membrana para formar plaquetas (FIGURA 32-8c). Las plaquetas entran en la sangre donde desempeñan una función esencial en la coagulación y sobreviven aproximadamente 10 días.

La coagulación tapa los vasos sanguíneos dañados

La **coagulación sanguínea** es un proceso complejo que protege a los animales de la pérdida de cantidades excesivas de sangre, no sólo debido a algún traumatismo, sino por el desgaste menor que ocurre con las actividades normales. La coagulación inicia cuando la sangre entra en contacto con el tejido lesionado; por ejemplo, una ruptura en la pared de un vaso sanguíneo. La ruptura expone la proteína de colágeno que permite la adhesión de las plaquetas, formando un *tapón plaquetario* que bloquea de manera parcial la abertura (FIGURA 32-12 ❶). Las plaquetas que se adhieren y las células que se rompen liberan una variedad de sustancias, lo que da inicio a complejas secuencias de reacciones entre las proteínas plasmáticas circulantes. Un resultado importante de estas reacciones es la producción de la enzima **trombina** a partir de su forma inactiva: la protrombina (FIGURA 32-12 ❷). La trombina cataliza la conversión de la proteína soluble en el plasma **fibrinógeno** en cadenas insolubles de una proteína llamada **fibrina**. Las cadenas de fibrina se adhieren entre sí formando una red fibrosa alrededor de las plaquetas agregadas (FIGURA 32-12 ❸).

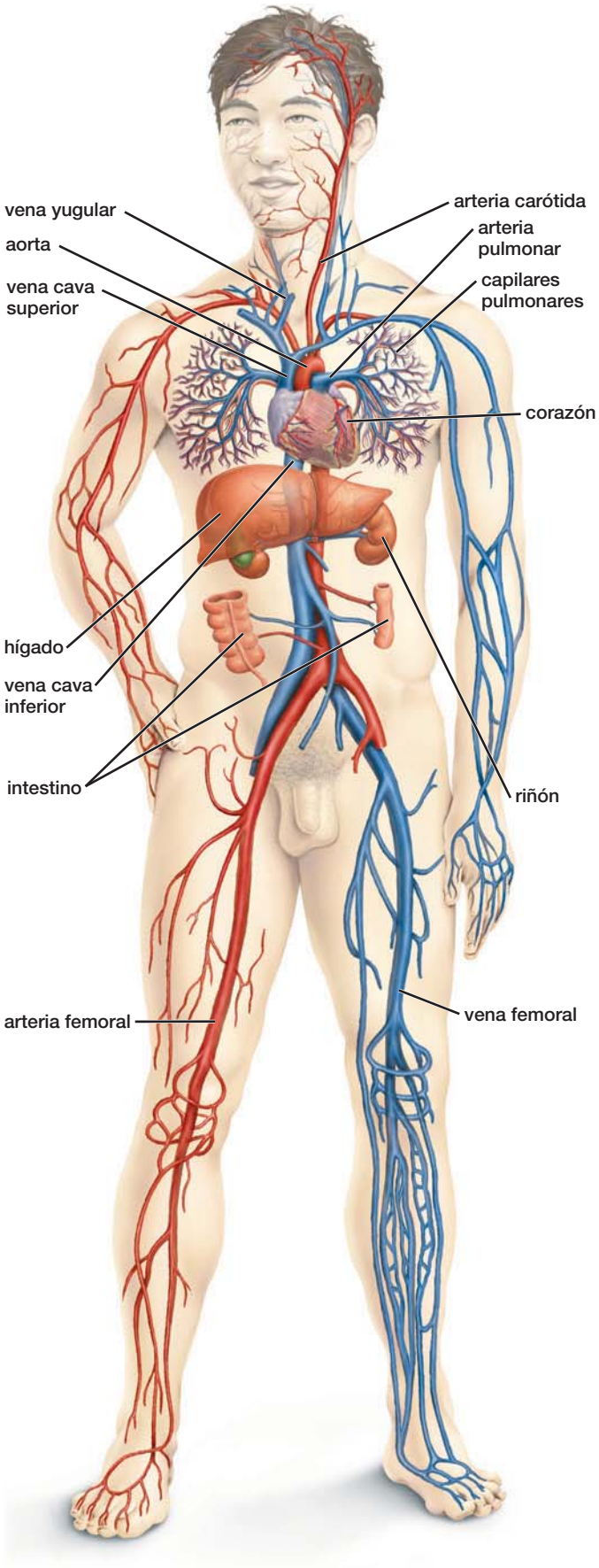
Esta red de proteínas atrapa los glóbulos (sobre todo los eritrocitos) y más plaquetas (FIGURA 32-13), lo que aumenta la densidad del coágulo. Las plaquetas que se adhieren a la masa fibrosa envían proyecciones pegajosas que se sujetan entre sí. Luego, las plaquetas se contraen y se estira más la red de fibrina, lo que obliga la salida del líquido. Este proceso genera un coágulo más resistente y denso (en la piel se conoce como *cicatriz*) y también comprime la herida al acercar más las superficies dañadas y estimular así que la lesión sane.



▲ **FIGURA 32-13 Un coágulo** En esta micrografía SEM con colores falsos, las proteínas de fibrina con forma de hebras producen una masa pegajosa y enmarañada que atrapa los glóbulos y, con el tiempo, forma un coágulo.

32.4 ¿CUÁLES SON LOS TIPOS Y FUNCIONES DE LOS VASOS SANGUÍNEOS?

La sangre circula por todo el cuerpo dentro de una red de conductos o vasos sanguíneos; algunos de los vasos sanguíneos principales del sistema circulatorio humano se encuentran ilustrados en la FIGURA 32-14. La sangre que sale del corazón viaja de las arterias a las arteriolas y los capilares, luego llega a las vénulas y, por último, a las venas, que la regresan al corazón. A excepción de los capilares, los vasos sanguíneos tienen una estructura fundamentalmente similar, con tres capas celulares. Los vasos sanguíneos están recubiertos con células endoteliales (un tipo de célula epitelial; *véanse*



◀ **FIGURA 32-14 El sistema circulatorio humano** La mayor parte de las arterias (lado izquierdo de la figura) transportan sangre oxigenada del corazón, y la mayor parte de las venas (lado derecho de la figura) conducen sangre desoxigenada al corazón. Las arterias pulmonares (que transportan sangre desoxigenada) y las venas pulmonares (que llevan sangre oxigenada) son las únicas excepciones. Todos los órganos reciben sangre de las arterias, la regresan a través de las venas y se nutren mediante capilares microscópicos. Los capilares pulmonares aparecen mucho más grandes de lo que son en realidad.

las páginas 608 a 610), pero las paredes capilares consisten de una sola capa de células endoteliales. Los vasos más grandes, incluidas arterias, arteriolas, venas y vénulas, tienen dos capas de células adicionales; la segunda capa está conformada de células de músculos lisos y la capa más exterior es tejido conectivo. La **FIGURA 32-15** muestra la estructura de estos vasos.

¿Qué sucede cuando los vasos sanguíneos se rompen, se adelgazan debido a depósitos de colesterol o quedan bloqueados por coágulos, impidiendo el paso del *río de vida*? En "Guardián de la salud: ¿Cómo reparar corazones enfermos?, páginas 632 y 633, se analizan estas preguntas.

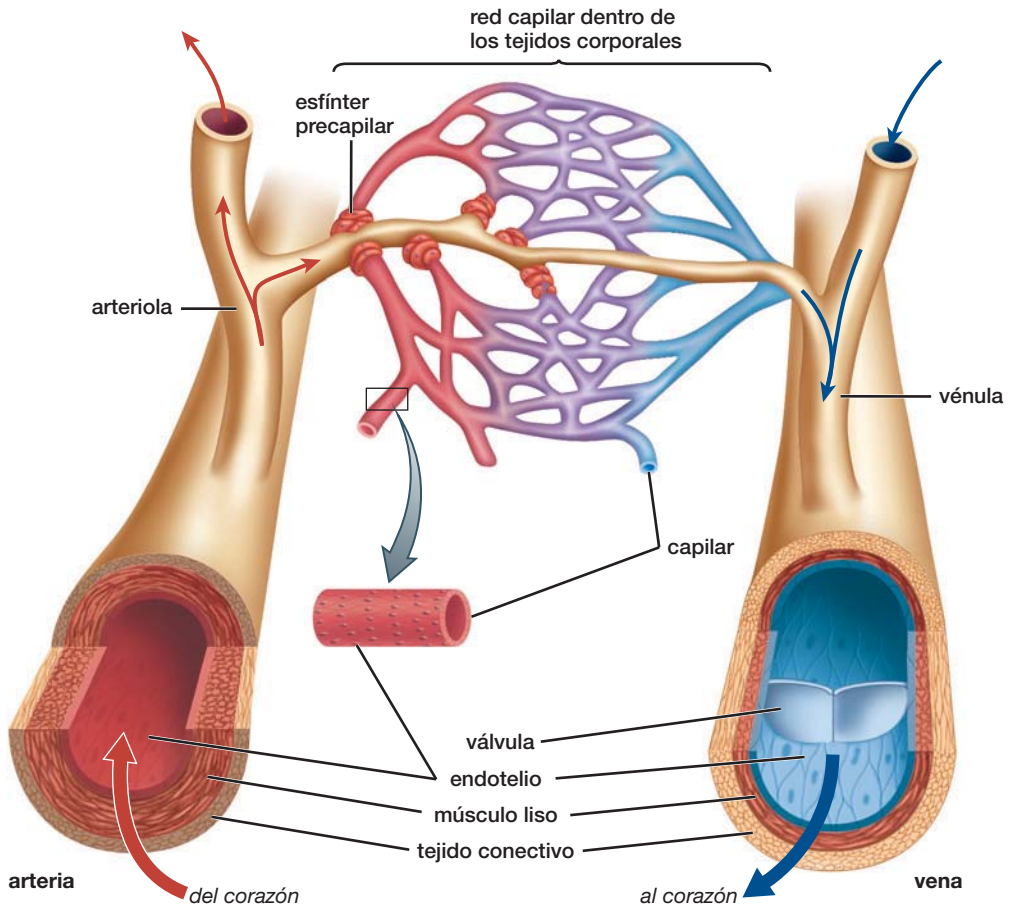
Las arterias y arteriolas transportan la sangre fuera del corazón

Las arterias transportan la sangre fuera del corazón. Las paredes de estos vasos son más gruesas y mucho más elásticas que las de las venas (*véase* la figura 32-15). Las arterias se expanden ligeramente con cada oleada de sangre de los ventrículos, como globos con paredes gruesas. Mientras sus paredes elásticas regresan a su forma original entre cada latido, las arterias ayudan a bombear la sangre y la mantienen fluyendo de manera continua hacia los vasos más pequeños. Las arterias se ramifican en vasos de un diámetro menor llamados **arteriolas**, que desempeñan una función importante al determinar de qué manera se distribuye la sangre en el organismo, como se describe más adelante.

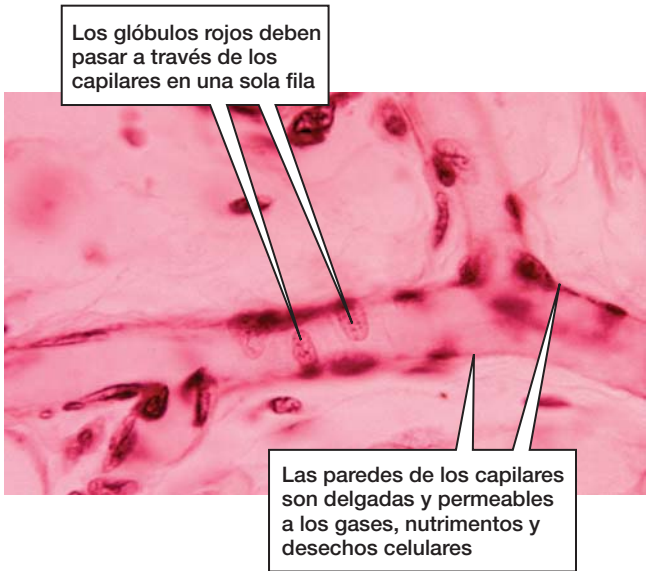
Los capilares permiten el intercambio de nutrimentos y desechos

Las arteriolas transportan la sangre en elaboradas redes de **capilares** diminutos (*véase* la figura 32-15, centro), que son vasos delgados y microscópicos. Una función importante del sistema circulatorio es permitir que las células corporales individuales intercambien nutrimentos y desechos con la sangre mediante la difusión, y los capilares son los únicos vasos en los que puede ocurrir este intercambio. Son tan angostos, que los glóbulos rojos deben pasar por ellos en una sola fila (**FIGURA 32-16**); también son tan numerosos, que la mayoría de las células corporales no miden más de 100 micrómetros de un capilar (poco menos que el grosor de cuatro páginas de este libro), lo cual es suficiente para que la difusión funcione con eficacia. El suministro a los billones de células en el cuerpo requiere de casi 80,500 kilómetros de capilares; esto sería suficiente para rodear el planeta dos veces. La presión arterial y la velocidad de flujo bajan conforme la sangre pasa por esta estrecha y larga red capilar, dando más tiempo para que ocurra la difusión.

Con paredes del grosor de una célula endotelial, los capilares se adaptan muy bien a su función de intercambiar materiales entre la sangre y el líquido que baña a las células corporales. Esta presión relativamente alta dentro de los capilares que se ramifican en forma directa desde las arteriolas provoca una fuga continua del líquido plasmático de la sangre a los espacios que rodean



▲ **FIGURA 32-15 Estructuras e interconexiones de los vasos sanguíneos** Las arterias y arteriolas tienen más músculo que las venas y vénulas. La sangre oxigenada pasa de las arterias a las arteriolas y a los capilares. Los capilares, que tienen paredes del grosor de una sola célula, vacían la sangre desoxigenada en las vénulas, que la vacían en las venas. Los esfínteres precapilares regulan el movimiento de la sangre de las arteriolas a los capilares.


Los glóbulos rojos deben pasar a través de los capilares en una sola fila
Las paredes de los capilares son delgadas y permeables a los gases, nutrimentos y desechos celulares

▲ **FIGURA 32-16 Los glóbulos rojos viajan en una sola fila a través de un capilar**

PREGUNTA ¿Por qué el oxígeno sale de los capilares en los tejidos corporales, mientras el dióxido de carbono entra en ellos (en lugar de que fuera al contrario)?

los capilares. La sustancia resultante, llamada **líquido extracelular**, que se parece al plasma pero sin sus grandes proteínas. Se conforma sobre todo de agua que contiene nutrimentos disueltos, hormonas, gases, desechos celulares y glóbulos blancos. Este medio actúa como un intermediario entre las células corporales y la sangre de los capilares, ya que provee a las células de nutrimentos y recibe sus desechos y otras secreciones.

Las sustancias toman diversas rutas a través de las delgadas paredes capilares. Los gases, el agua, las hormonas lipídicas y los ácidos grasos pueden dispersarse directamente a través de las membranas celulares endoteliales. Los nutrimentos pequeños solubles en agua, como sales, glucosa y aminoácidos, entran en el fluido extracelular por los diminutos espacios entre las células capilares adyacentes. Los glóbulos blancos también pueden fluir de manera continua a través de estas grietas. Las membranas de las células endoteliales transportan algunas proteínas en vesículas. Como resultado de la acción de filtrado de las paredes capilares, la composición del líquido extracelular difiere de la de la sangre. Aunque las concentraciones de iones y glucosa son muy semejantes, el líquido extracelular carece de glóbulos rojos y plaquetas y tiene una cantidad sustancialmente menor de proteínas que el plasma sanguíneo.

La presión dentro de los capilares disminuye mientras la sangre viaja hacia las vénulas, y la alta presión osmótica de la sangre que permanece en el interior de los capilares (debido en gran medida a la presencia de albúmina) hace que el agua regrese a los vasos

Guardián de la salud

¿Cómo reparar corazones enfermos?

La enfermedad cardiovascular (ECV; trastornos del corazón y los vasos sanguíneos) es la causa principal de muerte en Estados Unidos. De acuerdo con la American Heart Association (Asociación Estadounidense del Corazón), los ECV acaban con casi 900 mil vidas cada año, cifra que no resulta sorprendente. El corazón debe contraerse con vigor más de 2.5 mil millones de veces durante una vida promedio sin detenerse a descansar ni una sola vez para que la sangre pase por una prolongada red de vasos. Como estos vasos se pueden contraer, debilitar o bloquear, el sistema cardiovascular es un candidato para el funcionamiento deficiente.

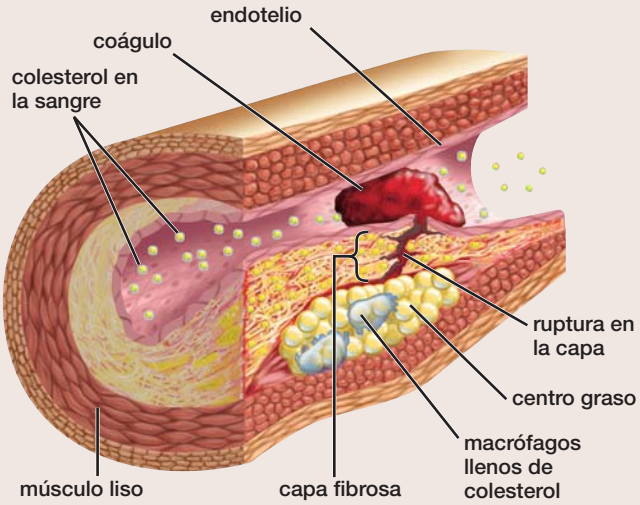
La aterosclerosis obstruye las arterias

La **aterosclerosis** (del griego *athero*, que significa "engrudo" o "pegamento"; y *scleros*, que quiere decir "duro") es la causa de depósitos, conocidos como **placas**, dentro de las paredes arteriales. Estos depósitos hacen que dichas paredes se engrosen y pierdan su elasticidad. Suelen formarse en las personas con niveles altos de colesterol "malo" (LDL) y niveles bajos de colesterol "bueno" (HDL). ¿Cuál es la diferencia entre los dos?

El colesterol se transporta a través del flujo sanguíneo en paquetes llamados *lipoproteínas*, que están conformados de colesterol rodeado por una cubierta de proteínas y fosfolípidos que lo hacen soluble en el plasma acuoso. Aunque las moléculas de colesterol son iguales en ambos paquetes, las lipoproteínas de baja densidad (LDL) tienen menos proteínas totales en sus cubiertas que las lipoproteínas de alta densidad (HDL), y los tipos predominantes de proteína difieren entre LDL y HDL. Las LDL transportan el colesterol del hígado a las células del cuerpo, incluidas las células de las paredes arteriales, donde éste puede contribuir a la formación de placas. Las HDL transportan el colesterol al hígado; de esta manera lo eliminan del flujo sanguíneo y reducen los niveles de colesterol total en la sangre.

Es probable que la formación de placas se inicie por un daño menor al recubrimiento endotelial en la arteria. El endotelio dañado atrae glóbulos blancos, que se abren camino por debajo de éste e ingieren grandes cantidades de colesterol LDL y otros lípidos (**FIGURA E32-1**). Los cuerpos distendidos de estos macrófagos contribuyen a un centro graso de placa en crecimiento. Mientras tanto, las células del músculo liso que se encuentran debajo del endotelio migran hacia el centro, absorben más grasa y colesterol, y se adhieren a la placa. Asimismo, producen proteínas que forman una capa fibrosa que cubre el centro graso.

Conforme la placa crece, su capa fibrosa puede romperse exponiendo los factores promotores de la coagulación dentro de la placa. Entonces se forma un coágulo, el cual obstruye aún más la arteria. Dicho coágulo puede bloquear por completo la arteria (*véase* la figura E32-1) o desplazarse y ser transportado en la sangre hasta bloquear una parte más angosta de la arteria. Los coágulos en las arterias son responsables de las consecuencias más graves de la aterosclerosis: ataques cardiacos y accidentes cerebrovasculares.



▲ **FIGURA E32-1 Una placa que bloquea una arteria**
Compara esta arteria con la mostrada en la figura 32-15. Los depósitos amarillos en el interior de la arteria forman una placa. Si la capa fibrosa se rompe (como aquí se ilustra), se forma un coágulo que obstruye la arteria.

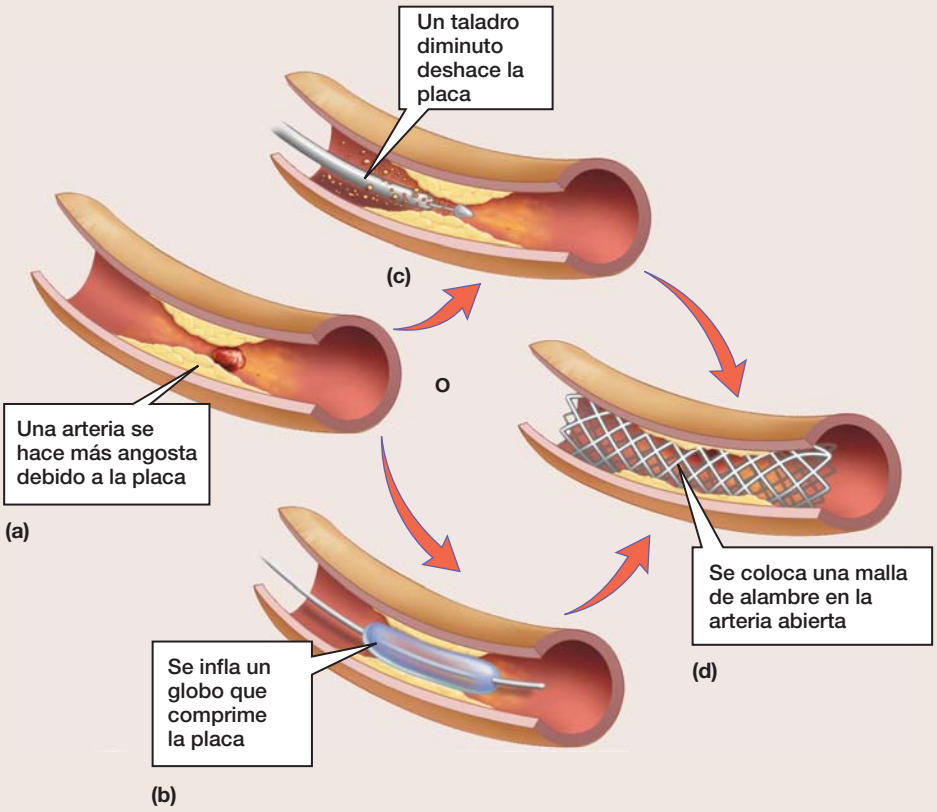
Un **ataque cardiaco** —que puede ocurrir si se bloquea una arteria de las que abastecen el músculo cardiaco— es la muerte de las células del músculo cardiaco debido a una falta de oxígeno al interrumpirse el suministro de sangre. Aunque los ataques cardiacos son la causa principal de muertes por aterosclerosis, esta enfermedad hace que se formen placas y coágulos en las arterias de todo el cuerpo.

Un **accidente cerebrovascular**, en ocasiones llamado "apoplejía" o "embolia", es la muerte de las células cerebrales debido a la falta de oxígeno al interrumpirse el suministro de sangre. Según el grado y la ubicación del daño cerebral, los accidentes cerebrovasculares pueden provocar gran variedad de problemas neurológicos, incluida la parálisis parcial; problemas de memoria, comunicación o aprendizaje, y cambios en los estados de ánimo o de personalidad.

Si se presenta un ataque cardiaco o accidente cerebrovascular, un tratamiento oportuno puede reducir al mínimo el daño y aumentar de manera significativa las probabilidades de que la víctima sobreviva. Los coágulos en las arterias coronarias (del corazón) o en el cerebro pueden disolverse inyectando una proteína "destructora de coágulos" que los elimina. Este tratamiento funciona mejor si se administra pocas horas después de que ocurre el ataque.

Tratamiento de la aterosclerosis

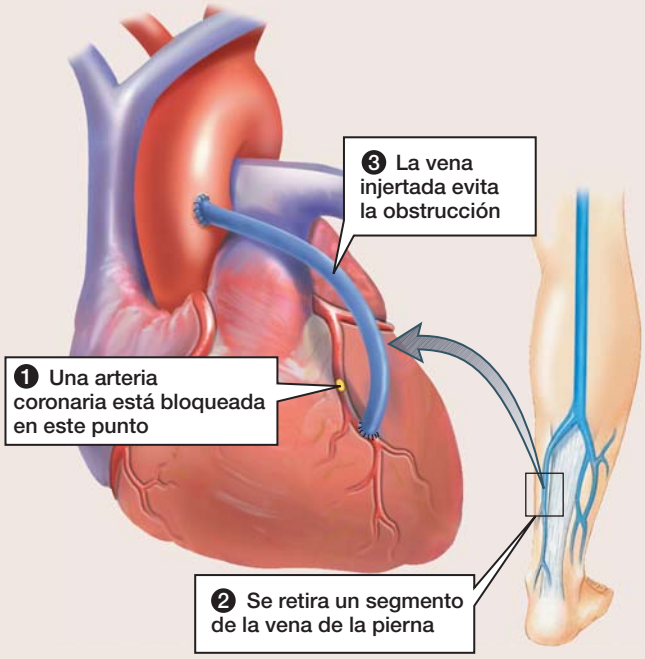
La presión arterial alta, el tabaquismo, la obesidad, la diabetes, la falta de ejercicio, la predisposición genética y los niveles altos de colesterol LDL en la sangre promueven la aterosclerosis. El tratamiento tradicional contra la aterosclerosis incluye cambios en la dieta y el estilo de vida;


Un taladro diminuto deshace la placa
(c)
o
Una arteria se hace más angosta debido a la placa
(a)
Se coloca una malla de alambre en la arteria abierta
(d)
Se infla un globo que comprime la placa
(b)

▲ **FIGURA E32-2 La angioplastia desbloquea las arterias** **(a)** Una arteria más angosta. **(b)** Se puede abrir la arteria inflando un globo diminuto en su interior o **(c)** se taladra la placa para deshacerla. **(d)** Después de la angioplastia, a menudo se inserta una malla de alambre para mantener la abertura.

pero si esto falla, es posible la prescripción de medicamentos que reducen el colesterol. Si una persona tuvo un ataque cardiaco o sufre de **angina de pecho**, que es dolor en el pecho provocado por el flujo insuficiente de sangre hacia el corazón, puede ser candidato a cirugía para ensanchar o colocar una derivación en la arteria obstruida.

El término angioplastia se refiere a las técnicas que ensanchan las arterias coronarias obstruidas (FIGURA E32-2a). Para realizar una angioplastia, un médico inserta una cánula flexible en una arteria de la parte superior de la pierna o el brazo y la guía hasta la arteria bloqueada. La cánula puede tener un pequeño globo en la punta, mismo que luego se infla y comprime la placa (FIGURA E32-2b); o puede contar con diminutas cuchillas giratorias o una broca de taladro recubierta de diamante de alta velocidad (FIGURA E32-2c), que corta la placa en piezas microscópicas eliminadas en la sangre. Una vez que los médicos retiran la placa, a menudo insertan en la arteria un dispositivo tubular de malla de alambre, llamado *stent* (endoprótesis vascular), para ayudar a mantenerla abierta (FIGURA E32-2d). En casos más graves, se puede realizar una cirugía de derivación coronaria. En esta operación se colocan puentes en las arterias coronarias con segmentos de vena, tomados normalmente de la pierna del paciente (FIGURA E32-3) o segmentos de arteria del antebrazo del paciente.

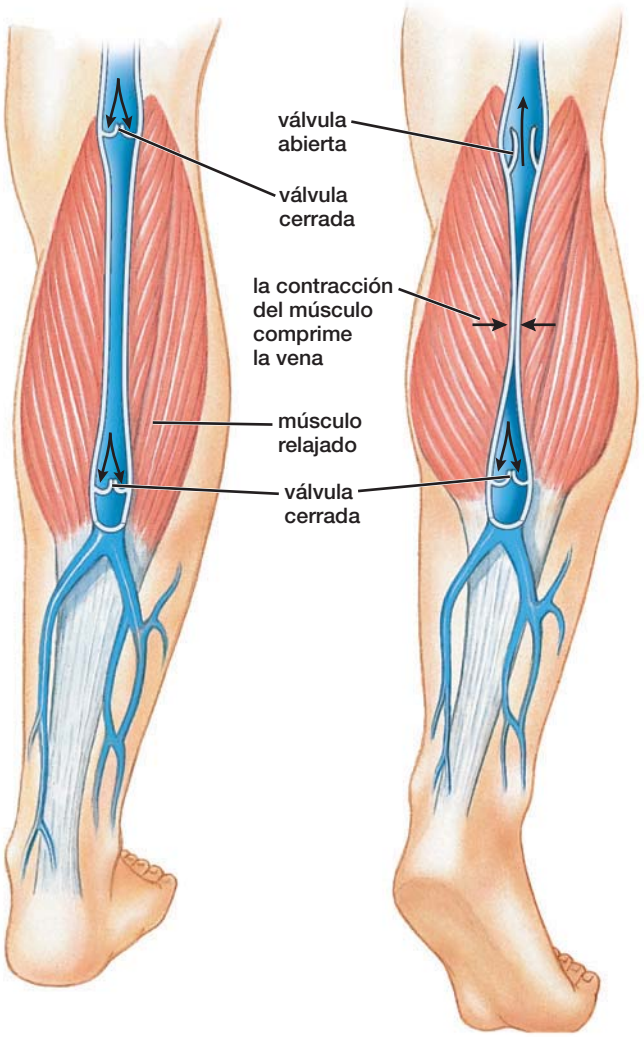

❸ La vena injertada evita la obstrucción
❶ Una arteria coronaria está bloqueada en este punto
❷ Se retira un segmento de la vena de la pierna

▲ **FIGURA E32-3 Cirugía de derivación coronaria**

por ósmosis mientras la sangre se acerca al extremo venoso de los capilares. Conforme el agua entra en los capilares y diluye la sangre, las sustancias disueltas en el líquido extracelular suelen difundirse de nuevo en los capilares. Por tanto, gran parte del líquido extracelular (alrededor de 85%) es restablecido al torrente sanguíneo a través de las paredes de los capilares del lado venoso de la red capilar. Como se verá más adelante en este capítulo, el sistema linfático regresa el resto del líquido a la sangre (*véase* la figura 32-18).

Las venas y vénulas transportan la sangre de regreso al corazón

Después de recoger dióxido de carbono y otros desechos de las células, la sangre de los capilares se drena en vasos más grandes llamados **vénulas**, que se vacían en venas aún mayores (*véase* la figura 32-15, derecha). Las venas proporcionan una ruta de baja resistencia que conduce la sangre de regreso al corazón. Las paredes de las venas son más delgadas, menos musculares y más expandibles que las de las arterias. Cuando las venas se comprimen, las válvulas en un sentido mantienen el flujo sanguíneo hacia el corazón (FIGURA 32-17).



▲ **FIGURA 32-17 Las válvulas dirigen el flujo sanguíneo en las venas** Las venas y vénulas tienen válvulas en un solo sentido que mantienen el flujo sanguíneo en la dirección correcta. Cuando los músculos cercanos comprimen la vena, estas válvulas permiten que la sangre fluya hacia el corazón, pero se cierran para evitar el flujo invertido.

Aunque la presión arterial en las venas es baja, los cambios de presión provocados por la inhalación y la exhalación, así como por las contracciones del músculo esquelético durante el ejercicio, ayudan a que la sangre regrese al corazón al comprimir las venas y hacer pasar la sangre por ellas. El hecho de estar sentado o de pie durante mucho tiempo puede provocar que los tobillos se hinchen, ya que la ausencia de contracciones musculares que comprimen las venas hace que la sangre venosa tienda a acumularse en la parte inferior de las piernas. Esto aumenta la presión arterial en los capilares de las piernas, que entonces absorben menos líquido extracelular. El hecho de estar sentado o de pie durante largos periodos, contribuye por lo regular a la formación de venas varicosas en la parte baja de las piernas. En esta condición, las venas que se encuentran justo debajo de la piel se hinchan en forma permanente porque sus válvulas están estiradas y debilitadas.

Si la presión arterial debe bajar (después de una hemorragia importante), las venas pueden ayudar a restablecerla. En esos casos, el sistema nervioso simpático (que prepara el cuerpo para una acción de emergencia) estimula de forma automática la contracción de los músculos lisos en las paredes de las venas. Esto reduce el volumen interno de las venas y sube la presión arterial, acelerando el regreso de la sangre al corazón.

Las arteriolas controlan la distribución del flujo sanguíneo

Las arteriolas transportan la sangre a los capilares. Sus paredes musculares se ven afectadas por los nervios, hormonas y sustancias químicas que producen los tejidos cercanos. Por tanto, las arteriolas se contraen y relajan en respuesta a las necesidades de los tejidos y órganos que abastecen. En una novela de suspenso es común leer: "Su rostro palideció al ver el piso teñido de sangre". En efecto, la piel palidece cuando las arteriolas que abastecen de sangre a los capilares de la piel se contraen debido a que el sistema nervioso estimula el músculo liso en las paredes de las arteriolas. Esta contracción eleva la presión arterial en general, pero la constricción selectiva también redirige la sangre al corazón y a los músculos, donde quizá se necesite para una acción vigorosa, y la aleja de la piel, donde es menos importante.

En un clima extremadamente frío, los dedos de manos y pies pueden dañarse por congelación al contraerse las arteriolas que abastecen de sangre a las extremidades. La sangre se desvía a los órganos vitales, como el corazón y el cerebro, que no pueden funcionar de manera apropiada si baja la temperatura. Al reducir el flujo sanguíneo a las extremidades que irradian calor, el cuerpo conserva su propio calor. En contraste, en un día caluroso de verano te sonrojas porque las arteriolas de la piel se expanden y llevan más sangre a los capilares dérmicos. Esto permite que el cuerpo disipe el calor excesivo al aire del exterior y ayuda a conservar una temperatura interna relativamente constante.

El flujo sanguíneo en los capilares es regulado aún más por anillos diminutos del músculo liso llamados **esfínteres precapilares**, que rodean las uniones entre las arteriolas y los capilares (*véase* la figura 32-15). Éstos se abren y cierran en respuesta a los cambios químicos locales que indican las necesidades de los tejidos cercanos. Por ejemplo, la acumulación de dióxido de carbono, ácido láctico u otros desechos celulares indica que se requiere de mayor flujo sanguíneo en los tejidos. Estas señales hacen que los esfínteres

¿Te has preguntado…

cómo es que el corazón de una jirafa puede bombear la sangre hasta su cerebro?

Las patas largas y el cuello de ocho pies (2.5 metros) de una jirafa permiten que este sorprendente animal busque alimento en lo alto de los árboles, pero estas adaptaciones representan grandes exigencias para su sistema circulatorio. El corazón de una jirafa puede cubrir estas exigencias porque pesa alrededor de 9 kilos y mide aproximadamente 60 centímetros de alto. Si la jirafa pesara lo mismo que una persona promedio, su corazón sería dos veces más grande que el de la persona. La frecuencia cardiaca de la jirafa (alrededor de 170 latidos por minuto) y su presión arterial (cerca de 280/140 mm Hg) también son casi del doble de los de una persona. Estas adaptaciones ayudan a que la sangre haga el largo viaje hacia arriba hasta el cerebro de la jirafa.

precapilares y los músculos en las paredes de las arteriolas cercanas se relajen y permitan que fluya más sangre por los capilares.

32.5 ¿CÓMO TRABAJA EL SISTEMA LINFÁTICO CON EL SISTEMA CIRCULATORIO?

El **sistema linfático** incluye algunos órganos y un extenso sistema de vasos linfáticos que llegan al sistema circulatorio (FIGURA 32-18). Este sistema de órganos sirve para:

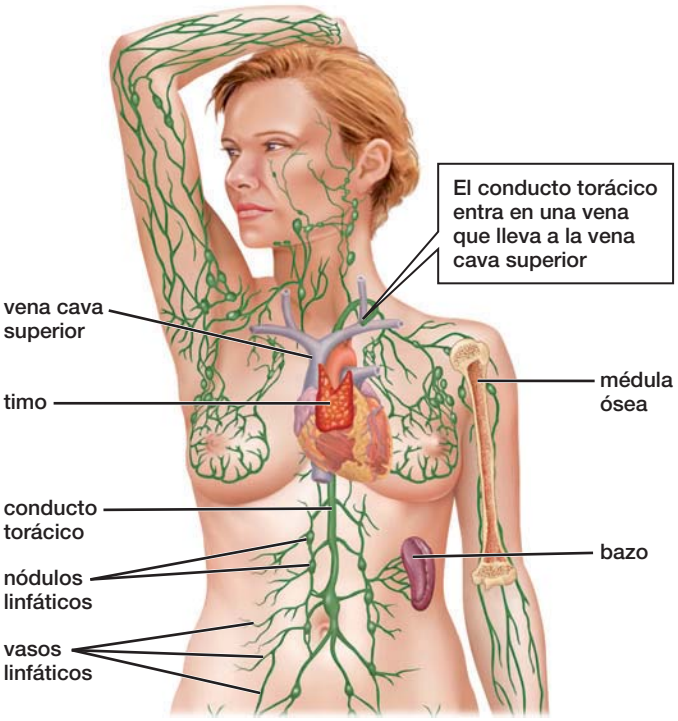
- Regresar el exceso de líquido extracelular al torrente sanguíneo.
- Transportar las grasas del intestino delgado al torrente sanguíneo.
- Eliminar las células sanguíneas envejecidas y otros desechos de la sangre.
- Defender el cuerpo al exponer bacterias y virus a los glóbulos blancos.

En las secciones siguientes se enfatizan las primeras tres funciones, en las cuales el sistema linfático trabaja en forma estrecha con el sistema circulatorio. En el capítulo 36 se estudia la función del sistema linfático en la defensa del organismo.

Los vasos linfáticos se parecen a los capilares y a las venas del sistema circulatorio

Los vasos linfáticos más pequeños, llamados *capilares linfáticos*, se parecen a los capilares sanguíneos en el aspecto de que se ramifican en forma extensa por todo el cuerpo y el grosor de sus paredes es de apenas el de una célula. Sin embargo, los capilares linfáticos son mucho más permeables que los capilares sanguíneos y no se encuentran en los huesos ni en el sistema nervioso central.

A diferencia de los capilares sanguíneos, que forman una red continua interconectada, los capilares linfáticos "terminan de manera intempestiva" en el líquido extracelular que rodea a las células del cuerpo (FIGURA 32-19). De los capilares linfáticos, la linfa se canaliza hacia vasos linfáticos cada vez más grandes, que se parecen a las venas del sistema circulatorio en que ambos tienen paredes similares y poseen válvulas de un sentido que controlan la dirección del movimiento del líquido (FIGURA 32-20). Conforme se llenan los vasos linfáticos más grandes, su estiramiento estimula las contracciones de los músculos lisos en sus paredes, bombeando la linfa hacia vasos más grandes. Al igual que en las venas, los cambios en la presión interna provocados



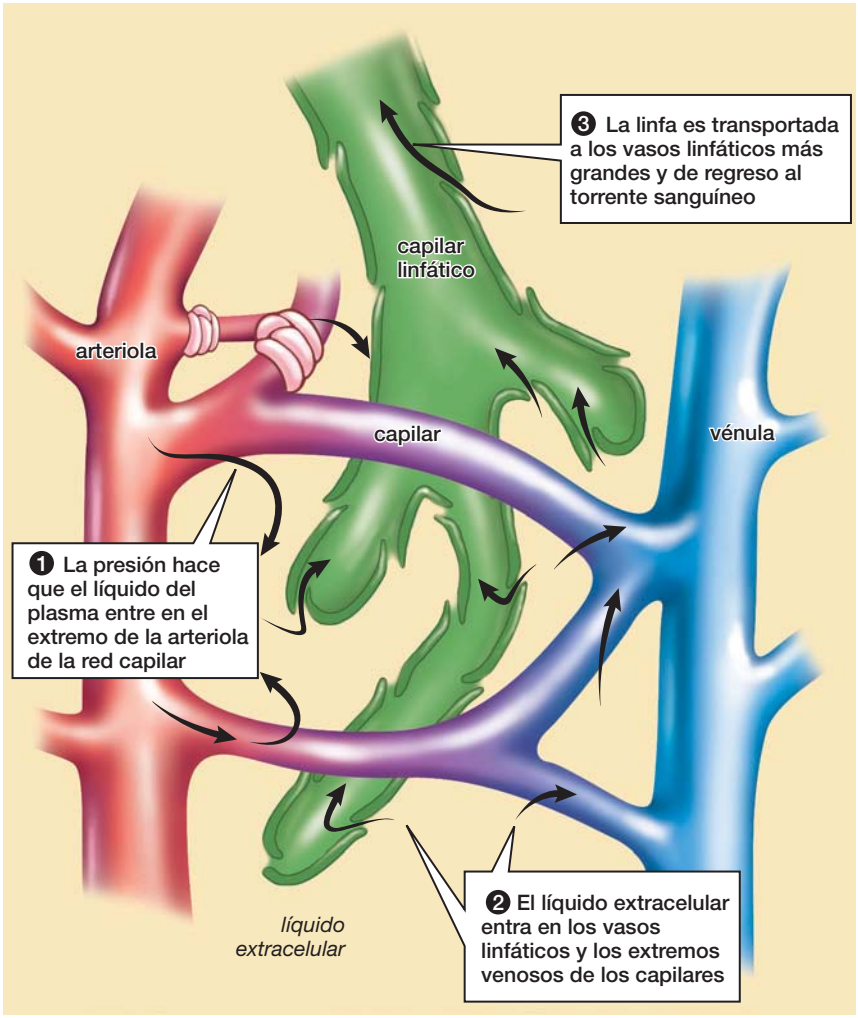
▲ **FIGURA 32-18 El sistema linfático humano** La ilustración muestra los vasos linfáticos, nódulos linfáticos y dos órganos linfáticos: el timo y el bazo. La linfa regresa al sistema circulatorio a través del conducto torácico.

por la respiración y la contracción de los músculos esqueléticos cercanos durante el ejercicio provocan un mayor impulso del flujo linfático a través de los vasos linfáticos.

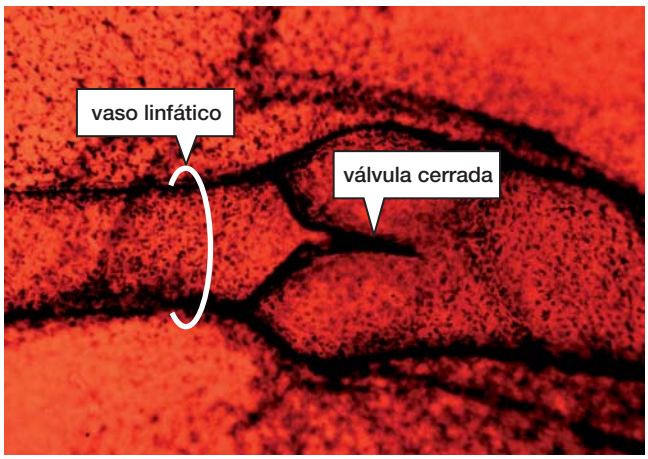
El sistema linfático regresa el líquido extracelular a la sangre

Como se describió antes, las sustancias disueltas se intercambian entre los capilares y las células del cuerpo a través del líquido extracelular. Este líquido se filtra a presión, fuera del plasma sanguíneo, por medio de las paredes capilares. En una persona promedio, a diario se filtran de los capilares sanguíneos de tres a cuatro litros más de líquido extracelular de lo que se reabsorbe. Una función del sistema linfático consiste en regresar a la sangre este exceso de líquido y sus moléculas disueltas.

Conforme el líquido extracelular se acumula alrededor de las células, la presión cada vez más alta lo hace pasar a través de aberturas tipo alerones entre las células de las paredes de los capilares linfáticos. Como las puertas de un sentido, estas válvulas permiten la entrada de sustancias, mas no su salida. El sistema linfático transporta este líquido —que después de que entra en los vasos linfáticos se conoce como **linfa**— de regreso al sistema circulatorio. Los vasos linfáticos más grandes (como el conducto torácico) se vacían en las venas cerca de la base del cuello, las cuales se unen a la vena cava superior que entra al corazón (*véase* la figura 32-18). La importancia del sistema linfático de regresar el líquido al torrente sanguíneo se ilustra con la elefantiasis (FIGURA 32-21). Esta condición que desfigura a la persona es provocada por un gusano parásito que infecta, escoria y bloquea los vasos linfáticos, evitando que transporten el líquido extracelular de regreso al torrente sanguíneo.


❸ La linfa es transportada a los vasos linfáticos más grandes y de regreso al torrente sanguíneo
capilar linfático
arteriola
capilar
vénula
❶ La presión hace que el líquido del plasma entre en el extremo de la arteriola de la red capilar
líquido extracelular
❷ El líquido extracelular entra en los vasos linfáticos y los extremos venosos de los capilares

▶ **FIGURA 32-19 Estructura capilar linfática** Los capilares linfáticos terminan en un punto ciego en los tejidos corporales. Aquí, la presión ejercida por la acumulación del líquido extracelular que se filtra de los capilares hace que éste entre en los capilares linfáticos así como en el lado venoso de la red capilar.



▲ **FIGURA 32-20 Válvula en un vaso linfático** Al igual que las venas que transportan la sangre, los vasos linfáticos tienen válvulas internas de un sentido que dirigen el flujo de la linfa hacia las venas grandes en las que se vacían.

▲ **FIGURA 32-21 Elefantiasis a causa de vasos linfáticos bloqueados** Cuando un gusano parásito produce una escoriación en los vasos linfáticos, impide que el líquido regrese al torrente sanguíneo y el área afectada se hincha en forma masiva.

El sistema linfático transporta las grasas del intestino delgado a la sangre

Después de una comida grasosa, las partículas que transportan la grasa pueden constituir 1% del líquido linfático, dándole un color blanco lechoso. ¿Cómo ocurre? Como aprenderás en el capítulo 34, el intestino delgado es rico en capilares linfáticos llamados *vasos quilíferos*. Después de absorber las grasas digeridas, las células intestinales liberan partículas transportadoras de grasas en el líquido extracelular. Estas partículas son demasiado grandes para dispersarse en los capilares sanguíneos, pero pueden moverse con facilidad a través de las aberturas entre las células capilares linfáticas. Después se liberan en la sangre venosa junto con la linfa, como se describió anteriormente.

Los órganos linfáticos defienden al organismo y filtran la sangre

Los órganos del sistema linfático son las amígdalas, el timo, el bazo y cientos de nódulos linfáticos ubicados a lo largo de los vasos linfáticos (*véase* la figura. 32-18). Todos son importantes para la respuesta inmunológica (descrita en el capítulo 36). El **bazo**, un órgano del tamaño del puño que se encuentra entre el estómago y el diafragma, se abastece de los vasos linfáticos y circulatorios y desempeña una función importante al filtrar la sangre. El interior poroso del bazo está recubierto de glóbulos blancos, incluidos macrófagos, que fagocitan glóbulos rojos y plaquetas envejecidos, fragmentos de células muertas y materia extraña, eliminándolos de la sangre.

Estudio de caso otro vistazo

Correr con el corazón

En octubre de 2008, Donald Arthur cruzó la meta de la maratón de Atlantic City, en Nueva Jersey, tras siete horas y 43 minutos; ésta fue su maratón número 33 en el vigésimo tercer estado. Con la medalla de finalista alrededor del cuello, Arthur tomó su teléfono celular y llamó a la madre del donador de su corazón, Margaret, a la que adoptó como si fuera su madre. "Oye, mamá, terminamos", dijo. "Sí, Poochie y yo lo logramos otra vez."

Cuando a Arthur le diagnosticaron cardiomiopatía en 1989, estaba muy lejos de ser el único. Cada año, alrededor de 400 mil personas en Estados Unidos son diagnosticadas con esta afección, que contribuye a casi 250 mil muertes. En Estados Unidos se realizan unos 2,200 trasplantes de corazón al año, aunque miles de víctimas más de enfermedades cardiacas graves podrían beneficiarse con este procedimiento si existieran más donadores. Alrededor de 70% de los receptores de corazones sobreviven cinco años más y casi la mitad permanecen vivos otros 10 años. Donald Arthur ha superado las estadísticas.

La carrera más memorable de Arthur fue en 1999, cuando el hermano de Poochie Gittens, Mack, lo acompañó en la maratón de Nueva York. Mientras cruzaban el Puente Verrazano Narrows, Donald tomó la mano de Mack y la colocó sobre su pecho, de modo que pudiera sentir el corazón que latía con rapidez. "Éste es tu hermano", exclamó. Arthur recuerda: "Quizá se podía ver solamente a dos personas, pero fuimos tres los que corrimos ese día".

Considera esto

Para la madre de Gittens fue muy difícil permitir la donación de los órganos de su hijo, pero no se ha arrepentido de haber tomado esa decisión. Si se donaran más órganos, más personas como Donald Arthur estarían vivas en la actualidad. ¿Qué argumentos emplean los donadores potenciales *en contra* de las donaciones de órganos? ¿Desearías donar los tuyos o que tus seres queridos donaran sus órganos al morir? Para mayor información sobre la donación de órganos, visita www.organdonor.gov.

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

32.1 ¿Cuáles son las principales características y funciones de los sistemas circulatorios?

Los sistemas circulatorios transportan la sangre rica en nutrimentos disueltos y oxígeno a cada célula, y de ahí se llevan los desechos liberados para su eliminación. Todos los sistemas circulatorios tienen tres partes principales: uno o más corazones que bombean la sangre, la sangre misma y un sistema de vasos sanguíneos. Los invertebrados tienen sistemas circulatorios abiertos o cerrados. En los sistemas abiertos, que se hallan en la mayoría de los invertebrados, el corazón bombea la hemolinfa en un hemocele, donde la hemolinfa baña en forma directa los órganos internos. Algunos invertebrados y todos los vertebrados tienen sistemas cerrados, donde la sangre está confinada al corazón y los vasos sanguíneos. Los sistemas circulatorios de los vertebrados transportan gases, hormonas, nutrimentos y desechos, y ayudan a regular la temperatura corporal y a defender el organismo contra enfermedades.

32.2 ¿Cómo funciona el corazón de los vertebrados?

El corazón de los vertebrados evolucionó de dos cavidades en los peces, a tres en los anfibios y algunos reptiles, y a cuatro en las aves, cocodrilos y mamíferos. En el corazón de cuatro cavidades, la sangre se bombea por separado a los pulmones y a todo el cuerpo, manteniendo separada la sangre oxigenada de la desoxigenada. La sangre desoxigenada se recoge de todo el cuerpo en la aurícula derecha y luego pasa al ventrículo derecho, que la bombea a los pulmones. La sangre oxigenada de los pulmones entra en la aurícula izquierda, pasa al ventrículo izquierdo y se bombea al resto del cuerpo.

La frecuencia cardiaca consta de dos etapas: la contracción auricular, seguida de la contracción ventricular. Las válvulas dentro del corazón mantienen la dirección del flujo sanguíneo. El nodo sinoauricular —el marcapasos del corazón— inicia y coordina las contracciones cardiacas. El sistema nervioso y las hormonas como la epinefrina pueden modificar la frecuencia cardiaca.

32.3 ¿Qué es la sangre?

La sangre se compone de plasma líquido y componentes derivados de las células. El plasma líquido consta de agua que contiene proteínas, hormonas, nutrimentos, gases y desechos. Los glóbulos rojos, o eritrocitos, están llenos de hemoglobina, que transporta oxígeno. Su cantidad está regulada por la hormona eritropoyetina.

Hay cinco tipos de glóbulos blancos, también llamados leucocitos, que combaten las infecciones. Las plaquetas, que son fragmentos de megacariocitos, son importantes para la coagulación.

32.4 ¿Cuáles son los tipos y funciones de los vasos sanguíneos?

La sangre que sale del corazón viaja (en secuencia) a través de las arterias, arteriolas, capilares, vénulas, venas y luego de regreso al corazón. Cada vaso se especializa en una función. Las arterias musculares elásticas conducen la sangre del corazón a arteriolas más pequeñas que se vacían en los capilares. Los capilares microscópicos estrechos de paredes delgadas, permiten el intercambio de materiales entre las células del cuerpo y la sangre. Las vénulas y venas proporcionan una ruta de baja resistencia de regreso al corazón, con válvulas de un sentido que mantienen la dirección del flujo sanguíneo. La distribución de la sangre se regula con la constricción y dilatación de las arteriolas bajo la influencia del sistema nervioso simpático y factores locales, como la cantidad de dióxido de carbono en los tejidos. Los factores locales regulan también los esfínteres precapilares, que controlan el flujo sanguíneo a los capilares.

32.5 ¿Cómo trabaja el sistema linfático con el sistema circulatorio?

El sistema linfático de los humanos está conformado por vasos linfáticos, amígdalas, nódulos linfáticos, timo y bazo. El sistema linfático elimina el exceso de líquido extracelular que se filtra a través de las paredes de los capilares sanguíneos y lo regresa al sistema circulatorio. Transporta las grasas al torrente sanguíneo desde el intestino delgado y combate las infecciones contribuyendo a la respuesta inmunológica. En el bazo, la sangre se filtra al pasar por los macrófagos, que eliminan los desechos y las células sanguíneas envejecidas.

Términos clave

accidente cerebrovascular *632*
angina de pecho *633*
arteria *622*
arteriola *630*
ataque cardiaco *632*
aterosclerosis *632*
aurícula *622*
bazo *637*
capilar *630*
célula madre *627*
ciclo cardiaco *624*
coagulación sanguínea *629*
corazón *620*
disco intercalado *623*
eritrocito *627*
eritropoyetina *628*
esfínter precapilar *634*
fibrilación *626*
fibrina *629*
fibrinógeno *629*
hemocele *620*
hemoglobina *627*
hemolinfa *620*
hipertensión *624*
leucocito *628*
linfa *635*
líquido extracelular *631*
marcapasos *624*
megacariocito *629*
músculo cardiaco *623*
nodo auriculoventricular (AV) *624*
nodo sinoauricular (SA) *624*
placa *632*
plaquetas *629*
plasma *626*
presión diastólica *624*
presión sistólica *624*
sangre *620*
sistema circulatorio abierto *620*
sistema circulatorio cerrado *620*
sistema linfático *635*
trombina *629*
válvula auriculoventricular *623*
válvula semilunar *623*
vaso sanguíneo *620*
vena *622*
ventrículo *622*
vénula *634*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Llena los siguientes espacios con la cavidad cardiaca apropiada, incluyendo el lado en el que se encuentra: recibe sangre del cuerpo: _____; tiene la pared más gruesa: _____; contiene el nodo SA: _____; envía sangre a los pulmones: _____; bombea sangre a la aorta: _____.
2. El marcapasos del corazón se llama (término completo) _____. El marcapasos se compone de _____ especializadas. El marcapasos envía primero los impulsos que estimulan la contracción por medio de _____ y_____. El nodo (término completo) _____ introduce una demora en la transmisión de las señales del marcapasos a los ventrículos. Las señales son transmitidas desde este nodo directamente a las fibras conocidas como _____. Si el marcapasos pierde el control de las contracciones cardiacas, puede ocurrir _____.
3. Llena los siguientes espacios con el tipo de vaso sanguíneo apropiado: permiten el intercambio de desechos y nutrimentos entre la sangre y las células del cuerpo: _____; tienen las paredes más gruesas: _____; transportan sangre hacia el corazón: _____; reciben la sangre de los capilares: _____; reparten sangre en los capilares: _____; transportan la sangre fuera del corazón: _____.
4. Durante la formación de coágulos, las células dañadas activan los fragmentos celulares llamados _____. Estos fragmentos celulares liberan sustancias químicas que provocan la producción de la enzima _____. Esta enzima cataliza la conversión de una proteína de la sangre llamada _____ en cadenas de _____, que crean una estructura para el coágulo.
5. Llena los siguientes espacios con el término científico del componente sanguíneo basado en células correspondiente: formado por megacariocitos: _____; hay cinco tipos de éstos: _____; transportan oxígeno: _____; incluyen macrófagos: _____; constituyen alrededor de 45% del volumen sanguíneo en los hombres: _____; ayudan a defender el organismo contra enfermedades: _____; contienen hemoglobina: _____.
6. La linfa se deriva de _____ que se filtra hacia el _____ sanguíneo. Los vasos linfáticos con válvulas tipo alerones entre sus células se llaman _____. Los vasos linfáticos que parecen venas tienen _____ que mantienen el flujo de la linfa en la dirección apropiada. El órgano linfático que filtra la sangre es el _____.

Preguntas de repaso

1. Traza el flujo de sangre a través del sistema circulatorio de los mamíferos, a partir de la aurícula derecha y terminando en ella.
2. Menciona tres tipos de células sanguíneas y describe sus funciones principales.
3. ¿Cuáles son cinco funciones del sistema circulatorio de los vertebrados?

4. ¿En qué se parecen las venas y los vasos linfáticos? Describe de qué manera se transporta el líquido en cada uno de los vasos.
5. Describe tres funciones importantes del sistema linfático.
6. Distingue entre plasma, líquido extracelular y linfa.
7. Describe las venas, capilares y arterias, con semejanzas y diferencias.
8. Traza la evolución del corazón de los vertebrados de dos a cuatro cavidades.
9. Explica con detalle la secuencia de sucesos que provoca los latidos cardiacos de los mamíferos.
10. Describe el ciclo cardiaco y relaciona las contracciones de las aurículas y ventrículos con las dos lecturas que se toman al medir la presión arterial.
11. Describe de qué manera un sistema de retroalimentación negativa regula el número de glóbulos rojos.
12. Describe la formación de una placa ateroesclerótica. ¿Cuáles son los riesgos asociados a la aterosclerosis?

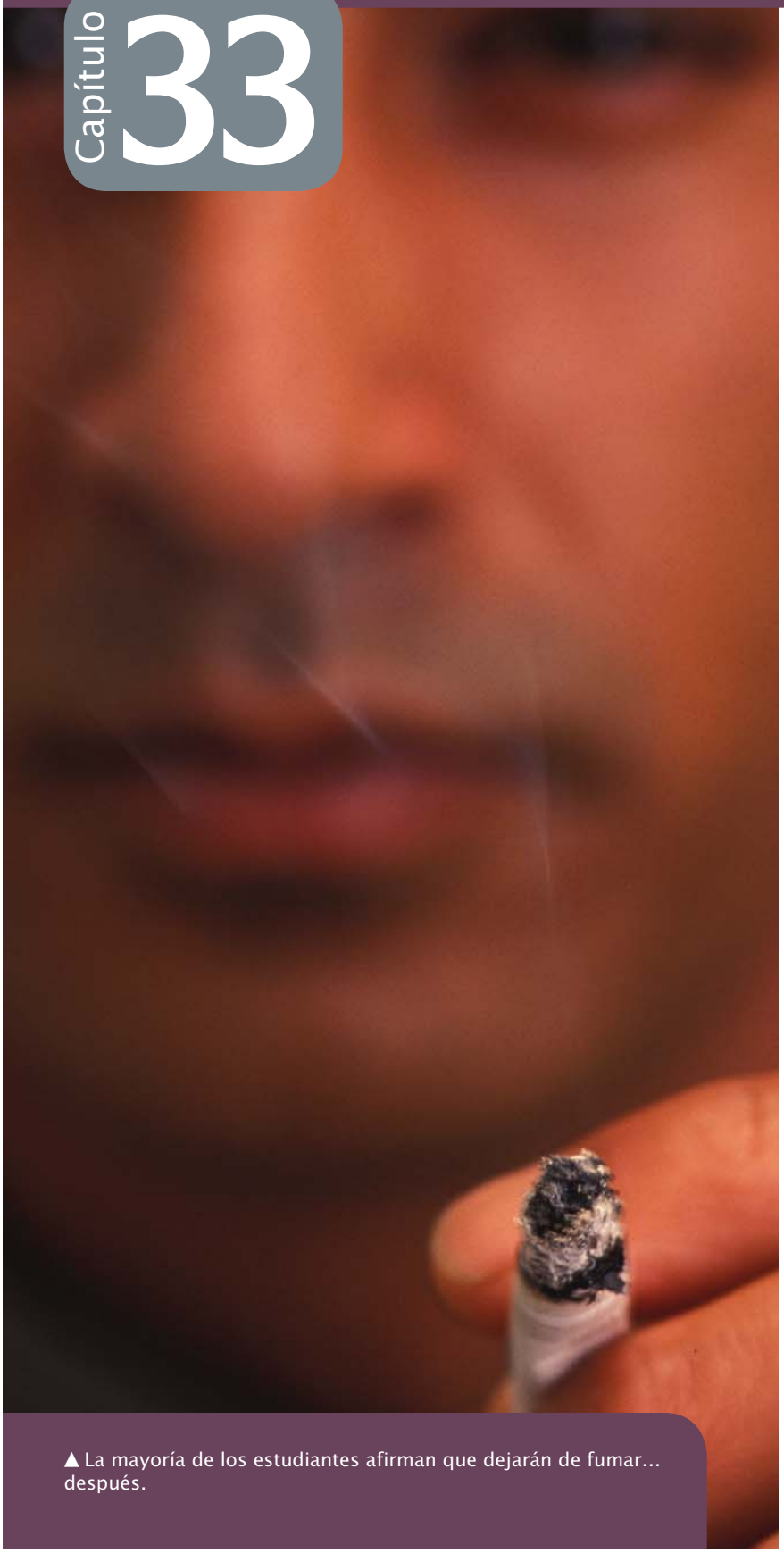
Aplicación de conceptos

1. Analiza las medidas que puedes tomar en este momento y en el futuro para reducir los riesgos de desarrollar una enfermedad cardiaca.
2. Si se considera la prevalencia de las enfermedades cardiovasculares y el costo cada vez más alto de su tratamiento, es probable que ciertos tratamientos no estén al alcance de quienes los necesiten. ¿Qué factores tomarías en cuenta si tuvieras que racionar los procedimientos cardiovasculares, como los trasplantes de corazón o la cirugía para una derivación?
3. Joe, ejecutivo de una empresa importante, con 45 años, sobrepeso y trabajo de 60 horas a la semana, siente dolor en el pecho al jugar basquetbol con su hijo durante un fin de semana. ¿Qué tratamientos o cambios en su estilo de vida le recomendaría su médico? Si la angina de Joe no responde y se vuelve más grave, ¿qué opciones de tratamiento podría emplear su médico? Explica cómo funciona cada opción.

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés.

Respiración

Capítulo 33



▲ La mayoría de los estudiantes afirman que dejarán de fumar... después.

Estudio de caso

Vidas entre humo

EN CASI TODOS LOS CAMPUS UNIVERSITARIOS puede verse estudiantes reunidos en grupos frente a las puertas de los edificios, a veces tiritando de frío, fumando entre clase y clase. La tos está presente en sus conversaciones. Como la mayoría de los adultos fumadores, muchos de estos estudiantes adoptaron el hábito en la preparatoria. "Empecé como fumador social en la preparatoria", explica un estudiante de primer año de la Universidad de Illinois, citado en el periódico estudiantil de la institución. "Cuando me di cuenta, ya era adicto al tabaco."

A los 21 años, James ya era un fumador veterano. "Tenía baja autoestima y a pesar de conocer los peligros, empecé a fumar para sentirme aceptado." A los 15 años, James llegó a fumar 15 cigarrillos al día; a los 19, la cifra se había duplicado. Todavía no cumplía 20 años cuando su médico le dijo que tenía los pulmones tan dañados como un fumador de 40 años.

En Estados Unidos, todos los días, varios miles de adolescentes menores de 18 años encienden su primer cigarrillo. Para muchos, éste es el principio de una lucha permanente contra la adicción al tabaco. De acuerdo con los Centers for Disease Control and Prevention (Centros para el Control y la Prevención de las Enfermedades), en 2007 alrededor de 20% de los estudiantes de preparatoria en Estados Unidos fumaban, en comparación con el índice máximo registrado en 1997, que fue de 36%. Aun así, aproximadamente 6% de los estudiantes que se gradúan de preparatoria ya fuman casi una cajetilla o más al día. En promedio, estos fumadores jóvenes sufrirán de tos persistente y enfermedades respiratorias, teniendo menor capacidad para hacer ejercicio que los no fumadores. Es probable que sus pulmones nunca alcancen un desarrollo normal completo. La mayoría de dichos estudiantes están conscientes de los peligros, pero afirman que dejarán de fumar "cuando llegue el momento adecuado".

¿Es probable que estos fumadores dejen el cigarrillo? En caso de no hacerlo, ¿cuáles son las probabilidades de que mueran debido al tabaquismo? ¿Por qué la nicotina es tan adictiva? ¿Cómo se ve el interior de un pulmón normal, y cómo cambia por el hecho de fumar? ¿Por qué nuestros pulmones no se encuentran fuera del cuerpo donde estarían expuestos de forma directa al aire? En este capítulo se exploran las estructuras especializadas de los sistemas respiratorios.

De un vistazo

Estudio de caso Vidas entre humo

33.1 ¿A qué se debe el intercambio de gases?

33.2 Algunas adaptaciones evolutivas para el intercambio de gases

Algunos animales que habitan en ambientes húmedos carecen de estructuras respiratorias especializadas

Los sistemas respiratorios facilitan el intercambio de gases por difusión

Las branquias facilitan el intercambio de gases en los ambientes acuáticos

Los animales terrestres tienen estructuras respiratorias internas

33.3 ¿Cómo funciona el sistema respiratorio en los seres humanos?

La parte conductora del sistema respiratorio transporta aire a los pulmones

De cerca Las branquias y los gases, un intercambio a contracorriente

El intercambio de gases ocurre en los alveolos

El oxígeno y el dióxido de carbono son transportados en la sangre mediante distintos mecanismos

Guardián de la salud: Fumar, una decisión de vida y respiración

Estudio de caso continuación Vidas entre humo

Estudio de caso continuación Vidas entre humo

El aire se inhala de forma activa y se exhala de manera pasiva

BioFlix™ Gas Exchange (disponible en inglés)

El centro respiratorio del cerebro controla la frecuencia respiratoria

Estudio de caso otro vistazo Vidas entre humo

33.1 ¿A QUÉ SE DEBE EL INTERCAMBIO DE GASES?

¡Otra vez tarde! Subes corriendo dos pisos por las escaleras de la escuela para llegar a tu salón de clases; tus pies parecen tener alas. Recordando el capítulo 8, piensas: "¡Ajá! El ácido láctico se acumula, mis células musculares fermentan glucosa porque no pueden obtener suficiente oxígeno para la respiración celular". Mientras te deslizas en tu asiento, jadeas en silencio y sientes cómo tu corazón late con fuerza; la incomodidad disminuye. Un esfuerzo menor combinado con una respiración rápida te garantiza la disponibilidad de una cantidad de oxígeno (O_2) adecuada. El ácido láctico se ha convertido de nuevo en piruvato, que se descompone en dióxido de carbono (CO_2) y agua, al tiempo que proporciona energía adicional.

Experimentas la relación entre la respiración celular y el hecho de respirar, también llamado **respiración**. Cada célula de tu cuerpo (y en todos los organismos) debe usar energía de manera continua para sobrevivir. Cuando utilizas tus músculos para subir las escaleras a toda velocidad, las demandas son extremas. Como la respiración convierte la energía que hay en los nutrimentos (como la glucosa) en ATP que las células pueden utilizar, el proceso requiere de un abastecimiento continuo de O_2 y generar CO_2 como desecho. Los rápidos latidos de tu corazón mientras te relajas después de subir corriendo las escaleras, te recuerdan que el sistema circulatorio funciona en estrecha armonía con el sistema respiratorio. Éste extrae O_2 del aire en tus pulmones, lo transporta cerca de las células para que por difusión pase al interior de las mismas, recoge CO_2 para liberarlo en los pulmones donde, posteriormente, es exhalado a la atmósfera.

33.2 ALGUNAS ADAPTACIONES EVOLUTIVAS PARA EL INTERCAMBIO DE GASES

En todos los organismos, el intercambio de gases depende a fin de cuentas de la difusión. La respiración celular disminuye el O_2 e incrementa los niveles de CO_2, creando un gradiente de concentración que favorece la difusión de O_2 hacia su interior y del CO_2 hacia el exterior. Aunque los sistemas respiratorios de los animales son muy diversos, todos cumplen los tres requisitos que facilitan la difusión:

- Las superficies respiratorias permanecen húmedas porque las membranas de las células son húmedas y, por tanto, los gases deben disolverse en agua para difundirse cuando entran y salen de las células a través de sus membranas.
- Las superficies celulares son muy delgadas para facilitar la difusión de los gases a través de ellas.
- Los sistemas respiratorios tienen un área de superficie en contacto con el ambiente lo suficientemente extensa para permitir el intercambio adecuado de gases.

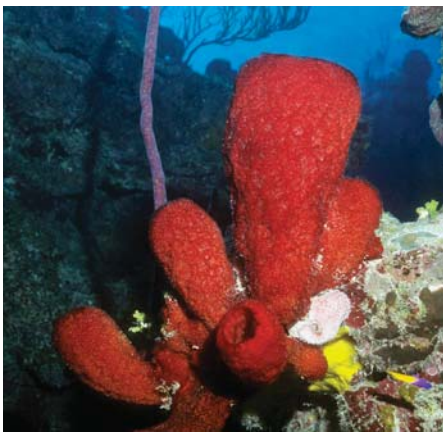
En las secciones siguientes se examinan diversos sistemas respiratorios de los animales, cada uno moldeado por el medio ambiente en el que evoluciona.

Algunos animales que habitan en ambientes húmedos carecen de estructuras respiratorias especializadas

Para algunos animales que viven en ambientes húmedos, la parte exterior del cuerpo, cubierta con una piel delgada, permeable a los gases, proporciona un área de superficie adecuada para la difusión de los mismos. Si el cuerpo es en extremo pequeño y alargado —como en los gusanos redondos microscópicos—, los gases sólo necesitan difundirse distancias cortas para llegar a las células. De manera alternativa, el cuerpo de un animal puede ser delgado y plano —como en los gusanos planos—, de modo que la mayor parte de las células se encuentra cerca de la piel húmeda a través de la cual se difunden los gases (**FIGURA 33-1a**). La velocidad relativamente baja del intercambio de gases por difusión puede ser suficiente incluso para los organismos con cuerpo más grande y delgado si las demandas de energía son muy bajas. Por ejemplo, las medusas pueden ser muy grandes, pero las células que están lejos de la superficie presentan un metabolismo muy bajo por lo que requieren

(a) Gusano plano

(b) Medusa



(c) Esponja

▲ **FIGURA 33-1 Algunos animales carecen de estructuras respiratorias especializadas** La mayoría de los animales que no tienen un sistema respiratorio tienen demandas metabólicas bajas y superficies corporales extensas y húmedas. **(a)** El cuerpo plano de este gusano plano marino intercambia gases con el agua. **(b)** Las células en el cuerpo en forma de campana de una medusa tienen un índice metabólico bajo, y el agua de mar que fluye hacia dentro y hacia fuera de la campana mientras nada permite un intercambio adecuado de gases. **(c)** Las células flageladas atraen corrientes de agua oxigenada a través de los numerosos poros del cuerpo de la esponja, y la expulsan a través de una o más aberturas de mayor tamaño.

poco O_2 (**FIGURA 33-1b**). Otra adaptación para el intercambio de gases comprende el acercamiento del medio ambiente acuoso a cada célula. Las esponjas, por ejemplo, circulan agua de mar a través de canales dentro de su cuerpo (**FIGURA 33-1c**; *véase* también la figura 23-5).

Algunos animales combinan una superficie extensa de piel (a través de la cual ocurre la difusión) con un sistema circulatorio muy desarrollado. Por ejemplo, en la lombriz de tierra los gases se difunden a través de la piel húmeda y se distribuyen en todo el cuerpo mediante un eficiente sistema circulatorio (*véase* la figura 32-1b). En toda la extensión de la piel, la sangre de los capilares transporta con rapidez el CO_2 hacia fuera, y mantiene un gradiente de concentración que favorece la difusión del O_2 hacia el interior. La forma alargada de la lombriz garantiza una superficie extensa de piel en relación con su volumen interno. Para seguir siendo efectiva como órgano de intercambio de gases, la piel debe permanecer húmeda; una lombriz de tierra seca se sofocaría.

Los sistemas respiratorios facilitan el intercambio de gases por difusión

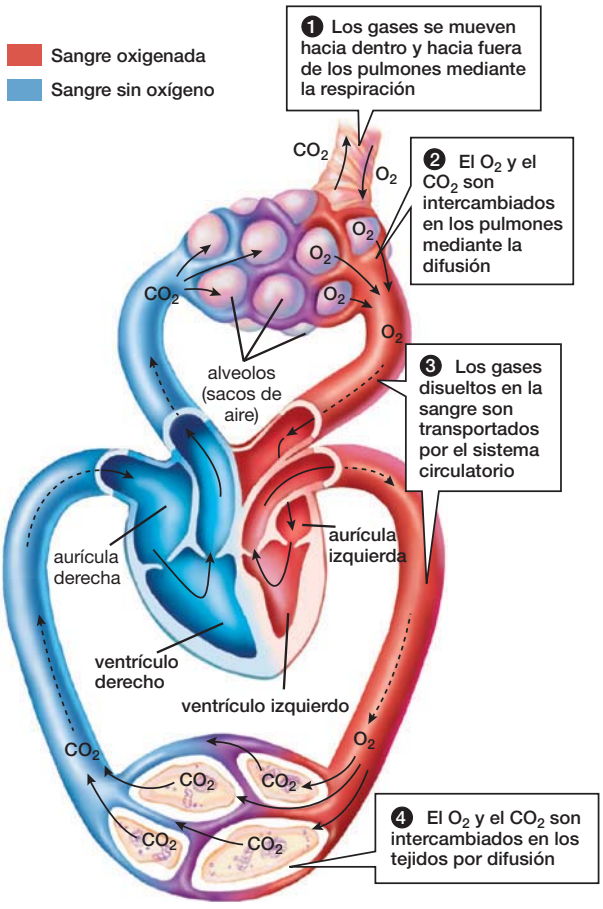
En la mayoría de los animales han evolucionado sistemas respiratorios especializados que interactúan íntimamente con sus sistemas circulatorios para intercambiar gases entre sus células y el ambiente. Dicho intercambio de gases entre el ambiente y las células del cuerpo ocurre casi siempre en etapas que alternan entre el flujo masivo y la difusión. Durante el **flujo masivo**, los líquidos o gases se mueven en volumen a través de espacios relativamente extensos, desde áreas de mayor presión hasta áreas de menor presión, de manera muy similar a la forma en que el agua pasa del grifo (alta presión) a lo largo de una manguera (baja presión). El flujo masivo contrasta con la difusión, en la que las moléculas se mueven en forma individual de áreas de mayor concentración a otras de menor concentración (*véanse* las páginas 84-87). Para los animales con sistemas respiratorios bien desarrollados (desde insectos hasta humanos), el intercambio de gases ocurre en las etapas siguientes, ilustradas en el caso de los mamíferos en la **FIGURA 33-2**:

1. El aire o agua, con concentraciones relativamente altas de O_2 y bajas de CO_2, pasan por una superficie respiratoria en un flujo masivo; por lo general, los movimientos musculares, como la respiración, facilitan esta acción.
2. El O_2 y el CO_2 se intercambian a través de la superficie respiratoria por difusión; el O_2 se lleva a los capilares del sistema circulatorio y el CO_2 se difunde hacia fuera.
3. Los gases se transportan entre el sistema respiratorio y los tejidos por medio del flujo masivo de sangre que bombea el corazón a todo el cuerpo.
4. Los gases se intercambian entre los tejidos y el sistema circulatorio mediante difusión. En los tejidos, el O_2 se difunde de los capilares hacia los tejidos cercanos, y el CO_2 entra en los capilares provenientes de los tejidos. Ambos gases se mueven de acuerdo con sus gradientes de concentración.

Las branquias facilitan el intercambio de gases en los ambientes acuáticos

Las **branquias** son las estructuras respiratorias de muchos animales acuáticos. El tipo de branquia más sencillo, encontrado en algunos anfibios (*véase* la figura 33-5a) y en los moluscos nudibranquios (literalmente, "branquias desnudas") (**FIGURA 33-3**), consiste en muchas proyecciones delgadas de la superficie corporal que sobresalen en el agua circundante.

En general, las branquias tienen complejas ramificaciones o pliegues que aumentan al máximo su área superficial. Las branquias tienen una densa profusión de capilares justo debajo de sus delicadas membranas externas, transportando sangre cerca de la superficie, donde ocurre el intercambio de gases. El cuerpo del pez protege las delicadas membranas de sus branquias debajo de una aleta ósea: el *opérculo*. Los peces crean una corriente continua sobre sus branquias bombeando agua hacia su boca y lanzándola a través del opérculo (*véase* la figura E33-2). Algunos nadadores rápidos, como la macarela, el atún y algunas especies de tiburo-


Sangre oxigenada
Sangre sin oxígeno
1 Los gases se mueven hacia dentro y hacia fuera de los pulmones mediante la respiración
2 El O_2 y el CO_2 son intercambiados en los pulmones mediante la difusión
3 Los gases disueltos en la sangre son transportados por el sistema circulatorio
4 El O_2 y el CO_2 son intercambiados en los tejidos por difusión
CO_2
O_2
alveolos (sacos de aire)
aurícula derecha
aurícula izquierda
ventrículo derecho
ventrículo izquierdo

▲ **FIGURA 33-2 Vista general del intercambio de gases en los mamíferos**

nes, dependen en gran medida del hecho de nadar con la boca abierta para crear una corriente de agua sobre sus branquias.

Los peces enfrentan un desafío al extraer el O_2 del agua. Hay sólo cerca de 3% de moléculas de oxígeno en un volumen específico de agua dulce comparado con el que hay en el mismo volumen de aire (el agua de mar contiene aún menos). Como el agua es aproximadamente 800 veces más densa que el aire, el suficiente bombeo de agua sobre las branquias para obtener el oxígeno adecuado consume mucha más energía que el solo hecho de respirar aire. En respuesta a estos desafíos, los peces han desarrollado un método muy eficiente, conocido como **intercambio a contracorriente**, para intercambiar gases con agua. En el interior de la branquia, el agua y la sangre fluyen en direcciones opuestas, manteniendo un gradiente de concentración relativamente constante, como se describe en la sección "De cerca: Las branquias y los gases, un intercambio a contracorriente", en las páginas 646 y 647.

Los animales terrestres tienen estructuras respiratorias internas

Las branquias resultan inútiles en el aire porque colapsan y se secan. Por tanto, conforme los animales realizaron la transición del agua a la tierra a través del tiempo evolutivo, la selección natural favoreció las estructuras respiratorias cuyas membranas de superficie delgada se encontraban protegidas, respaldadas y cubiertas con una película de agua para proteger las membranas de las células

▲ **FIGURA 33-3 Branquias externas en un molusco** Las proyecciones como plumas que salen de la parte posterior de este molusco nudibranquio se utilizan para el intercambio de gases.

por medio de las cuales debe ocurrir el intercambio de gases. La selección natural ha favorecido gran variedad de estas estructuras, entre las que se incluyen las tráqueas en los insectos y los pulmones en los vertebrados.

Los insectos respiran mediante tráqueas

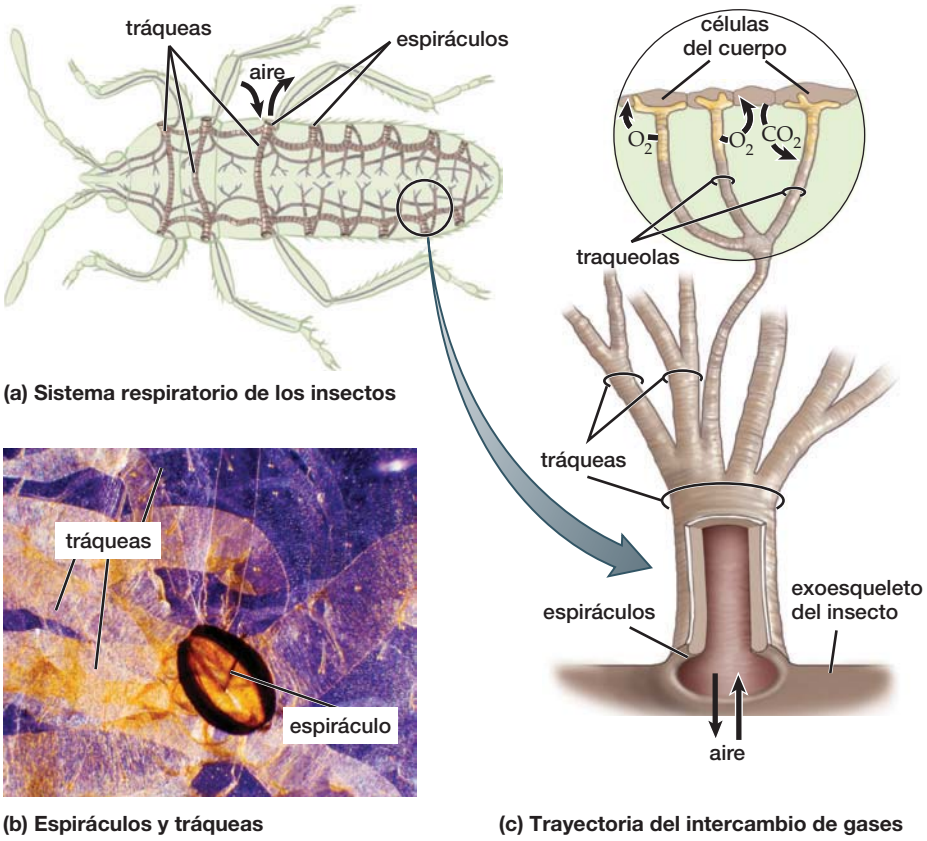
El aire entra y sale del sistema respiratorio de los insectos a través de una serie de aberturas llamadas **espiráculos**, localizadas a lo largo de cada costado del cuerpo. Algunos insectos grandes utilizan movimientos de bombeo en su abdomen para mejorar el flujo del aire hacia dentro y hacia fuera a través de los espiráculos. Éstos se abren en las **tráqueas**, que son tubos de aire con ramificaciones elaboradas (FIGURA 33-4a,b); reforzadas con quitina (uno de los principales componentes del exoesqueleto del insecto), las tráqueas penetran en los tejidos del cuerpo y se ramifican en canales microscópicos llamados *traqueolas* (FIGURA 33-4c). Las traqueolas llevan el aire a cada célula del cuerpo, lo que minimiza las distancias de difusión para el O_2 y el CO_2.

Los vertebrados terrestres respiran por medio de pulmones

Los **pulmones** son cámaras que contienen superficies respiratorias húmedas protegidas en el cuerpo, donde el agua perdida es minimizada y la pared del cuerpo proporciona un apoyo. El pulmón de los primeros vertebrados apareció probablemente en un pez de agua dulce y consistió en una bolsa surgida del tubo digestivo. Este pulmón simple complementó a las branquias, ayudando a que el pez sobreviviera en agua estancada, donde el O_2 es escaso.

Los anfibios, que evolucionaron de los peces, cruzan la frontera entre la vida acuática y la terrestre. Los anfibios utilizan branquias durante su etapa larvaria acuática (renacuajo), pero por lo general las pierden y desarrollan pulmones simples en forma de sacos al llevar a cabo la metamorfosis en una forma adulta terrestre (FIGURA 33-5a,b). La mayoría de los anfibios dependen en gran medida de la difusión de los gases a través de su piel delgada y húmeda, rica en capilares.

En los reptiles (víboras, lagartijas, tortugas), aves y mamíferos, una piel relativamente impermeable cubierta con escamas (FIGURA 33-5c), plumas o pelo reduce la pérdida de agua. Esto ayuda a dichos animales a sobrevivir en ambientes secos, pero sustituye a la piel como órgano respiratorio. Para compensar la



(a) Sistema respiratorio de los insectos

(b) Espiráculos y tráqueas

(c) Trayectoria del intercambio de gases

▶ **FIGURA 33-4 Los insectos respiran mediante tráqueas (a)** Las tráqueas de los insectos, como el escarabajo, se ramifican de manera intrincada por todo el cuerpo; el aire entra y sale a través de espiráculos en la pared del cuerpo. **(b)** Esta imagen de microscopio fotónico muestra las tráqueas ramificándose hacia fuera del espiráculo (café). **(c)** Una ampliación muestra las tráqueas ramificándose en traqueolas microscópicas que conducen aire a las células del cuerpo para el intercambio de gases.

pérdida de una piel permeable a los gases, los pulmones de los reptiles y mamíferos tienen un área superficial mucho más extensa para el intercambio de gases que los anfibios.

El pulmón de las aves tiene adaptaciones que permiten un intercambio de gases excepcionalmente eficiente, proporcionando el O_2 adecuado para apoyar las elevadas demandas de energía del vuelo. Las aves difieren de otros vertebrados por el uso de siete a nueve sacos de aire inflables, que no intercambian gases, pero sirven como depósitos de aire. En la **FIGURA 33-6a** se agruparon éstos para el diagrama en sacos de aire anteriores (cerca del frente de los pulmones) y sacos de aire posteriores (cerca de la parte posterior de los pulmones).

En contraste con los pulmones de los mamíferos, que son muy flexibles y donde el intercambio de gases ocurre en diminutas cámaras sin salida, los pulmones de las aves son rígidos y

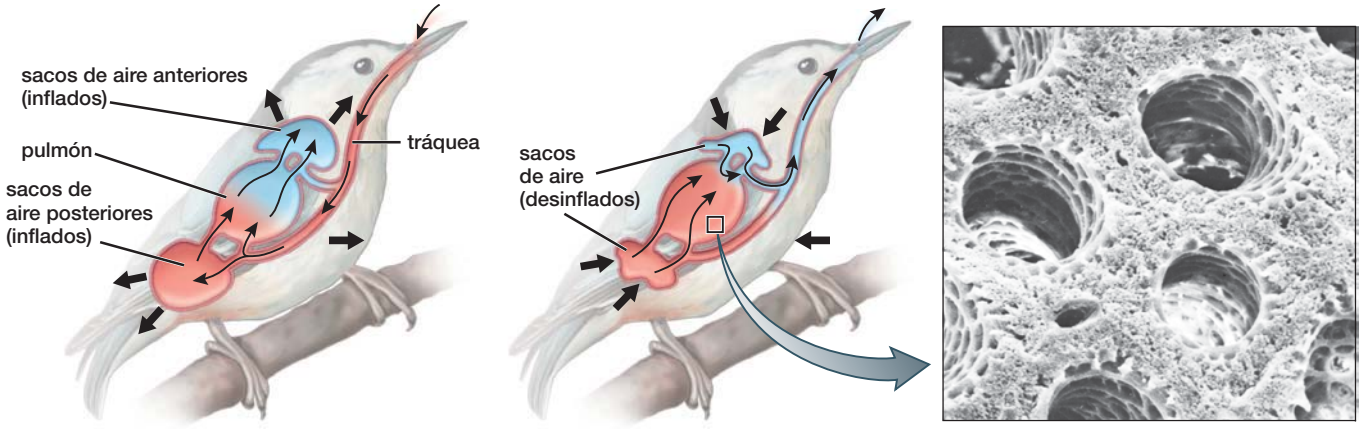
(a) Renacuajo

(b) Rana toro adulto

(c) Serpiente

▶ **FIGURA 33-5 Anfibios y reptiles tienen distintas adaptaciones respiratorias (a)** La rana toro, un anfibio, inicia su vida como un renacuajo totalmente acuático con branquias externas en forma de pluma que más tarde quedarán encerradas en una cámara protectora. **(b)** Durante la metamorfosis a un adulto que respira aire, las branquias de la rana se pierden y son reemplazadas por pulmones simples en forma de saco. Tanto en el renacuajo como en la rana adulto, el intercambio de gases ocurre por difusión a través de la piel, que debe mantenerse húmeda para funcionar como superficie respiratoria. **(c)** Los reptiles terrestres con escamas, como esta serpiente, no pueden respirar a través de la piel, de modo que sus pulmones compensan esto con un área superficial más extensa para el intercambio de gases.

PREGUNTA ¿Cómo influyen las adaptaciones respiratorias de los anfibios en la variedad de hábitats en los que se encuentran?



▲ **FIGURA 33-6 El sistema respiratorio de las aves es muy eficiente** Además de sus pulmones rígidos, las aves tienen grupos anteriores y posteriores de sacos de aire flexibles que permiten un intercambio de gases eficiente. En la figura, las flechas oscuras indican la expansión y la contracción del pecho y los sacos de aire; las flechas delgadas señalan la ruta del flujo de aire. La estructura precisa de las rutas de aire, que no es visible en este diagrama, promueve el flujo unidireccional del aire a través de los pulmones sin el uso de válvulas. **(a)** La inhalación expande los sacos de aire, de tal manera que se succiona aire oxigenado fresco (rojo) más allá de los pulmones y en los sacos de aire posteriores, enviando parte de este aire hacia los pulmones, dirigiendo el aire sin oxígeno "usado" (azul) fuera de los pulmones y hacia los sacos de aire anteriores. **(b)** La exhalación desinfla el pecho, comprimiendo los sacos de aire y haciendo que el aire sin oxígeno utilizado de los sacos anteriores salga a través de las fosas nasales, y que el aire fresco que sale de los sacos posteriores llene los pulmones. **(c)** Los parabronquios tubulares del extremo abierto conducen el aire a través de los pulmones, al pasar de los sacos de aire posteriores a los anteriores. Las regiones porosas visibles entre los parabronquios están llenas de capilares y espacios de aire donde ocurre el intercambio de gases.

están llenos de tubos perforados apenas visibles llamados *parabronquios* (FIGURA 33-6c). Los parabronquios se abren en ambos extremos, donde permiten que el aire fluya por completo a través de los pulmones, y están envueltos por tejido repleto de espacios de aire microscópicos interconectados, rodeados por una densa red capilar que permite el intercambio de gases.

La organización única de los sacos de aire y los pulmones permite el flujo unidireccional de aire fresco, oxigenado a través de los pulmones, de los posteriores a los anteriores, tanto cuando el ave inhala como al momento de exhalar. La inhalación provoca que todos los sacos de aire se inflen, llevando aire fresco a los sacos posteriores y enviando parte de dicho aire fresco a los pulmones, donde se extrae el O_2. En forma simultánea, la inhalación llena los sacos anteriores con aire "usado" (bajo en O_2 y alto en CO_2), que se envía fuera de los pulmones. Cuando el ave exhala, todo el aire de los sacos se comprime y éstos se desinflan, haciendo que el aire usado de los sacos anteriores salga a través de las fosas nasales del ave, y el aire fresco de los sacos posteriores llegue a los pulmones. De esta manera, los pulmones del ave reciben aire fresco cuando ésta inhala y exhala.

33.3 ¿CÓMO FUNCIONA EL SISTEMA RESPIRATORIO EN LOS SERES HUMANOS?

El sistema respiratorio en los seres humanos y otros vertebrados que respiran con pulmones puede dividirse en dos partes: la **parte conductora** y la **parte de intercambio de gases**. La parte conductora consiste en una serie de pasadizos que transportan el aire hacia dentro y fuera de la parte en la que se realiza el intercambio de gases, donde éstos son intercambiados con la sangre en sacos diminutos dentro de los pulmones.

La parte conductora del sistema respiratorio transporta aire a los pulmones

La parte conductora transporta aire a los pulmones; asimismo, contiene el aparato que hace posible el habla. El aire entra a través de la nariz o la boca, pasa por la cavidad nasal o la cavidad bucal hacia una cámara: la **faringe** (compartida por el tubo digestivo), y luego viaja a través de la **laringe,** o "caja de voz", donde se producen los sonidos (FIGURA 33-7). La abertura hacia la laringe está protegida por la **epiglotis**, estructura sostenida por cartílago. Durante la respiración normal, la epiglotis se inclina hacia arriba (*véase* la figura 33-7), permitiendo que el aire fluya con libertad a la laringe. Al deglutir, la epiglotis se dobla hacia abajo y cubre la laringe, de tal manera que las sustancias se dirijan hacia el esófago (*véase* la figura 34-13). Si un individuo trata de inhalar y deglutir al mismo tiempo, este reflejo puede fallar y la comida puede atorarse en la laringe, evitando que el aire entre a los pulmones. ¿Qué debes hacer si ves que esto sucede? Aplica la **maniobra de Heimlich** descrita en la FIGURA 33-8, la cual es fácil de realizar y ha salvado innumerables vidas.

Dentro de la laringe se encuentran las **cuerdas vocales**, que son bandas de tejido elástico controladas por músculos. Las contracciones musculares pueden hacer que las cuerdas vocales obstruyan en forma parcial la entrada de aire hacia la laringe. El aire exhalado hace que las cuerdas vocales vibren, produciendo diversos tonos al hablar o cantar. El estiramiento de las cuerdas cambia la inflexión de los tonos, lo que permite articular palabras mediante los movimientos de la lengua y los labios.

El aire inhalado viaja más allá de la laringe hasta la **tráquea**, un tubo flexible cuyas paredes se encuentran reforzadas con bandas semicirculares de cartílago duro. En el interior del

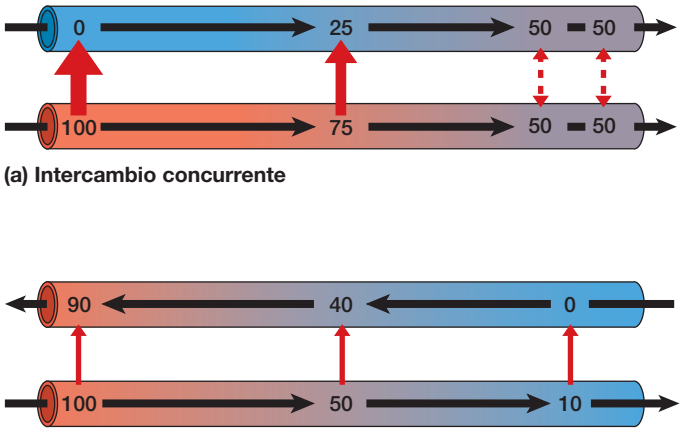
De cerca *Las branquias y los gases, un intercambio a contracorriente*

Un animal necesita intercambiar con frecuencia energía o sustancias disueltas (solutos) entre dos partes de su cuerpo (es decir, nutrimentos del tubo digestivo hacia la sangre) o entre su cuerpo y el medio ambiente (como el O_2 de la atmósfera hacia la sangre, o calor de una roca cálida hacia el cuerpo de una lagartija). ¿Cómo ocurre este intercambio?

Considera dos líquidos que difieren en la concentración de un soluto. Si los líquidos están separados sólo por paredes delgadas que son permeables al soluto, entonces este último pasará del líquido con la concentración más alta de solutos hacia el líquido con la concentración más baja (*véanse* las páginas 82 a 84). La tasa de difusión y la cantidad de soluto que pasará a través de las paredes depende de varios factores, como la permeabilidad de las paredes, la diferencia de concentración (gradiente) entre ambos líquidos y la velocidad a la que se mueven las moléculas de cada uno de los líquidos. La eficiencia de la transferencia de solutos dependerá también del movimiento de uno de los líquidos en relación con el otro. ¿Se deben mover en la misma dirección o en direcciones opuestas?

Para maximizar la transferencia entre ellos, los líquidos deben moverse en direcciones opuestas, proceso conocido como intercambio a contracorriente. Para ayudarte a entender este intercambio, se revisará primero una situación contrastante, el *intercambio concurrente*, durante el cual dos líquidos con marcadas diferencias en la concentración de solutos fluyen uno al lado del otro *en la misma dirección* (FIGURA E33-1a). En el diagrama, el color rojo indica alto contenido de O_2 (con un máximo de 100; tubo inferior, izquierda) y el color azul señala bajo contenido de O_2 (con un mínimo de 0; tubo superior, izquierda). En un principio, un gradiente muy pronunciado provoca una mayor transferencia de O_2 del tubo inferior con alto contenido de O_2 al tubo superior con bajo contenido de O_2 (flecha gruesa de color rojo, izquierda). Pero a la distancia, ambos líquidos pronto se equilibran (en 50; ambos tubos, derecha), punto en el cual no existe mayor cambio neto en ninguno.

La FIGURA E33-1b ilustra el *intercambio a contracorriente*, en el cual líquidos con distintas concentraciones de O_2 fluyen uno al lado del otro en *direcciones opuestas*, lo que mantiene un gradiente constante entre ellos. Para que esta situación persista, la solución con mayor contenido de O_2 debe ser adicionada continuamente con O_2 (tomado del aire o el agua), mientras que la solución con menor concentración de O_2 debe ser reducida en forma constante (tomada por las células del cuerpo). Ya que los dos líquidos no se equilibran, transfieren O_2 (u otros solutos o calor) de manera continua mientras viajan y pasan uno al otro.

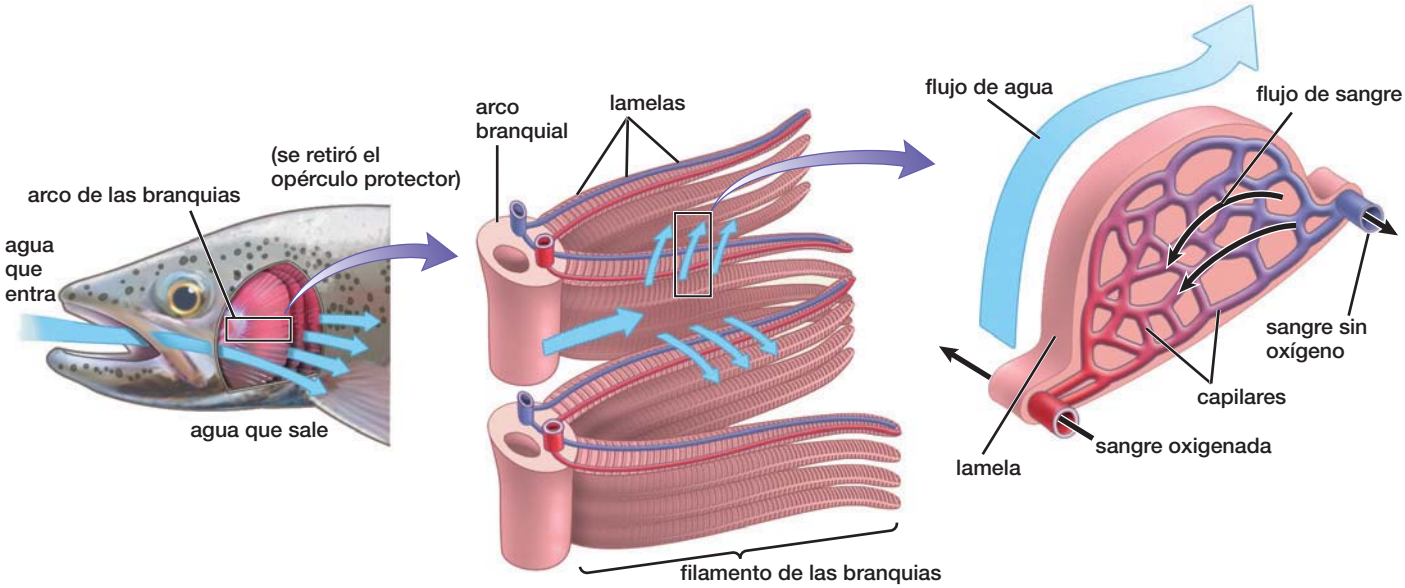


▲ **FIGURA E33-1 Intercambio concurrente *versus* contracorriente** Los colores y números en esta figura ilustran las diferencias en el contenido de O_2 (rojo = con oxígeno; azul = sin oxígeno) de las soluciones que fluyen entre sí. En cada caso, el tubo inferior tiene una concentración más alta y el O_2 es transferido al tubo superior. Las flechas de color rojo indican la dirección de la transferencia, y el ancho de las flechas refleja los índices de transferencia. **(a)** Durante el intercambio concurrente, las concentraciones de los dos líquidos se equilibran (50, color morado, derecha), lo que limita la transferencia neta de oxígeno. **(b)** Durante el intercambio a contracorriente se mantienen gradientes de concentración menores pero continuos a lo largo de los tubos. Conforme los líquidos fluyen entre sí, el líquido en el tubo superior que empezó sin oxígeno (0, color azul, derecha) adquiere casi todo el oxígeno (90, color rojo, izquierda) del tubo inferior, cuyo contenido de oxígeno empezó alto (100, color rojo, izquierda) pero terminó muy bajo (10, color azul, derecha).

Las flechas y números en la figura E33-1b muestran que el líquido en el tubo inferior se vuelve menos concentrado debido a la difusión hacia fuera conforme fluye de izquierda a derecha más allá del líquido en el tubo superior, que es todavía menos concentrado. En este ejemplo, al mantener un gradiente de

pecho, la tráquea se divide en dos ramificaciones grandes conocidas como **bronquios**, cada uno de los cuales desemboca en un pulmón. Dentro del pulmón, cada bronquio se ramifica de manera repetida en tubos aún más pequeños. Por último, éstos se dividen en **bronquiolos** que miden sólo alrededor de un milímetro de diámetro. Las paredes de los bronquios y bronquiolos se encuentran recubiertas por músculo liso, que regula su diámetro. Durante las actividades que requieren oxígeno adicional, como el ejercicio, el músculo liso se relaja, permitiendo la entrada del aire. Los bronquiolos llegan a los **alveolos** microscópicos, sacos diminutos donde ocurre el intercambio de gases (FIGURA 33-7b).

Durante el paso a través del sistema conductor, el aire se calienta y humedece. Gran parte del polvo y las bacterias que transporta quedan atrapados en el moco secretado por las células que revisten las entradas respiratorias. El moco, junto con los desechos que atrapó, es barrido en forma continua hacia arriba en dirección a la laringe por los cilios que recubren los bronquiolos, los bronquios y la tráquea. Al llegar a la faringe, el moco sale por medio de la tos o es deglutido. El tabaquismo interfiere con este proceso de limpieza



▲ **FIGURA E33-2 Las branquias intercambian gases con el agua** **(a)** Los peces bombean agua hacia dentro a través de la boca y hacia fuera a través de las branquias. Aquí, se retiró el opérculo protector para dejar las branquias al descubierto. **(b)** El agua fluye pasando por un denso grupo de filamentos en pares. **(c)** Las lamelas sobresalen de cada filamento en las branquias. El agua fluye sobre las lamelas en dirección opuesta a la sangre que fluye a través de las cubiertas capilares de las lamelas.

concentración de 10 entre los valores en los tubos inferior y superior, el flujo a contracorriente permite una transferencia continua de líquidos entre los tubos (figura E33-1b, flechas rojas) y, por consiguiente, mayor flujo en general de solutos en comparación con el del intercambio concurrente. Puedes ver lo anterior moviéndote de derecha a izquierda; el líquido en el tubo superior empezó sin nada de O_2 (0, derecha), pero terminó casi con el mismo contenido de O_2 (90) que el líquido en el tubo inferior en un principio (100, izquierda).

Las branquias de los peces (**FIGURA E33-2a**) utilizan el intercambio a contracorriente para promover la difusión de O_2 del agua en los capilares de las branquias, y CO_2 de los capilares en las branquias hacia el agua. Las branquias de los peces constan de una serie de filamentos unidos a los arcos branquiales (**FIGURA E33-2b**). A cada filamento llega un vaso sanguíneo que transporta sangre sin oxígeno del cuerpo y otro que transporta sangre oxigenada hacia el cuerpo. Una serie de lamelas (delgadas protuberancias de tejido) se encuentran agrupadas a través de cada filamento entre los vasos que entran y salen. Una cubierta de capilares en cada lamela transporta sangre del vaso que entra (bajo en O_2 y alto en CO_2) hacia el vaso que sale. El agua (baja en CO_2 y alta en O_2) fluye pasando por las cubiertas de capilares en dirección opuesta al flujo de sangre (**FIGURA E33-2c**).

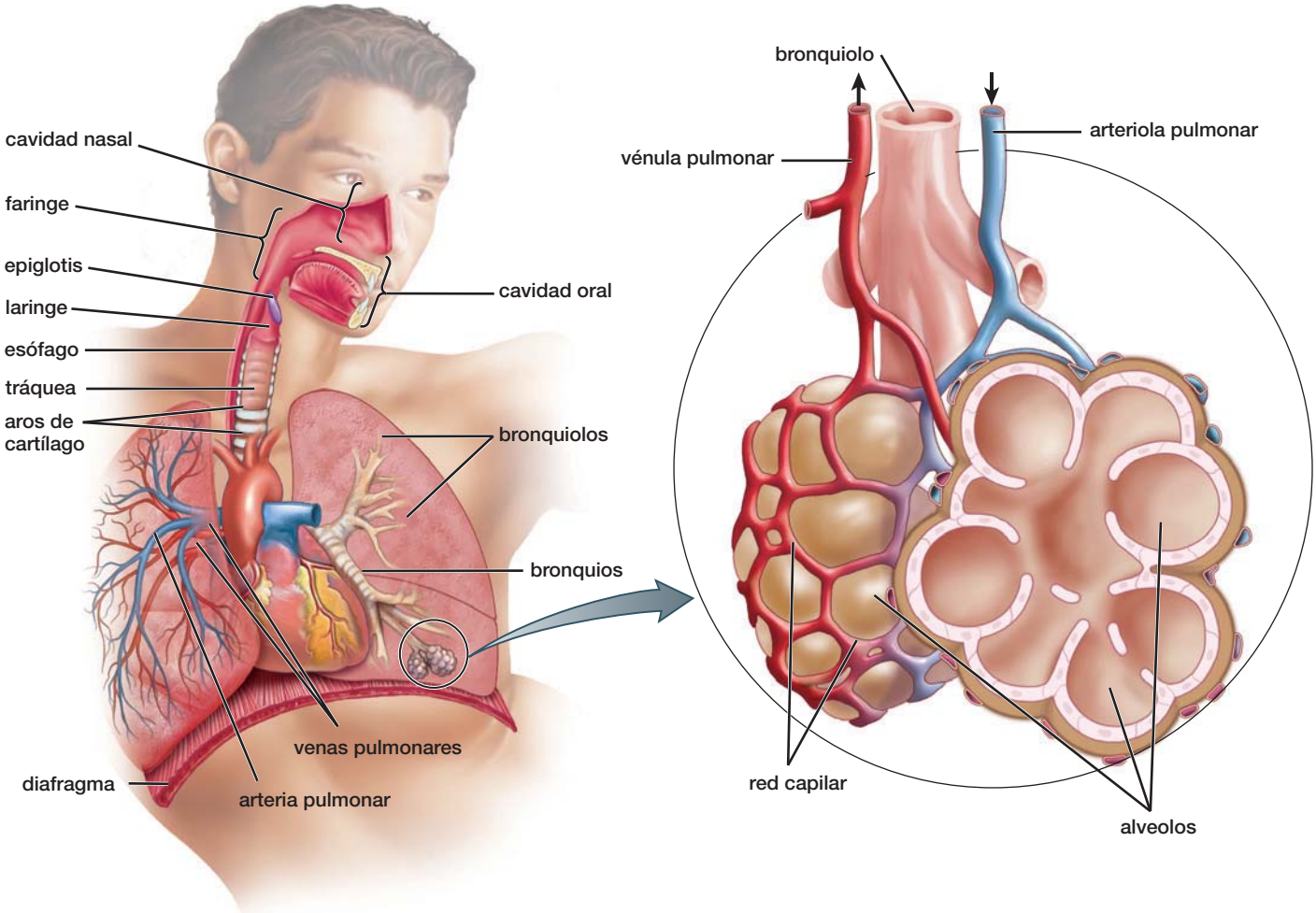
Esta organización promueve un intercambio de gases a contracorriente entre la sangre y el agua, en el que la sangre que llega del cuerpo pierde CO_2 y recoge O_2 del agua que pasa. Como se ilustra en la figura E33-1b, el agua y la sangre mantienen un gradiente de gases conforme pasan de uno a otro. Esta gradiente favorece la difusión continua de O_2 del agua a la sangre, y de CO_2 de la sangre al agua, a través de cada lamela. El intercambio a contracorriente es tan eficiente que algunos peces pueden extraer 85% de O_2 del agua que fluye sobre sus branquias.

paralizando los cilios (*véase* "Guardián de la salud: Fumar, una decisión de vida y respiración" en la página 649).

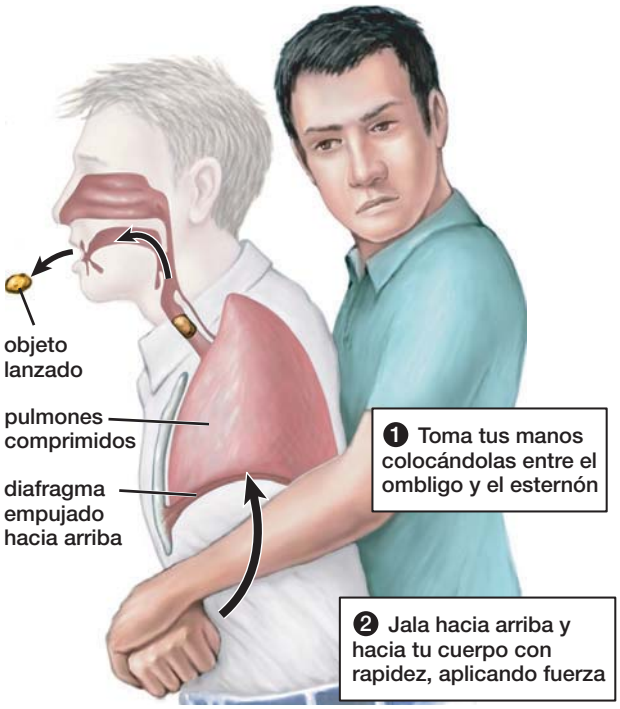
El intercambio de gases ocurre en los alveolos

El pulmón proporciona una enorme superficie húmeda para el intercambio de gases. El sistema de ramificaciones (denso como un árbol) de los bronquiolos conduce aire a los alveolos, que se agrupan alrededor del extremo de cada bronquiolo como si fueran un racimo de uvas. En un adulto promedio, los dos pulmones combinados tienen aproximadamente 300 millones de alveolos. Estas cámaras microscópicas (0.2 milímetros de diámetro) dan al tejido pulmonar amplificado la apariencia de una esponja de color rosado.

Los alveolos ofrecen una gran área superficial, un total de casi 1,550 pies cuadrados (alrededor de 145 metros cuadrados; aproximadamente 80 veces el área superficial de la piel de un ser humano adulto) para la difusión. Una red capilar cubre la mayor parte de la superficie alveolar (*véase* la figura 33-7b). Las paredes de los alveolos consisten en una sola capa de células epiteliales. La **membrana respiratoria**, a través de la cual se extienden los gases, consta de células epiteliales de los alveolos y células en-



▲ **FIGURA 33-7 El aparato respiratorio en los seres humanos (a)** Aquí se ilustran las principales estructuras del sistema respiratorio en los seres humanos. La arteria pulmonar transporta sangre sin oxígeno (azul) a los pulmones; la vena pulmonar transporta sangre oxigenada (rojo) de regreso al corazón. **(b)** Acercamiento de los alveolos (el interior se muestra en cortes transversales) y los capilares que los rodean.


objeto lanzado
pulmones comprimidos
diafragma empujado hacia arriba
❶ Toma tus manos colocándolas entre el ombligo y el esternón
❷ Jala hacia arriba y hacia tu cuerpo con rapidez, aplicando fuerza

◀ **FIGURA 33-8 La maniobra de Heimlich puede salvar vidas** Si una persona se atraganta y no puede respirar, un rescatista puede aplicar la maniobra de Heimlich para expulsar el objeto; dicha maniobra consiste en empujar con rapidez hacia arriba y hacia dentro sobre el diafragma de la persona afectada y forzar a que el aire salga de sus pulmones. Es posible repetir esta acción, en caso de ser necesario.

doteliales que forman la pared de cada capilar, unidas por fibras proteicas que secretan estas células. Como las paredes alveolares y las paredes de los capilares adyacentes sólo tienen una célula de grosor, los gases deben recorrer una distancia muy corta para moverse entre el aire y la sangre (**FIGURA 33-9**). Los alveolos están revestidos con una capa delgada de líquido que contiene *surfactante* o tensoactivo (una sustancia parecida al detergente, compuesta de proteínas y lípidos), la cual evita que las paredes alveolares se peguen entre sí y se colapsen al exhalar el aire. Al pasar los gases se disuelven en este líquido para entrar o salir del aire alveolar.

El oxígeno y el dióxido de carbono se transportan a la sangre mediante distintos mecanismos

Los sistemas respiratorio y circulatorio trabajan en armonía para apoyar la respiración celular. La sangre recoge O_2 del aire en los

Guardián de la salud

Fumar, una decisión de vida y respiración

Alrededor de 440 mil personas en Estados Unidos mueren cada año por enfermedades relacionadas con el tabaquismo, entre las que se incluyen el enfisema, la bronquitis crónica, las enfermedades cardiacas, el infarto, el cáncer de pulmón y muchas otras formas de cáncer.

Al inhalar el humo, sustancias tóxicas como la nicotina y el dióxido de azufre paralizan los cilios que recubren las vías respiratorias; un solo cigarrillo puede desactivarlos durante una hora. Como los cilios eliminan las partículas inhaladas, el tabaquismo los inhibe justo cuando más se necesitan. La parte visible del humo del cigarrillo está conformada de miles de millones de partículas de carbono. Adheridas a estas partículas microscópicas, se encuentran alrededor de 200 sustancias tóxicas diferentes, de las cuales más de una docena son carcinógenos (sustancias que causan el cáncer) conocidos o posibles carcinógenos. Con los cilios incapacitados, las partículas se pegan a las paredes de las vías respiratorias y entran en los pulmones.

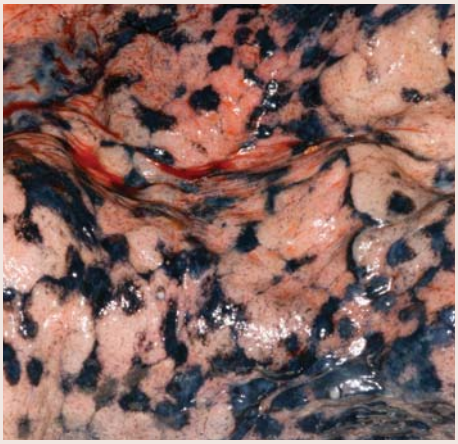
El humo del cigarrillo también afecta las células sanguíneas que defienden el sistema respiratorio fagocitando las partículas extrañas y las bacterias. Como consecuencia, todavía una mayor cantidad de bacterias, polvo y partículas de humo entran en los pulmones. En respuesta a la irritación causada por el humo del cigarrillo, el sistema respiratorio produce mayor cantidad de moco, otro método para atrapar las partículas extrañas. Pero sin que los cilios lo arrastren, el moco se acumula y puede obstruir las vías respiratorias, produciendo la ya familiar "tos del fumador". Partículas de humo microscópicas se acumulan en los alveolos al paso de los años hasta que los pulmones de un fumador constante literalmente se ennegrecen (compara el pulmón normal en la **FIGURA E33-3a** con el pulmón enfermo de la **FIGURA E33-3b**. Cuanto más tiempo se expongan los delicados tejidos de los pulmones a los carcinógenos en las partículas atrapadas, mayor es la probabilidad de desarrollar cáncer (**FIGURA E33-3c**).

Algunos fumadores desarrollan bronquitis crónica, una infección pulmonar persistente caracterizada por tos, hinchazón del revestimiento de las vías respiratorias, incremento en la producción de moco y reducción tanto en número como en actividad de los cilios. El resultado es un menor flujo de aire hacia los alveolos. El monóxido de carbono, presente en altos niveles en el humo del cigarrillo, se une tenazmente a los glóbulos rojos en lugar del oxígeno, reduciendo la capacidad de la sangre para transportar oxígeno y aumentando la carga de trabajo sobre el corazón. La bronquitis crónica y el enfisema aumentan este problema.

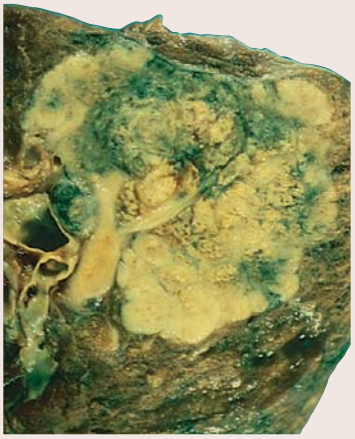
El tabaquismo promueve también la *ateroesclerosis*, o engrosamiento de las paredes arteriales debido a depósitos grasos que pueden dar lugar a ataques cardiacos (*véanse* las páginas 632 y 633). Como resultado de ello, los fumadores tienen 70% más probabilidades que los no fumadores de morir de una enfermedad cardiaca. El monóxido de carbono en el humo del cigarro puede contribuir a los problemas reproductivos que experimentan las mujeres que fuman, porque priva de oxígeno al feto en desarrollo. Estas complicaciones incluyen un aumento en la incidencia de la infertilidad y los abortos, bebés con bajo peso al nacer y, posteriormente, problemas de aprendizaje y conductuales en los niños. A pesar de lo anterior, por lo menos 10% de las mujeres embarazadas en Estados Unidos siguen fumando.

El *tabaquismo pasivo*, o el hecho de respirar humo de cigarrillo, representa un verdadero peligro para la salud de niños y adultos. Los investigadores han llegado a la conclusión de que los niños cuyos padres fuman, tienen menor capacidad pulmonar y mayor probabilidad de contraer bronquitis, neumonía, infecciones del oído, tos y resfriados. Los niños que crecen con fumadores tienen más probabilidades de desarrollar asma y alergias, el tabaquismo pasivo aumenta el número y la gravedad de los ataques de asma. Los cónyuges no fumadores de personas que fuman enfrentan un riesgo 30% más alto de sufrir un ataque cardiaco y cáncer de pulmón que los cónyuges de no fumadores. Los Centers for Disease Control and Prevention (Centros para el Control y la Prevención de las Enfermedades) estiman que el tabaquismo pasivo es responsable de aproximadamente 49 mil muertes relacionadas con el tabaco cada año en Estados Unidos.

(a) Pulmón normal

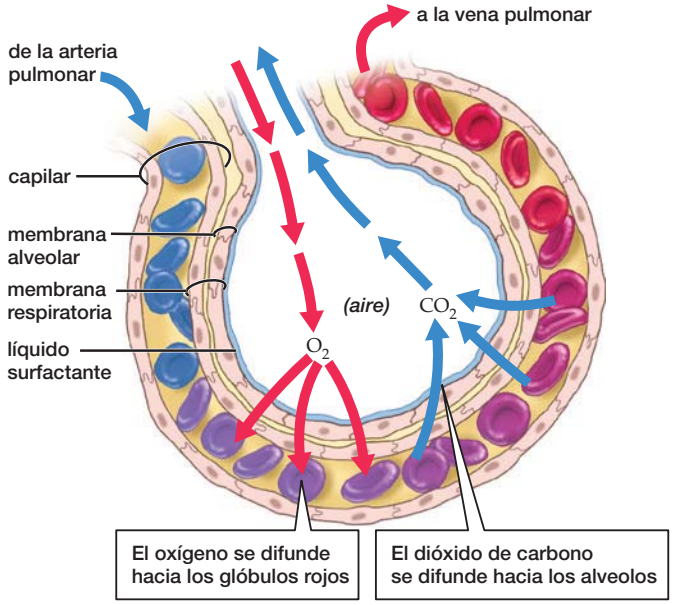


(b) Pulmón de un fumador



(c) Cáncer de pulmón

▲ **FIGURA E33-3 El tabaquismo daña los pulmones** **(a)** Pulmón normal. **(b)** Pulmón de un fumador que murió de enfisema, el tejido está ennegrecido y colapsado porque sus alveolos se rompieron. **(c)** Un cáncer de pulmón es visible en forma de masa pálida; el tejido pulmonar que lo rodea se encuentra ennegrecido por las partículas de humo atrapadas.



▲ **FIGURA 33-9 El intercambio de gases entre los alveolos y los capilares** La membrana respiratoria consiste en alveolos y paredes de los capilares (cada una con el grosor de una célula). Los gases se difunden a través de esta membrana entre los pulmones y el sistema circulatorio. El interior del alveolo está cubierto por un fluido que contiene un tensoactivo resbaladizo que impide que las paredes alveolares se peguen entre sí.

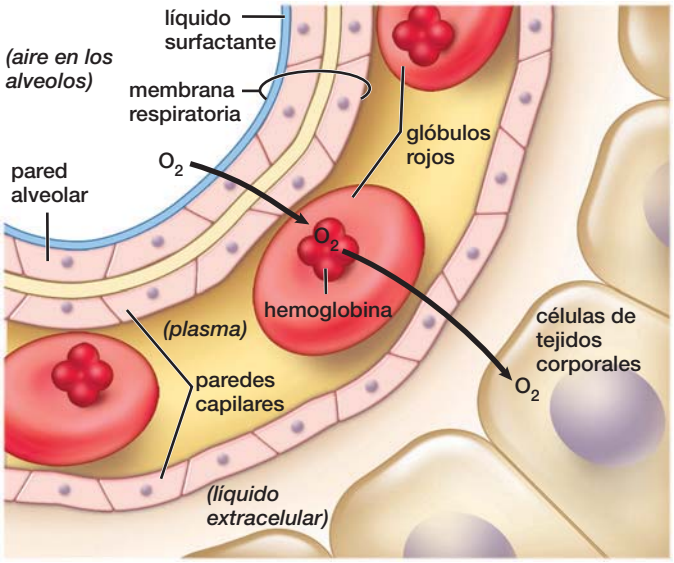
Estudio de caso continuación

Vidas entre humo

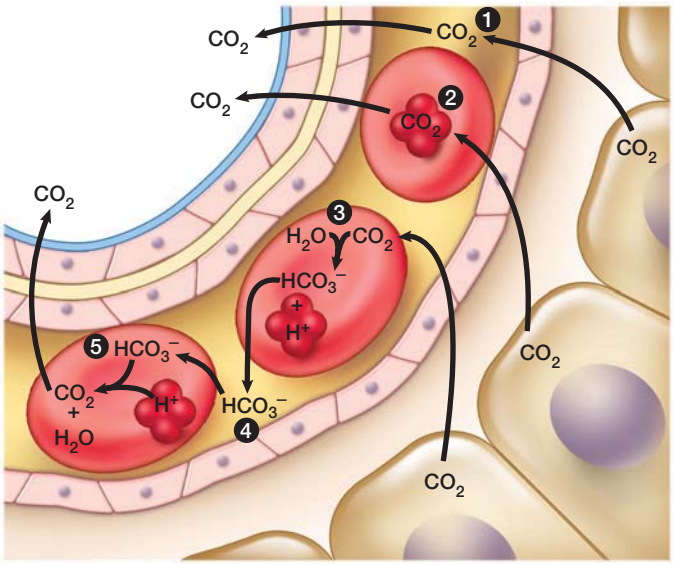
El asma ocurre cuando el tejido muscular liso en los bronquiolos se vuelve hiperexcitable y la producción de moco aumenta, a menudo debido a una alergia a una sustancia inhalada, como humo o polen. Durante un ataque de asma, el músculo liso de los bronquiolos se contrae, reduciendo el diámetro de las vías de aire y provocando que el afectado tenga que hacer un esfuerzo para poder respirar. Los inhaladores para el asma suministran medicamento que relaja estos músculos, volviendo a abrir las vías respiratorias.

Al irritar los bronquiolos, el humo del cigarrillo aumenta en gran medida la probabilidad de un ataque de asma. Sin embargo, la nicotina es tan adictiva que algunos estudiantes llevan consigo tanto cigarros como inhaladores para el asma. Investigaciones recientes demuestran que adolescentes como James, quien fuma al menos 300 cigarrillos al año, presentan un riesgo cuatro veces más alto de desarrollar asma. Los adolescentes que fuman y cuyas madres fumaron durante el embarazo tienen casi nueve veces más probabilidades de desarrollar asma que quienes no presentan ninguno de estos factores de riesgo.

pulmones y la suministra a los tejidos del cuerpo, absorbiendo al mismo tiempo CO_2 de los tejidos para liberarlo en los pulmones. Estos intercambios ocurren debido a que los gradientes de concentración los favorecen. En los pulmones, el contenido de O_2 es alto y el de CO_2 es bajo (**FIGURA 33-10**), mientras que en las células



(a) Transporte de O_2 de los pulmones a los tejidos



(b) Transporte de CO_2 de los tejidos a los pulmones

▲ **FIGURA 33-10 Transporte de oxígeno y dióxido de carbono** **(a)** El alto contenido de oxígeno del aire en los alveolos favorece la difusión de oxígeno a través de la membrana respiratoria y en los capilares alveolares. Aquí, el oxígeno se une a la hemoglobina y es transportado a las células de los tejidos corporales, cuyo contenido más bajo de oxígeno hace que éste salga de los capilares y se dirija al líquido extracelular circundante y a las células. **(b)** El dióxido de carbono se difunde desde las células de los tejidos a través del líquido extracelular y en los capilares. ❶ Una pequeña cantidad de CO_2 se transporta disuelto en el plasma. ❷ Parte del CO_2 se une a la hemoglobina para su transporte. ❸ La mayor parte del CO_2 de los tejidos se combina con H_2O mediante la enzima anhidrasa carbónica en los glóbulos rojos, formando HCO_3^- y H^+. El H^+ se une a la hemoglobina y ❹ el HCO_3^- difunde al plasma para su transporte. ❺ En los capilares alveolares, conforme bajan los niveles de CO_2, el HCO_3^- difunde otra vez hacia los glóbulos rojos, donde la anhidrasa carbónica lo vuelve a combinar con H^+, formando H_2O y CO_2 ❺. El CO_2 difunde hacia el plasma y luego a los alveolos.

PREGUNTA ¿Por qué es importante que los iones de hidrógeno (generados al formarse bicarbonato) permanezcan unidos a la hemoglobina?

Estudio de caso continuación

Vidas entre humo

Los pulmones de un fumador se bloquean con moco repleto de sustancias tóxicas del humo de cigarro. El moco causa irritación e infecciones frecuentes, que estimulan a los glóbulos blancos para que se reúnan en los pulmones. Aquí, liberan enzimas que atacan las paredes de los alveolos, provocando que se vuelvan frágiles y se rompan, causando enfisema. Conforme el enfisema progresa, los pulmones de un fumador se transforman de un aspecto sano de esponja de color rosado, a verse como un queso suizo ennegrecido. La pérdida de alveolos, donde ocurre el intercambio de gases, da lugar a la privación de oxígeno en todo el cuerpo, y en ocasiones a la muerte. Nueve de cada 10 casos de enfisema son provocados por tabaquismo y, aunque el daño resulta permanente, la gente que deja de fumar puede disminuir en gran medida el progreso de la enfermedad.

del cuerpo el contenido de CO_2 es alto y el de O_2 es bajo (*véase* la figura 33-11).

Casi todo el O_2 (alrededor de 98%) transportado por la sangre está unido a la **hemoglobina**, una proteína que da su color a los glóbulos rojos (*véase* la figura 33-10). Cada molécula de hemoglobina puede transportar hasta cuatro moléculas de O_2, cada una unida a uno de los cuatro grupos hemo (que contienen hierro) integrados en la proteína (*véase* la figura 3-20). Al eliminar el oxígeno de la solución en el plasma, la hemoglobina mantiene el gradiente de concentración que mueve el oxígeno de los pulmones al plasma (donde es recogido por la hemoglobina), permitiendo que la sangre transporte mucho más oxígeno que si éste se encontrara solamente disuelto en el plasma. Como el oxígeno se une a la hemoglobina, la proteína cambia de forma, lo que altera su color; la sangre oxigenada tiene un color rojo cereza brillante y la sangre sin oxígeno un color rojo marrón, por lo que se ve con un tono azul a través de la piel. Por esta razón, la sangre oxigenada es representada con color rojo y la sangre sin oxígeno con color azul.

El dióxido de carbono de la respiración celular en las células del cuerpo se difunde a los capilares cercanos y luego es transportada en el torrente sanguíneo hacia las membranas respiratorias de los alveolos. La sangre transporta CO_2 de tres maneras diferentes: casi 10% se disuelve en el plasma (**FIGURA 33-10b** ❶), aproximadamente 20% se une a la hemoglobina (**FIGURA 33-10b** ❷) y la mayor parte (alrededor de 70%) se combina con agua para formar iones bicarbonato (HCO_3^-) en la reacción siguiente:

$$CO_2 + H_2O \rightarrow H^+ + HCO_3^-$$

Esta reacción ocurre en los glóbulos rojos, donde se localiza la enzima necesaria (anhidrasa carbónica) (**FIGURA 33-10b** ❸). Luego, la mayor parte del HCO_3^- se difunde hacia el plasma, mientras casi todo el H^+ permanece en los glóbulos rojos, unido a hemoglobina, lo que ayuda a evitar que el plasma sanguíneo se vuelva demasiado ácido (una condición seria que puede dar lugar al coma y a la muerte). La producción de iones bicarbonato y la unión de parte del CO_2 a la hemoglobina reduce la concentración del CO_2 disuelto en el plasma sanguíneo, aumentando así el gradiente para que el CO_2 se difunda de las células del cuerpo al plasma.

La reacción que produce iones bicarbonato es reversible conforme la sangre fluye a través de los capilares que rodean los alveolos, donde el CO_2 es bajo:

$$H^+ + HCO_3^- \rightarrow CO_2 + H_2O$$

Cuando el CO_2 sale de la sangre y se difunde a los alveolos, el HCO_3^- se difunde otra vez hacia los glóbulos rojos (**FIGURA 33-10b** ❹) donde se recombina con H^+, regenerando CO_2 y H_2O (**FIGURA 33-10b** ❺). Posteriormente, el CO_2 se difunde hacia el aire en los alveolos, que es exhalado desde los pulmones, mientras que el H_2O permanece en la sangre.

El aire se inhala de forma activa y se exhala de manera pasiva

La respiración ocurre en dos etapas: (1) **inhalación**, cuando el aire entra en los pulmones y (2) **exhalación**, cuando sale de los pulmones. La inhalación ocurre cuando la cavidad torácica se agranda. El límite inferior de la cavidad torácica está formado por una lámina muscular: el **diafragma**, que tiene forma de domo hacia arriba cuando está relajado. Durante la inhalación, el diafragma se contrae, jalándolo hacia abajo. Los músculos de las costillas también se contraen durante la inhalación, levantando las costillas hacia arriba y hacia fuera. Estos dos movimientos musculares agrandan la cavidad torácica (**FIGURA 33-11a**). Cuando la cavidad torácica se expande, los pulmones se inflan en su interior, porque un espacio sin aire con una capa de líquido los sella herméticamente contra la pared interior del pecho. Conforme los pulmones se expanden durante la inhalación, su mayor volumen crea un vacío parcial que succiona aire hacia ellos. Una herida punzante en el pecho es peligrosa, en parte porque permite que el aire fluya entre la pared del pecho y los pulmones, ocasionando que se rompa el sello, lo que evita que los pulmones se inflen al expandirse la cavidad torácica.

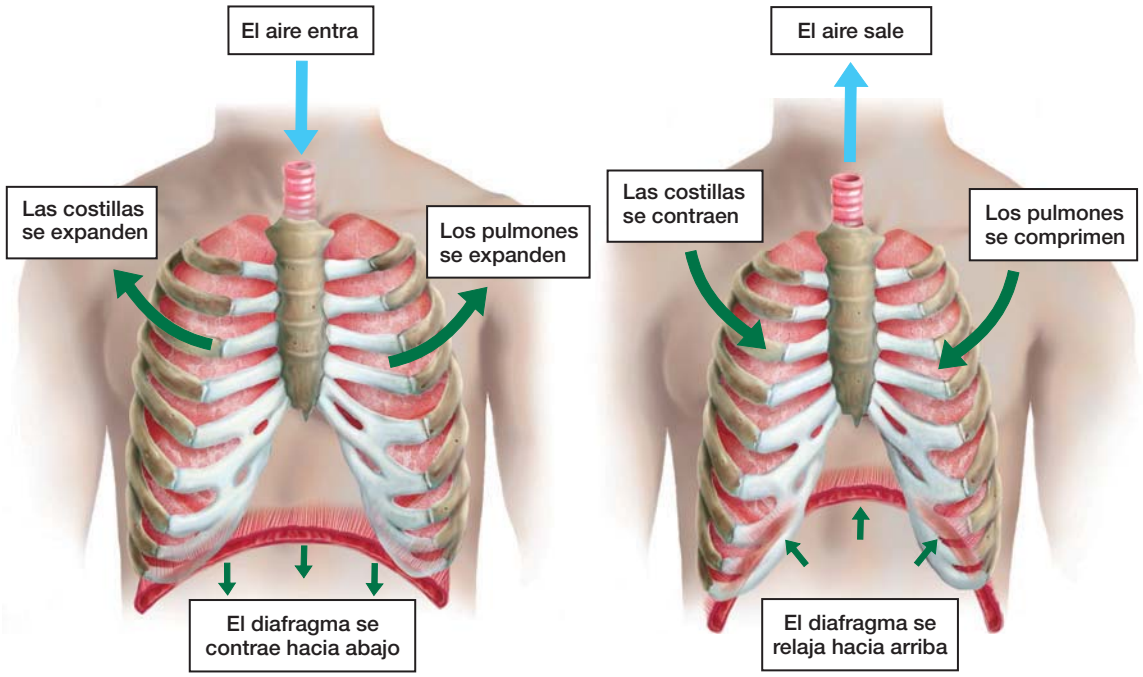
Aunque el aire puede exhalarse de manera forzada, por lo general la inhalación ocurre en forma espontánea al relajarse los

¿Te has preguntado...

por qué las personas pueden morir por respirar monóxido de carbono?

El monóxido de carbono (CO) es un gas tóxico producido por la combustión (como ocurre en los motores, hornos y al quemar carbón y cigarrillos) cuando el combustible no se quema por completo para formar dióxido de carbono. El monóxido de carbono puede ser mortal porque se une a los mismos sitios en la hemoglobina a los que se une el oxígeno, pero se adhiere con una fuerza 200 veces mayor, evitando que la hemoglobina transporte O_2. Las personas pueden morir de asfixia al respirar aire que contenga tan sólo 0.1% de CO.

La hemoglobina unida al CO es de color rojo brillante, al igual que la sangre oxigenada, y como se une con tanta fuerza, el CO ocupa muchos más sitios en ella que el oxígeno. Como resultado de ello, aunque la mayoría de las víctimas de asfixia presentan los labios y las uñas azulados porque la hemoglobina no contiene oxígeno, los labios y uñas de las víctimas de envenenamiento con CO son de color rojo más brillante de lo normal.



▲ **FIGURA 33-11 La mecánica de la respiración** **(a)** Durante la inhalación, los impulsos nerviosos rítmicos del cerebro estimulan el diafragma para contraerlo (halándolo hacia abajo) y los músculos que rodean las costillas se contraen (moviéndolas hacia arriba y hacia fuera). El resultado es un incremento del tamaño de la cavidad torácica, lo cual provoca que el aire entre. **(b)** Durante la exhalación, estos músculos se relajan; esto permite que el diafragma forme un domo hacia arriba y que las costillas se colapsen, haciendo que el aire salga de los pulmones.

PREGUNTA ¿Por qué la contracción del músculo del diafragma (que reduce su tamaño) aumenta el volumen de la cavidad torácica?

músculos que la causan. Cuando el diafragma se relaja, forma un domo hacia arriba; al mismo tiempo, las costillas bajan y se mueven hacia dentro. Ambos movimientos reducen el tamaño de la cavidad torácica y hacen que el aire salga de los pulmones (**FIGURA 33-11b**). Es posible hacer que salga más aire provocando la contracción de los músculos abdominales. Después de la exhalación, los pulmones contienen todavía algo de aire, lo que evita que los delgados alveolos se colapsen y llena los espacios en el interior de la parte conductora del sistema respiratorio. Una respiración típica mueve alrededor de 500 mL de aire "nuevo" hacia el sistema respiratorio. De éstos, sólo alrededor de 350 mL llegan a los alveolos donde ocurre el intercambio de gases. Durante el ejercicio, una respiración más profunda puede mover varias veces más aire.

BioFlix™ Gas Exchange (disponible en inglés)

El centro respiratorio del cerebro controla la frecuencia respiratoria

Imagina cómo sería tener que pensar cada vez que respiraras. Por suerte, la respiración ocurre de manera rítmica y automática sin tener que pensar conscientemente en ella. Pero, a diferencia del músculo cardiaco, los músculos utilizados en la respiración no se activan solos; cada contracción es estimulada por impulsos de las células nerviosas. Dichos impulsos se originan en el **centro respiratorio**, que se localiza en la médula, una parte del cerebro que se encuentra justo arriba de la médula espinal (*véase* la figura 38-12). Las células nerviosas en el centro respiratorio generan explosiones cíclicas de impulsos (potenciales de acción) que provocan la contracción (seguida por la relajación pasiva) de los músculos respiratorios.

El centro respiratorio recibe información de diversas fuentes y ajusta la frecuencia respiratoria y el volumen para cubrir las necesidades cambiantes del organismo. La frecuencia está regulada sobre todo por los receptores de CO_2, que también se localizan en la médula. Éstos ajustan la frecuencia respiratoria para mantener un nivel bajo un tanto constante de dióxido de carbono en la sangre, al tiempo que garantizan que los niveles de oxígeno sigan siendo adecuados. Por ejemplo, si corres hacia tu clase, tus músculos necesitan más ATP. Esto requiere un incremento en la respiración celular, que genera más CO_2. Los receptores en la médula detectan el exceso de CO_2 y te hacen respirar con mayor rapidez y profundidad, para eliminar más CO_2 y obtener más O_2. Estos receptores son muy sensibles; un incremento en el CO_2 de sólo 0.3% puede duplicar la frecuencia respiratoria. Como una especie de sistema de respaldo, también hay receptores de O_2 en la aorta y en las arterias carótidas que estimulan el centro respiratorio para aumentar la velocidad y la profundidad de la respiración si bajan los niveles de oxígeno en la sangre.

Estudio de caso otro vistazo

Vidas entre humo

"Por alguna razón, se cree que un papel enrollado con tabaco y nicotina en su interior te hace ser más popular, confiar más en ti mismo o estar más a la moda. En realidad, no es así", comenta James, quien finalmente dejó de fumar en su tercer intento, justo antes de cumplir 21 años. "Estaba cansado de necesitarlo, de sentirme ansioso, del olor y del sabor. Estaba cansado de las miradas de otras personas, de la vergüenza que sentía, del dolor infligido a mis seres queridos... la lista es interminable."

El éxito de James no es la norma. Casi todos los fumadores que inician el tabaquismo en la preparatoria afirman que lo dejarán en cinco años, pero más de la mitad siguen fumando siete años después. La nicotina en el tabaco es una droga adictiva muy poderosa, tan adictiva como la cocaína o la heroína. Al igual que éstas, la nicotina activa el centro cerebral de recompensa, un grupo de células que se encuentran en lo más profundo del cerebro. Normalmente, este centro es activado por estímulos naturales que nos ayudan a sobrevivir y reproducirnos, como comer alimentos ricos en calorías y participar en una actividad sexual. Pero todas las drogas adictivas también activan el centro cerebral de recompensa, a menudo con mayor intensidad que los estímulos naturales. El cerebro se adapta al volverse menos sensible a estas drogas, y necesita de mayores cantidades para experimentar el mismo efecto estimulante. Estos cambios hacen que el centro de recompensa se sienta menos estimulado en ausencia de la nicotina, produciendo síntomas de abstinencia como deseo de nicotina, depresión, ansiedad, irritabilidad, dificultad para concentrarse, dolores de cabeza y trastornos del sueño.

Por desgracia, la adolescencia es una época en la que el cerebro todavía en desarrollo es particularmente susceptible a la adicción a la nicotina. Evidencias recientes sugieren que los adolescentes que fuman sólo unos cuantos cigarrillos a la semana pueden volverse dependientes del hábito, experimentando ansiedad y otros síntomas de abstinencia cuando tratan de dejarlo. Aunque al menos 70% de los fumadores quisieran dejar el hábito, sólo cerca de la mitad lo lograrán. De aquellos que continúan fumando, casi la mitad morirán por enfermedades relacionadas con el tabaquismo.

Si eres un fumador que logra abandonar el hábito, las recompensas empiezan de inmediato. Después de 20 minutos, tu presión sanguínea y tu pulso bajan. A las 8 horas, el nivel de monóxido de carbono en tu sangre disminuye, permitiendo que el oxígeno en tu sangre aumente a los niveles normales. Después de un día, las probabilidades de que sufras un ataque cardiaco comienzan a disminuir. A los dos días, empezarás a disfrutar más de la comida, ya que tus sentidos del gusto y el olfato aumentarán. Durante los primeros meses, te darás cuenta de que cada vez es más fácil hacer ejercicio conforme tu circulación y tu función respiratoria mejoran. La tos del fumador desaparecerá en forma gradual, la congestión de los senos paranasales cederá y tendrás más energía. Cinco años más tarde presentarás casi la mitad del riesgo de padecer una enfermedad cardiovascular que un fumador constante. Después de 10 años, el riesgo de cáncer pulmonar será de casi la mitad del que tiene un fumador; asimismo, el riesgo de cáncer de páncreas, riñón, vejiga, esófago, garganta y boca también disminuirá. En un periodo de 20 a 30 años, el riesgo de morir por todas las causas relacionadas con el tabaquismo será casi tan bajo como el de las personas que nunca han fumado.

Considera esto

Un estudiante de la Universidad de Illinois habla sobre el tabaquismo: "La gente adquiere el hábito sin importarle nada... Tenemos derecho a elegir cómo vivir". Los Institutos Nacionales de Salud de Estados Unidos reportan que los costos médicos directos del tratamiento de las enfermedades causadas por el tabaquismo son 75 mil millones de dólares al año en dicho país. La sociedad absorbe ese costo, ya sea a través de los impuestos que sostienen a los servicios de salud Medicare y Medicaid, o a través de altas primas de seguros pagadas por individuos y empresas. El aumento en las tarifas de los seguros ha provocado un incremento en el porcentaje de familias no aseguradas, quienes a menudo reciben atención médica inadecuada como resultado de esto. Además, cada año, miles de estadounidenses no fumadores mueren de cáncer de pulmón y enfermedades cardiovasculares atribuibles al tabaquismo pasivo. Con estos hechos en mente, analiza la afirmación acerca de que la gente tiene derecho a decidir si fuma o no.

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

33.1 ¿A qué se debe el intercambio de gases?

El sistema respiratorio contribuye a la respiración celular. El aire rico en oxígeno es inhalado y abastece de O_2 a la sangre, que lo transporta a las células de todo el cuerpo. La sangre también recoge el CO_2 (un desecho de la respiración celular) de las células del cuerpo y lo transporta a los pulmones, donde se libera a la atmósfera.

33.2 Algunas adaptaciones evolutivas para el intercambio de gases

El intercambio de O_2 y CO_2 entre el cuerpo y el ambiente ocurre por difusión a través de una superficie húmeda. En los ambientes acuáticos, los animales con cuerpos muy pequeños o planos pueden carecer de estructuras respiratorias especializadas y, en vez de ellas, depender exclusivamente de la difusión a través de la superficie corporal. Los animales con bajas demandas metabólicas o sistemas circulatorios bien desarrollados también pueden carecer de estructuras respiratorias especializadas. Los animales más grandes y activos han desarrollado sistemas respiratorios especializados. Los animales en ambientes acuáticos suelen tener branquias, como las de los peces y anfibios. En el medio terrestre, las superficies respiratorias deben estar protegidas y mantenerse húmedas internamente. Esto ha dado lugar a la evolución de tráqueas en los insectos y pulmones en los vertebrados terrestres.

La transferencia de gases entre los sistemas respiratorios y los tejidos requiere tanto del flujo masivo como de la difusión. El aire o el agua se mueven mediante el flujo masivo por toda la superficie respiratoria; los gases también son transportados en la sangre por medio del flujo sanguíneo. Los gases se mueven por difusión a través de las membranas entre el sistema respiratorio y los capilares y entre los capilares y los tejidos.

33.3 ¿Cómo funciona el sistema respiratorio en los seres humanos?

El sistema respiratorio humano incluye una parte conductora que consiste en nariz y boca, faringe, laringe, tráquea, bronquios y bronquiolos, y una porción para el intercambio de gases que está compuesta por alveolos. La sangre, dentro de una densa red capilar que rodea los alveolos, libera CO_2 hacia el aire alveolar y absorbe O_2 de éste.

La mayor parte del O_2 transportado en la sangre se une a la hemoglobina en los glóbulos rojos. Al eliminar el O_2 de la solución en el plasma, la hemoglobina mantiene un gradiente que favorece la difusión de oxígeno del aire en los alveolos en la sangre. Posteriormente, la hemoglobina transporta el O_2 a los tejidos corporales, donde se difunde. El dióxido de carbono se difunde de los tejidos hacia la sangre. La mayor parte es transportada por iones de bicarbonato, una parte se adhiere a la hemoglobina y un poco es transportado como disolución en el plasma sanguíneo.

La respiración consiste de la inhalación, que introduce de forma activa aire a los pulmones mediante la contracción del diafragma y los músculos de las costillas, expandiendo la cavidad torácica. La exhalación es pasiva y ocurre cuando estos músculos se relajan, con la consecuente reducción del volumen de la cavidad torácica y la expulsión del aire. La respiración es controlada por el centro respiratorio de la médula. La frecuencia respiratoria es controlada por los receptores que monitorean los niveles de dióxido de carbono y oxígeno, sobre todo aquellos en la médula que identifican los niveles de CO_2.

BioFlix™ Gas Exchange (Intercambio de gases)

Términos clave

alveolo *646*
branquia *642*
bronquio *646*
bronquiolo *646*
centro respiratorio *652*
cuerdas vocales *645*
diafragma *651*
epiglotis *645*
espiráculo *643*
exhalación *651*
faringe *645*
flujo masivo *642*
hemoglobina *651*
inhalación *651*
intercambio a contracorriente *643*
laringe *645*
maniobra de Heimlich *645*
membrana respiratoria *647*
parte conductora *645*
parte de intercambio de gases *645*
pulmón *643*
respiración *641*
tráquea *645*
tráqueas *643*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. ¿Qué porción de la parte conductora del sistema respiratorio es compartida con el tracto digestivo? _____ ¿Qué estructura normalmente evita que la comida entre en la laringe? _____ Luego de pasar por la laringe, el aire viaja en secuencia a través de _____, _____ y _____, después de lo cual entra en la parte donde se realiza el intercambio de gases del sistema respiratorio, que consiste en _____.
2. En los pulmones, el oxígeno se difunde a los vasos sanguíneos conocidos como _____. La mayor parte del oxígeno en la sangre es transportado por una proteína llamada _____. La mayor parte del dióxido de carbono en la sangre es transportado en forma de iones _____. Las células requieren de oxígeno y liberan dióxido de carbono porque generan energía mediante el proceso de _____.
3. La membrana respiratoria se encuentra en _____. Dicha membrana consta de la pared de un(a) _____ y la pared de un(a) _____ unidas por tejido conectivo. La membrana respiratoria tiene un grosor de (¿cuántas?) _____ células. El interior de la membrana respiratoria está revestido con un líquido que contiene _____.
4. El aire es inhalado cuando el _____ y los músculos de las costillas se contraen, haciendo que la cavidad torácica _____. En contraste, la exhalación es un proceso de _____, provocado por _____ y permite que estos músculos _____. La respiración es impulsada por las neuronas de la _____ localizadas en el _____ del cerebro. La frecuencia respiratoria disminuye cuando los receptores detectan un exceso de _____ en la sangre.
5. Menciona tres enfermedades que se presentan con mayor frecuencia en los fumadores: _____, _____ y _____. Menciona tres trastornos (empeorados por el tabaquismo pasivo) que son mucho más frecuentes en hijos de fumadores que en hijos de no fumadores: _____, _____ y _____.

Preguntas de repaso

1. Describe el intercambio a contracorriente. ¿Cuáles son los beneficios de este proceso? ¿Cómo funciona en las branquias de los peces?
2. Traza la ruta tomada por el aire en el sistema respiratorio de los mamíferos; menciona las estructuras a través de las cuales fluye y el punto en el que ocurre el intercambio de gases.
3. Explica algunas características de los animales que habitan en ambientes húmedos que hacen que los sistemas respiratorios especializados sean innecesarios.
4. ¿Cómo se inicia la respiración? ¿Cómo se modifica y por qué estos controles son adaptativos?
5. ¿Qué eventos ocurren durante la inhalación en el ser humano? ¿En la exhalación? ¿Cuál de éstos siempre es un proceso activo?
6. Describe los efectos del tabaquismo en el sistema respiratorio de los seres humanos.
7. Compara el flujo masivo y la difusión. Explica cómo interactúa el flujo y la difusión para promover el intercambio de gases entre el aire y la sangre, y entre la sangre y los tejidos.
8. Compara la manera de transportar el CO_2 y el O_2 en la sangre. Incluye la fuente y el destino de cada uno.
9. Explica de qué manera la estructura y la organización de los alveolos los hacen adecuados para su función en el intercambio de gases.

Aplicación de conceptos

1. BioÉtica Los trasplantes de corazón y pulmón se realizan en algunos casos en los que ambos órganos han sido dañados por fumar. Con base en tu conocimiento actual acerca de los sistemas respiratorio y circulatorio y las decisiones de estilo de vida que podrían dañar estos sistemas de órganos, ¿qué criterios utilizarías para elegir a un receptor de un trasplante de este tipo? Considera la escasez de donadores de órganos al tomar tu decisión.
2. La nicotina es una droga contenida en el tabaco, responsable de varios de los efectos que buscan los fumadores. Analiza las ventajas y desventajas de los cigarrillos bajos en nicotina.
3. Analiza por qué una breve exposición al monóxido de carbono es mucho más peligrosa que una exposición similar al dióxido de carbono.
4. Revisa los sistemas respiratorios de los insectos y los mamíferos (consulta el capítulo 32). ¿De qué manera el sistema respiratorio de un insecto tiene algunas de las funciones del sistema circulatorio de los mamíferos?
5. Mary, una niña testaruda de tres años de edad, amenaza con dejar de respirar hasta morir si no se sale con la suya. ¿Puede cumplir su amenaza? Explica.

MB *Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).*

Nutrición y digestión

Capítulo 34

Estudio de caso

¿Adelgazar hasta morir?

REFLEJADA EN SU CARRERA, la ex supermodelo Carré Otis dice: “Hice sacrificios que pusieron en riesgo mi vida. Entré a un mundo que parecía apoyar la mentalidad de ‘haré lo que sea’ para conservar una delgadez anormal”. Para muchos modelos, artistas y otros que se encuentran ante la mirada pública, satisfacer las expectativas de la delgadez es una lucha constante que puede llevarlos a la desgracia. Después de haber superado la anorexia, Carré Otis es ahora vocera de la National Eating Disorders Association (Asociación Nacional de Trastornos Alimentarios) de Estados Unidos y espera ayudar a otros a evitar el daño que sufrió su cuerpo. “Era común que las chicas con las que trabajaba sufrieran un infarto cardiaco; un trastorno alimentario que no se trata puede ser una enfermedad mortal.”

Entre los trastornos alimentarios —que son más frecuentes en las mujeres— existen dos condiciones particularmente debilitantes: la anorexia y la bulimia. Algunos de los famosos que han padecido estos trastornos son Jane Fonda, la fallecida princesa Diana, Paula Abdul, Elton John y Ana Carolina Reston, una de las varias modelos que murieron debido a complicaciones derivadas de la anorexia. Los anoréxicos tienen gran temor a subir de peso; aunque su cuerpo sea esquelético, ellos se ven gordos. En consecuencia, comen muy poco y a menudo hacen ejercicio de modo compulsivo. Después de quemar casi toda su grasa corporal, los hambrientos cuerpos de los anoréxicos utilizan el tejido muscular para proveerse de energía. El trastorno altera las funciones digestivas, reproductoras, endocrinas y cardiacas. Las consecuencias pueden ser desastrosas.

Los bulímicos (algunos de los cuales son anoréxicos, mientras otros mantienen un peso normal) comen con exageración, es decir, consumen enormes cantidades de alimento en poco tiempo. Para purgar el alimento de su cuerpo se inducen el vómito o toman sobredosis de laxantes; también llegan a hacer ejercicio en exceso.

¿Cómo interfieren los trastornos alimenticios con la capacidad del cuerpo de obtener los nutrimentos y cuáles son las posibles consecuencias? ¿Cuáles son algunos tratamientos para quienes comen de menos o de más? ¿Qué nutrimentos necesita nuestro cuerpo y cómo los obtiene de los alimentos que comemos? Sigue leyendo y lo sabrás.

▲ Recuperada de la anorexia, Carré Otis es ahora un modelo de salud.

De un vistazo

Estudio de caso ¿Adelgazar hasta morir?

34.1 ¿Qué nutrimentos necesitan los animales?

Casi toda la energía se obtiene de los carbohidratos y los lípidos

Estudio de caso continuación ¿Adelgazar hasta morir?

Los nutrimentos esenciales proporcionan materias primas

Cerca de 60% del cuerpo humano es agua

Las guías nutricionales ayudan a la gente a obtener una dieta balanceada

34.2 ¿Cómo ocurre la digestión?

En las esponjas, la digestión se produce en células individuales

El sistema digestivo más simple es una cavidad con una abertura

Casi todos los animales tienen sistemas digestivos tubulares con compartimentos especializados

Especializaciones digestivas de los vertebrados

34.3 ¿Cómo digieren los seres humanos el alimento?

La digestión mecánica y química comienza en la boca

El esófago conduce el alimento al estómago, donde continúa la digestión mecánica y química

Estudio de caso continuación ¿Adelgazar hasta morir?

Casi toda la digestión química ocurre en el intestino delgado

Investigación científica El vínculo entre las bacterias y la úlcera

Casi toda la absorción ocurre en el intestino delgado

Guardián de la salud: ¿Comer hasta morir?

En el intestino grueso se absorbe el agua y se forman las heces

El sistema nervioso y las hormonas controlan la digestión

Estudio de caso otro vistazo ¿Adelgazar hasta morir?

34.1 ¿QUÉ NUTRIMENTOS NECESITAN LOS ANIMALES?

Tus alimentos contienen nutrimentos importantes, ya sea que comas coliflor o un caramelo. Los **nutrimentos** son sustancias obtenidas del ambiente que necesitan los organismos para su crecimiento y supervivencia. Los animales obtienen los nutrimentos del alimento y el agua; ésta en sí es esencial y a menudo también contiene minerales disueltos. Los nutrimentos animales se dividen en seis categorías principales: carbohidratos, lípidos, proteínas, minerales, vitaminas y agua. Estas sustancias satisfacen dos requisitos básicos para la supervivencia: proporcionan energía y materias primas para sintetizar las moléculas vitales.

Casi toda la energía se obtiene de los carbohidratos y los lípidos

Las células dependen de un suministro continuo de energía para mantener su increíble complejidad y amplia gama de actividades. Sin esta energía, las células mueren en minutos. Los nutrimentos que producen energía son los lípidos (grasas y aceites), carbohidratos (monosacáridos como la glucosa, disacáridos como la sacarosa y polisacáridos como el almidón) y proteínas. Aun cuando las dietas de las personas varían mucho, en una dieta típica estadounidense los carbohidratos producen cerca de 50% de la energía total; los lípidos, alrededor de 35%, y las proteínas, cerca de 15% (muy por encima del promedio mundial de proteína). Estas moléculas se degradan por medio de la digestión, que libera subunidades las cuales se usarán para generar ATP en las células durante la respiración celular (*véase* el capítulo 8).

La energía de los nutrimentos se mide en calorías

Una **caloría** es la cantidad de energía requerida para aumentar en 1 °C la temperatura de un gramo de agua. Así, los científicos miden las calorías almacenadas en los alimentos al quemarlas por completo y medir el calor producido. Como una caloría es una cantidad tan minúscula de energía en relación con lo que emplea nuestro cuerpo (por ejemplo, una hamburguesa con queso contiene 700 mil calorías), el contenido de calorías de los alimentos se mide en unidades de 1,000 calorías (kilocalorías) o **Calorías** con C mayúscula (así, la hamburguesa contiene 700 Calorías). Cerca de 60% de la energía calórica en los alimentos que comemos se libera como calor; el restante 40% está disponible para generar ATP, que se utiliza continuamente durante las reacciones metabólicas, incluyendo aquellas que producen la actividad cerebral, la contracción muscular, el transporte activo entre las membranas y la síntesis de nuevas moléculas biológicas.

El cuerpo humano promedio en reposo quema alrededor de 70 Calorías por hora, pero hay varios factores que influyen en este valor. Por ejemplo, el tejido muscular requiere más calorías para mantenerse que el mismo peso de tejido graso, de modo que un individuo musculoso quemará más calorías con sólo estar sentado, que una persona del mismo peso con una gran cantidad de grasa. La gente también difiere en cuanto a la **velocidad metabólica**, la rapidez a la que ocurren las reacciones celulares que liberan la energía. El ejercicio aumenta significativamente los requerimientos calóricos; los atletas bien entrenados pueden quemar temporalmente cerca de 20 Calorías por minuto durante el ejercicio vigoroso. El contenido calórico de algunos alimentos y el tiempo requerido para quemar dichas calorías mediante varios tipos de ejercicio se presentan en la **tabla 34-1**.

Los carbohidratos son una fuente de energía rápida

Los carbohidratos (*véanse* las páginas 38 a 43) incluyen azúcares como la glucosa, de la cual las células obtienen casi toda su energía; la sacarosa, que es el azúcar de mesa, y los polisacáridos, largas cadenas de moléculas de glucosa. La celulosa, el almidón y el glucógeno son polisacáridos compuestos de cadenas de glucosa. La celulosa, el principal componente estructural de las paredes celulares vegetales, es el carbohidrato más abundante en el planeta, pero sólo algunos tipos de animales lo pueden digerir, como se describe más adelante. El almidón es una fuente importante de energía para los seres humanos y muchos otros animales, así como el material principal de almacenamiento de energía vegetal.

Los animales usan el glucógeno para el almacenamiento de energía a corto plazo. Los animales, incluso los seres humanos, almacenan el glucógeno en el hígado y los músculos. A veces los atletas "se cargan de carbohidratos" antes de competir mediante la ingesta de alimentos como papas y pasta, con el fin de almacenar la mayor cantidad de glucógeno posible. Aunque los seres humanos pueden acumular cientos de kilos de grasa, la mayoría almacena menos de medio kilo de glucógeno. Durante el ejercicio, como correr, el cuerpo utiliza el glucógeno como fuente de energía rápida.

Tabla 34-1 Energía aproximada que gasta una persona de 68 kilogramos para diferentes actividades

Actividad	Calorías/hora	Tiempo para "quemar calorías"			
		700 Calorías (hamburguesa con queso)	340 Calorías (helado en cono)	70 Calorías (manzana)	40 Calorías (brócoli, 1 taza)
Correr (9.7 km/h)	700	43 min	26 min	6 min	3 min
Esquiar a campo traviesa (moderado)	560	54 min	32 min	7.5 min	4 min
Patinar sobre ruedas	490	1 h 1 min	37 min	8.6 min	5 min
Montar en bicicleta (17.7 km/h)	420	1 h 11 min	43 min	10 min	6 min
Caminar (4.8 km/h)	250	2 h	1 h 12 min	17 min	10 min
Jugar *frisbee*	210	2 h 23 min	1 h 26 min	20 min	11 min
Estudiar	100	5 h	3 h	42 min	24 min

Las grasas y los aceites son las fuentes de energía más concentradas

Las grasas y los aceites son las fuentes de energía más concentradas, ya que contienen casi el doble de Calorías por gramo que los carbohidratos o las proteínas (cerca de 9 Calorías por gramo de grasas en comparación con casi 4 Calorías por gramo de proteínas y carbohidratos).

Cuando la dieta de un animal proporciona más energía de la que éste gasta, el exceso de carbohidratos y lípidos se almacena como grasa corporal. Además de su alto contenido calórico, la grasa es hidrofóbica, por lo que no atrae agua ni se disuelve en ella, como los carbohidratos y las proteínas. Es por esto que los depósitos de grasa no provocan que el agua extra se acumule en el cuerpo, permitiendo que estos depósitos almacenen más Calorías con menos peso que otras moléculas. La reducción de peso facilita a los animales moverse más rápido (importante para escapar de los depredadores y cazar presas) y usar menos energía al moverse (aspecto relevante cuando el suministro de alimento es limitado).

Además de almacenar energía, los depósitos grasos pueden proporcionar aislamiento. La grasa, que sólo transmite un tercio del índice de calor de otros tejidos corporales, con frecuencia se almacena en una capa directamente debajo de la piel. Los animales que viven en climas polares o en aguas marinas frías, como los pingüinos, focas, ballenas y morsas, dependen mucho de esta capa aislante, la cual reduce la cantidad de energía que deben gastar para mantenerse calientes (**FIGURA 34-1**).

Como los seres humanos evolucionamos bajo las mismas limitantes de alimento que otros animales, tenemos una fuerte tendencia a comer cuando hay alimento disponible, y a menudo comemos más de lo necesario por la ancestral idea de que tal vez después se requiriera la energía, cuando el alimento estuviese escaso. Algunas sociedades modernas ahora tienen acceso a una cantidad casi ilimitada de alimentos con alto valor calórico. En este ambiente, nuestra tendencia natural a comer de más puede ser una desventaja y algunos deberemos tener mucha fuerza de voluntad para evitar almacenar cantidades excesivas de grasa y tener sobrepeso. El **índice de masa corporal (IMC)** es una herramienta común para calcular un peso saludable: un IMC de 18.5 a 24.9 se considera saludable. Los Centros para el Control y la Prevención de Enfermedades de Estados Unidos calculan que cerca de 33% de los adultos de dicho país tiene sobrepeso (IMC de 25 a 29.9) y otro 33% es obeso (IMC de 30 o más); consulta "Guardián de la salud: ¿Comer hasta morir?" en este capítulo.

▲ **FIGURA 34-1 La grasa genera aislamiento** Estas morsas pueden soportar las heladas aguas de los mares árticos debido a que una gruesa capa de grasa debajo de la piel las aísla del frío.

Estudio de caso continuación

¿Adelgazar hasta morir?

Un IMC menor de 18.5 se considera de bajo peso. Carrè Otis, que llegó a pesar menos de 45 kilogramos con una estatura de 1.78 metros, tenía entonces un IMC de 14.2. En reconocimiento de que algunas modelos fallecieron por complicaciones de anorexia, el desfile de modas "Madrid Fashion Week" en España prohibió la participación de modelos con un IMC menor de 18 en sus desfiles. Algunas compañías dedicadas al tema de la moda han seguido la tendencia y no permiten en su publicidad modelos de peso bajo.

Los nutrimentos esenciales proporcionan materias primas

Para mantenernos sanos, nuestra dieta debe proporcionar al cuerpo una variedad de materias primas. Las células pueden sintetizar la mayoría de las moléculas que requiere nuestro cuerpo, pero no son capaces de hacer esto con ciertas materias primas, llamadas **nutrimentos esenciales**, que deben proveerse en la dieta. Por ejemplo, aunque los carbohidratos son una fuente importante de energía y parte de una dieta balanceada, no se consideran nutrimentos esenciales porque el cuerpo sólo puede sintetizar aquellos que necesitamos. Los nutrimentos esenciales que se requieren difieren de un tipo de animal a otro. La mayoría de los mamíferos aparte de los

seres humanos puede sintetizar la vitamina C (ácido ascórbico) por lo que, en su caso, dicho ácido no es un nutrimento esencial. Los nutrimentos esenciales de los seres humanos incluyen ciertos ácidos grasos y aminoácidos, varios minerales y vitaminas, y el agua.

Ciertos ácidos grasos son esenciales en la dieta humana

Las grasas y los aceites son más que una simple fuente de energía; algunos producen **ácidos grasos esenciales**. Éstos sirven de materia prima para sintetizar las moléculas que participan en una amplia gama de actividades fisiológicas: ayudan a absorber las vitaminas solubles en lípidos (que se describen más adelante) y son importantes en la reproducción celular, el desarrollo fetal y la respuesta inmunitaria. Las fuentes importantes de ácidos grasos esenciales incluyen aceites de pescado, de canola, de soya, de linaza así como nueces.

Los aminoácidos forman los bloques de construcción de las proteínas

En el tubo digestivo, la proteína del alimento se desdobla en subunidades: los aminoácidos, que se pueden usar para sintetizar nuevas proteínas. Los seres humanos no tienen la capacidad de sintetizar nueve (adultos) o 10 (niños) de los 20 aminoácidos utilizados en las proteínas. Estos **aminoácidos esenciales** se deben obtener de alimentos ricos en proteínas, como carne, leche, huevo, maíz, frijol y soya. Como muchas proteínas vegetales no incluyen algunos de los aminoácidos esenciales, los vegetarianos deben consumir una variedad de plantas (como leguminosas, frijol, lentejas, chícharos) cuyas proteínas los proveen colectivamente. Las proteínas realizan muchas funciones en el cuerpo: actúan como enzimas, receptores en las membranas celulares, moléculas que transportan oxígeno (hemoglobina), proteínas estructurales (pelo y uñas), anticuerpos y participan en la contracción muscular. La deficiencia de proteínas puede causar una condición debilitante llamada Kwashiorkor (**FIGURA 34-2**), que se encuentra con más frecuencia en los países pobres.

▲ **FIGURA 34-2 Kwashiorkor se debe a la deficiencia de proteínas** En niños con Kwashiorkor, los bajos niveles de la proteína albúmina en la sangre hacen que se reduzca la presión osmótica y que los líquidos se filtren de los capilares al área abdominal, lo cual provoca su inflamación. Los músculos también se atrofian debido a la falta de proteína.

Los minerales son elementos que requiere el cuerpo

Los **minerales** son elementos que desempeñan muchas funciones importantes en la nutrición animal. Como ningún organismo puede producirlos, todos los minerales son nutrimentos esenciales que se deben obtener por medio de los alimentos o de suplementos. Minerales como calcio, magnesio y fósforo son constituyentes importantes de huesos y dientes. Sodio, calcio y potasio son fundamentales para la contracción muscular y la conducción de los impulsos nerviosos. El hierro es un componente básico de cada molécula de hemoglobina en la sangre, y el yodo se encuentra en las hormonas que produce la glándula tiroides. También necesitamos cantidades pequeñas de otros minerales como zinc y magnesio (ambos se requieren para el funcionamiento de algunas enzimas), cobre (necesario para la síntesis de la hemoglobina) y cromo (utilizado en el metabolismo de los carbohidratos). En la **tabla 34-2** se incluyen los minerales necesarios para el ser humano; también se indica cuáles son sus fuentes, las funciones importantes en el cuerpo y los síntomas de deficiencias graves.

Las vitaminas tienen muchas funciones en el metabolismo

"¡Tómate tus vitaminas!" es una frase recurrente en muchos hogares con niños. Pero, ¿por qué son tan importantes? Las **vitaminas** son un grupo diverso de moléculas orgánicas que requieren los animales en pequeñas cantidades para la función celular, crecimiento y desarrollo normales. Se necesitan muchas vitaminas para el funcionamiento correcto de las enzimas que controlan las reacciones metabólicas en el cuerpo. Las vitaminas son nutrimentos esenciales que el cuerpo no puede sintetizar (o no puede hacerlo en las cantidades adecuadas para mantener la salud), de modo que se deben obtener de la dieta. En la **tabla 34-3** se presentan las vitaminas esenciales para la nutrición humana. Se agrupan en dos categorías: solubles en agua y solubles en lípidos.

Vitaminas solubles en agua *(hidrosolubles)*. Las vitaminas solubles en agua incluyen la vitamina C y los nueve compuestos que constituyen el complejo de vitamina B. Como estas sustancias se disuelven en el plasma acuoso de la sangre y se filtran a través de los riñones, no se almacenan en cantidades considerables. Por tanto, se debe reabastecer de forma constante el suministro de estas vitaminas al cuerpo mediante la dieta.

La mayoría de las vitaminas solubles en agua actúan como *coenzimas*; es decir, trabajan en conjunto con las enzimas para estimular las reacciones químicas que proveen la energía o sintetizan las moléculas biológicas. Como cada vitamina participa en diversos procesos metabólicos, la deficiencia de alguna puede causar una amplia gama de efectos (*véase* la tabla 34-3). Por ejemplo, la deficiencia de la vitamina B, niacina, provoca la inflamación de la lengua y lesiones en la piel por pelagra (**FIGURA 34-3**), así como algunos trastornos nerviosos. El ácido fólico, otra vitamina del complejo B, se requiere para sintetizar la timina, un componente del ADN; la deficiencia de ácido fólico afecta la reproducción celular en el cuerpo. Como podrás suponer, es muy importante que las mujeres embarazadas obtengan suficiente ácido fólico para proveer al feto que crece con rapidez. La deficiencia de ácido fólico también puede producir una disminución de los glóbulos rojos y provocar anemia. Para que el ácido fólico funcione de manera correcta, se requieren cantidades pequeñas de vitamina B_{12}. En la dieta humana, la vitamina B_{12} se obtiene al comer proteína animal (carne y lácteos) o a través de la ingesta de suplementos vitamínicos.

Vitaminas solubles en lípidos *(liposolubles)*. Las vitaminas solubles en lípidos se pueden almacenar en la grasa corporal y acumularse en el

Tabla 34-2 Minerales necesarios para el ser humano

Mineral	Fuentes dietéticas	Funciones importantes en el cuerpo	Síntomas de deficiencia
Calcio	Leche, queso, vegetales de hojas	Ayuda en la formación y mantenimiento de huesos y dientes; ayuda en la coagulación sanguínea; contribuye a la transmisión de impulsos nerviosos y a la contracción muscular	Atrofia del crecimiento, raquitismo, osteoporosis
Fósforo	Leche, queso, carne, aves, granos	Ayuda a mantener el pH de los líquidos corporales; contribuye a la formación de huesos y dientes; componente de ATP y de fosfolípidos en las membranas celulares	Debilidad muscular, debilitamiento óseo
Potasio	Carnes, leche, frutas	Ayuda a mantener el pH y la presión osmótica de los líquidos corporales; importante en la actividad del sistema nervioso	Náusea, debilidad muscular, parálisis
Cloro	Sal de mesa	Ayuda a mantener el pH y la presión osmótica de los líquidos corporales; componente de HCl que producen las glándulas gástricas; importante en la actividad del sistema nervioso	Calambres musculares, apatía, disminución del apetito
Sodio	Sal de mesa	Ayuda a mantener el pH y la presión osmótica de los líquidos corporales; importante en la actividad del sistema nervioso	Calambres musculares, náusea
Magnesio	Granos enteros, vegetales de hojas, lácteos, leguminosas, nueces	Ayuda a activar muchas enzimas	Temblores, debilidad y espasmos musculares, latidos irregulares, hipertensión
Hierro	Carnes, leguminosas, nueces, granos enteros, vegetales de hojas	Componente de hemoglobina y muchas enzimas	Anemia por deficiencia de hierro (debilidad, menor resistencia a infecciones)
Flúor	Agua fluorada, mariscos	Componente de dientes y huesos	Más caries; puede aumentar el riesgo de osteoporosis
Zinc	Mariscos, carne, cereales, nueces, leguminosas	Constituyente de varias enzimas; componente de las proteínas requeridas para el crecimiento normal, olfato y gusto	Retraso de crecimiento, problemas de aprendizaje, inmunidad deprimida
Yodo	Sal yodada, mariscos, lácteos, muchos vegetales	Componente de las hormonas tiroideas	Bocio (agrandamiento de la glándula tiroides)
Cromo	Carnes, granos enteros	Ayuda a mantener normales los niveles de glucosa en la sangre	Aumento de insulina en la sangre; mayor riesgo de diabetes de inicio en edad adulta

cuerpo al paso del tiempo. Las vitaminas solubles en lípidos A, D, E y K tienen varias funciones (*véase* la tabla 34-3). Con la vitamina A se sintetiza la molécula que capta la luz en la retina del ojo; una deficiencia puede afectar la vista nocturna. La vitamina D se requiere para la formación normal de los huesos; su deficiencia puede causar deformidades óseas, como el raquitismo (**FIGURA 34-4**). La vitamina D se produce de manera natural en la piel expuesta a la luz solar, por lo que es posible que quienes se exponen poco a este tipo de luz no sinteticen suficiente cantidad de esta vitamina. Los investigadores han encontrado que muchas mujeres adultas,

▲ **FIGURA 34-3 Pelagra provocada por una deficiencia de niacina** Los síntomas de pelagra incluyen lesiones escamosas, de rojizas a café en la piel, visibles en la cara y cuello de este niño.

▲ **FIGURA 34-4 Raquitismo provocado por deficiencia de vitamina D** La falta de vitamina D en la infancia impide que los huesos absorban suficiente calcio, lo cual los hace suaves e incapaces de soportar el peso sin doblarse. Puede causar una deformidad ósea permanente.

Tabla 34-3 Vitaminas esenciales para la nutrición humana

Vitamina	Fuentes dietéticas	Funciones en el cuerpo	Síntomas de deficiencia
Soluble en agua (hidrosolubles)			
Complejo B			
Vitamina B_1 (tiamina)	Carne, cereales, chícharos, soya, pescado	Coenzima en el metabolismo de la glucosa	Beriberi (debilidad muscular, cambios en los nervios periféricos, falla cardiaca)
Vitamina B_2 (riboflavina)	Marisco con concha, lácteos, huevo	Componente de coenzimas implicadas en el metabolismo de la energía	Labios enrojecidos, grietas en las esquinas de la boca, sensibilidad a la luz, visión borrosa
Niacina	Carnes, pescado, vegetales de hojas	Componente de coenzimas implicadas en el metabolismo de la energía	Pelagra (lesiones en la piel y gastrointestinales, trastornos nerviosos y mentales)
Vitamina B_5 (ácido pantoténico)	Carnes, granos enteros, leguminosas, huevo; producto de bacterias intestinales	Componente de la coenzima A, con una función en la respiración celular	Cansancio, alteraciones del sueño, alteración de la coordinación
Vitamina B_6 (piridoxina)	Carnes, granos enteros, tomates, papas	Coenzima en el metabolismo de aminoácidos	Irritabilidad, convulsiones, trastornos de la piel, mayor riesgo de una enfermedad cardiaca
Ácido fólico	Carnes, vegetales de hojas verdes, granos enteros, huevo; producto de bacterias intestinales	Coenzima en el metabolismo de ácidos nucleicos y aminoácidos	Anemia, trastornos gastrointestinales, diarrea, retraso en el crecimiento, defectos de nacimiento en niños de madres con deficiencia de biotina
Vitamina B_{12}	Carnes, huevo, lácteos	Coenzima en el metabolismo de ácidos nucleicos y otras rutas metabólicas	Anemia, alteraciones neurológicas
Biotina	Leguminosas, vegetales, carnes; producto de bacterias intestinales	Coenzima en el metabolismo de aminoácidos y respiración celular	Cansancio, depresión, náusea, trastornos de la piel, dolor muscular
Vitamina C (ácido ascórbico)	Cítricos y otras frutas, tomates, vegetales de hojas	Ayuda a mantener los cartílagos, huesos y dentina (tejido rígido de los dientes); ayuda en la síntesis del colágeno	Escorbuto (degeneración de la piel, dientes, encías y vasos sanguíneos, hemorragias epiteliales)
Soluble en lípidos (liposolubles)			
Vitamina A (retinol)	Vegetales verdes, amarillos y rojos; hígado, lácteos fortificados	Componente del pigmento visual; ayuda a mantener la piel y otras células epiteliales; estimula el desarrollo normal de dientes y huesos	Ceguera nocturna, ceguera permanente, mayor susceptibilidad a las infecciones
Vitamina D	Aceite de hígado de bacalao, huevo, lácteos fortificados	Estimula el crecimiento óseo y la mineralización; aumenta la absorción de calcio	Raquitismo (deformidad ósea) en niños, deterioro esquelético
Vitamina E (tocoferol)	Nueces, granos enteros, vegetales de hojas, aceites vegetales	Antioxidante; puede reducir el daño celular de los radicales libres	Daño neurológico
Vitamina K	Vegetales de hojas; producto de bacterias intestinales	Importante en la coagulación sanguínea	Sangrado, hemorragias internas

en especial aquellas de piel oscura (lo cual reduce la penetración de luz solar), tienen niveles inadecuados de vitamina D. Los niños amamantados por madres con deficiencia de vitamina D tienen riesgo de raquitismo. La vitamina E es un antioxidante que neutraliza los radicales libres que conforman el cuerpo (*véanse* las páginas 24 a 26) y la vitamina K ayuda a regular la coagulación sanguínea.

Cerca de 60% del cuerpo humano es agua

Una persona puede sobrevivir mucho más tiempo sin alimentos que sin agua; este nutrimento esencial constituye casi 60% del peso corporal total. Todas las reacciones metabólicas ocurren en una solución acuosa y el agua participa de forma directa en las reacciones de hidrólisis (*véase* la página 38) que desdoblan las proteínas, carbohidratos y lípidos en moléculas más simples. El agua es el componente principal de la saliva, la sangre, la linfa, el líquido extracelular y el citosol de cada célula. El sudor consiste en la evaporación del agua para evitar el exceso de calor. La orina, que es principalmente agua, es necesaria para eliminar los desechos celulares del cuerpo (*véase* el capítulo 35).

Las guías nutricionales ayudan a la gente a obtener una dieta balanceada

Casi toda la gente en Estados Unidos tiene acceso a una cantidad abundante de alimentos. Sin embargo, la abrumadora variedad de productos disponibles en un supermercado típico estadounidense y la facilidad para obtener comida rápida pueden contribuir a la obesidad y la mala nutrición. Para ayudar a que la gente tome decisiones informadas, el gobierno estadounidense ofrece en un sitio Web interactivo guías nutricionales llamadas "MyPyramid". Dicho sitio proporciona 12 series individuales de recomendaciones nutrimentales, es una alternativa a la pirámide alimenticia conocida y se puede consultar a través de un motor de búsqueda en Internet.

Se puede hallar más información nutrimental que complementa la información sobre el contenido de calorías, fibras, grasas, carbohidratos y vitaminas en las etiquetas de los alimentos comerciales empacados (**FIGURA 34-5**). Los restaurantes de comida rápida con frecuencia ofrecen información nutrimental de sus productos por medio de volantes y en sus sitios de Internet.

Información Nutrimental

Tamaño de la porción: 1 galleta (10g aprox.)

Porciones por envase: 20 aprox.

Cantidad por porción	10g
Contenido energético	
Kilocalorias (kcal)	43,14
Kilojoules (kJ)	182,89
Proteínas	0,98g
Grasa total	1,82g
del cual:	
Grasa saturada	0,24g
Grasa monoinsaturada	0,60g
Grasa poliinsaturada	0,98g
Grasas trans	0g
Colesterol	0mg
Carbohidratos totales	5,71g
del cual:	
Sacarosa	0g
Fibra dietética Total	3,54g
del cual:	
Fibra soluble	1,0g
Fibra insoluble	2,54g
Sodio	0,019g

▲ **FIGURA 34-5 Etiqueta en alimentos** El gobierno estadounidense exige una etiqueta nutrimental completa de los alimentos, como se muestra en este ejemplo. El peso (en gramos) de varios nutrimentos, como la grasa, el colesterol y el sodio aparece como un porcentaje del consumo diario recomendado (% del valor diario), suponiendo una dieta de 2,000 Calorías.

PREGUNTA ¿Este artículo parece una opción alimenticia saludable?

34.2 ¿CÓMO OCURRE LA DIGESTIÓN?

La **digestión** es el proceso de triturar físicamente los alimentos y después degradarlos de manera química. El **sistema digestivo** de los animales recibe el alimento y digiere las moléculas complejas de éste degradándolas en otras más simples, mismas que absorbe; posteriormente, expulsa del cuerpo el material de desecho.

Los animales comen los cuerpos de otros organismos, aunque partes de dichos cuerpos se resisten a ser utilizados como alimento. Por ejemplo, cada célula vegetal se apoya en una pared de celulosa no digerible. Los cuerpos de los animales se pueden cubrir de piel, escamas o plumas no digeribles. Además, los complejos lípidos, proteínas y carbohidratos de los alimentos no se presentan en una forma que pueda usarse directamente. Estos nutrimentos se deben digerir antes de ser absorbidos y distribuidos a las células del animal que los consumió, donde se recombinan de manera única. El tubo digestivo de los animales difiere de uno a otro, pues evolucionó en respuesta al reto que representaban las diversas dietas. Sin embargo, en medio de esta diversidad, los sistemas digestivos deben cumplir cinco tareas específicas:

1. **Ingestión** El alimento llega al tubo digestivo a través de una abertura, llamada **boca**.
2. **Digestión mecánica** El alimento se tritura físicamente en piezas más pequeñas. Las partículas resultantes tienen un área superficial mayor, permitiendo que las enzimas digestivas reaccionen con mayor eficacia.
3. **Digestión química** Las partículas de alimento se exponen a enzimas y otras secreciones digestivas que desdoblan moléculas grandes en subunidades más pequeñas.
4. **Absorción** Las subunidades pequeñas se transportan del tubo digestivo hacia el cuerpo a través de las células que lo recubren. Aunque el tubo digestivo rodea y actúa sobre los alimentos, los nutrimentos de hecho no entran en el cuerpo hasta que se absorben.
5. **Eliminación** Los materiales no digeridos o absorbidos se expulsan del cuerpo.

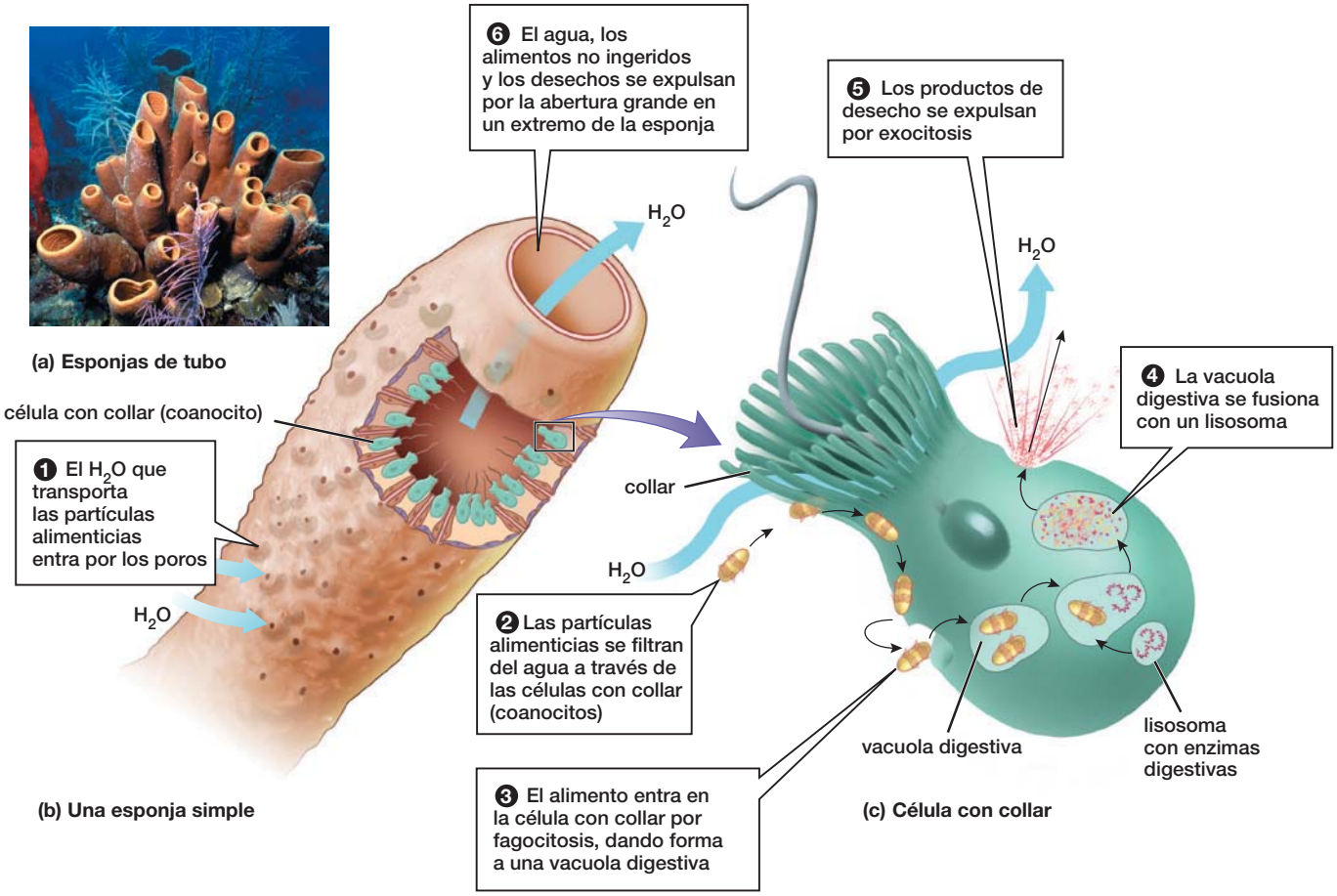
En las siguientes secciones se exploran algunos mecanismos a través de los cuales los sistemas digestivos de los animales logran estas funciones.

En las esponjas, la digestión se produce en células individuales

Las esponjas son los únicos animales que carecen de una cavidad digestiva y dependen exclusivamente de la **digestión intracelular**, en la cual la digestión ocurre dentro de las células individuales. Como podrás imaginar, esto limita sus alimentos a partículas microscópicas. Las esponjas se adhieren de manera permanente a las rocas y el agua marina circulante que contiene partículas alimenticias entra por los poros de su cuerpo (FIGURA 34-6 ❶). Las células con collar especializadas dentro de la esponja (coanocitos) filtran los organismos microscópicos del agua (FIGURA 34-6 ❷) y los ingieren mediante el proceso de fagocitosis ("células que comen"; *véase* la página 90). Una vez ingerido por una célula, el alimento se encapsula en una **vacuola digestiva** (FIGURA 34-6 ❸), un espacio temporal rodeado de una membrana. La vacuola se funde con un **lisosoma**, un paquete de enzimas digestivas cubierto por una membrana dentro de la célula (FIGURA 34-6 ❹). Los alimentos se degradan en la vacuola en moléculas más pequeñas que se pueden absorber en el citoplasma celular. El sobrante no digerido es expulsado por la célula mediante la exocitosis (FIGURA 34-6 ❺) y se libera a través de una gran abertura en la pared corporal (FIGURA 34-6 ❻).

El sistema digestivo más simple es una cavidad con una abertura

Los demás tipos de animales desarrollaron una cavidad en el cuerpo donde los alimentos se degradan por medio de enzimas, las cuales actúan fuera de las células, proceso conocido como **digestión extracelular**. Una de las cavidades más simples se encuentra en los cnidarios (celenterados), como las anémonas, *Hydra* y medusas. La cavidad digestiva se llama **cavidad gastrovascular**, y tiene una sola abertura a través de la cual se ingiere el alimento y se expulsan los desechos. Los punzantes tentáculos del animal capturan animales más pequeños y hacen pasar su presa por la boca a la cavidad gastrovascular (FIGURA 34-7 ❶). Las células glandulares que recubren la cavidad secretan las enzimas que empiezan a digerir a la presa (FIGURA 34-7 ❷). Después, las células nutritivas que recubren la cavidad absorben los nutrimentos y fagocitan las par-


(a) Esponjas de tubo
célula con collar (coanocito)
❶ El H_2O que transporta las partículas alimenticias entra por los poros
H_2O
❻ El agua, los alimentos no ingeridos y los desechos se expulsan por la abertura grande en un extremo de la esponja
H_2O
(b) Una esponja simple
collar
H_2O
❷ Las partículas alimenticias se filtran del agua a través de las células con collar (coanocitos)
❸ El alimento entra en la célula con collar por fagocitosis, dando forma a una vacuola digestiva
❺ Los productos de desecho se expulsan por exocitosis
H_2O
❹ La vacuola digestiva se fusiona con un lisosoma
vacuola digestiva
lisosoma con enzimas digestivas
(c) Célula con collar

▲ **FIGURA 34-6 Digestión intracelular en una esponja** **(a)** Esponjas de tubo fotografiadas en las Islas Vírgenes. **(b)** Anatomía de una esponja simple que muestra la dirección del flujo de agua y la ubicación de las células con collar. **(c)** Aquí, se amplía una sola célula con collar para mostrar la digestión intracelular de los organismos unicelulares que se filtran del agua, se atrapan fuera del collar, se fagocitan y digieren.

tículas de los alimentos parcialmente digeridas mediante la fagocitosis. La digestión posterior es intracelular, dentro de las vacuolas digestivas en las células nutritivas (FIGURA 34-7 ❸). Los desechos no digeridos se expulsan a través de la boca, por lo que sólo se puede procesar una comida a la vez.

Casi todos los animales tienen sistemas digestivos tubulares con compartimentos especializados

Un sistema digestivo tipo saco no es adecuado para los animales que deben comer con frecuencia. Casi todos los animales, incluso los invertebrados, tienen sistemas digestivos que son básicamente tubos de un solo sentido que inician con una boca y terminan con un ano. Los compartimentos especializados dentro del tubo procesan los alimentos en secuencia, es decir, los reciben en la boca, los trituran físicamente, los degradan de manera enzimática, absorben los nutrimentos y, por último, expulsan los desechos a través del ano.

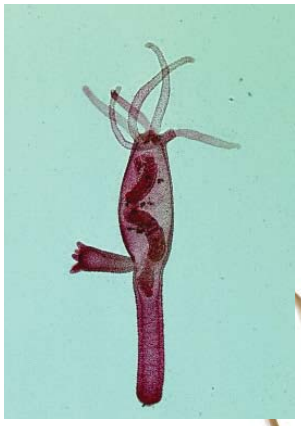
La lombriz de tierra es un buen ejemplo (FIGURA 34-8). Conforme cava, la lombriz ingiere tierra y trozos de material vegetal que pasan por el **esófago**, un tubo muscular que va de la boca al *buche*, un saco expandible donde se almacenan los alimentos. El material se libera poco a poco en la *molleja*, donde los granos de arena ingeridos y las contracciones musculares lo deshacen en partículas más pequeñas. En el intestino, las enzimas degradan las partículas alimenticias, y las moléculas pequeñas resultantes se absorben en el cuerpo de la lombriz. La tierra restante, que contiene material orgánico no digerido, se expulsa a través del ano.

Especializaciones digestivas de los vertebrados

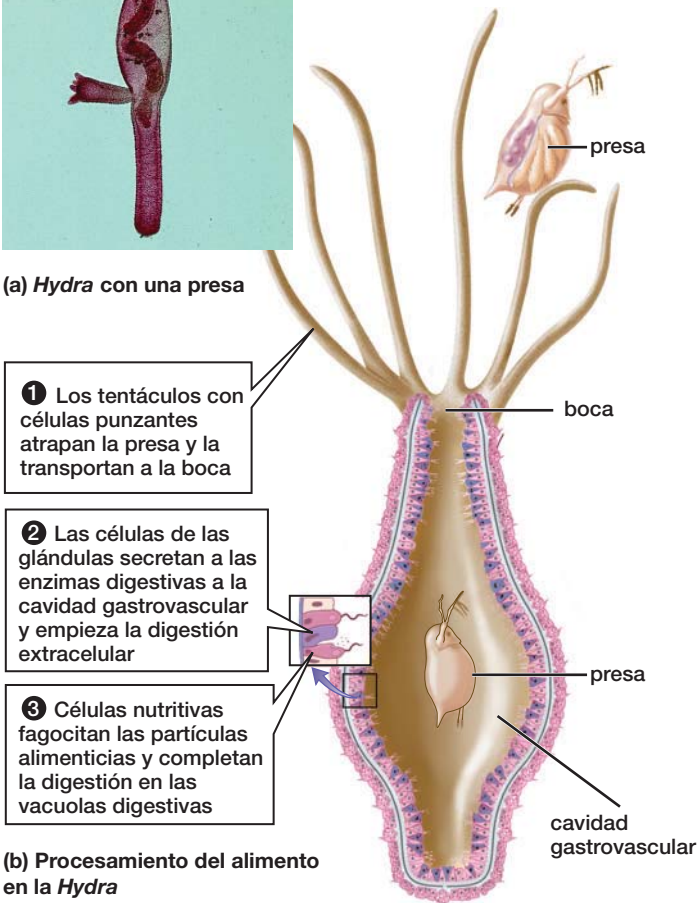
Los diversos tipos de animales tienen dietas radicalmente diferentes. Los **carnívoros**, como los lobos, felinos, focas y aves depredadoras, comen otros animales. Los **herbívoros**, que sólo comen plantas, incluyen a las aves que comen semillas; animales de pastoreo como los venados, camellos y vacas, y varios roedores, como los ratones. Los **omnívoros**, como los seres humanos, osos y mapaches, consumen y están adaptados a digerir fuentes alimenticias de diversos animales y plantas. Los tubos digestivos especializados permiten a los animales con diferentes dietas obtener la máxima cantidad de nutrimentos de aquello de lo que se alimentan.

Los dientes se adaptan a las diferentes dietas

Los dientes se adaptan a la dieta. La variada dieta omnívora de los seres humanos se seleccionó para nuestra serie única de dientes. Tenemos incisivos delgados y planos para cortar los alimentos. Como no atrapamos presas con la boca, nuestros caninos son pe-

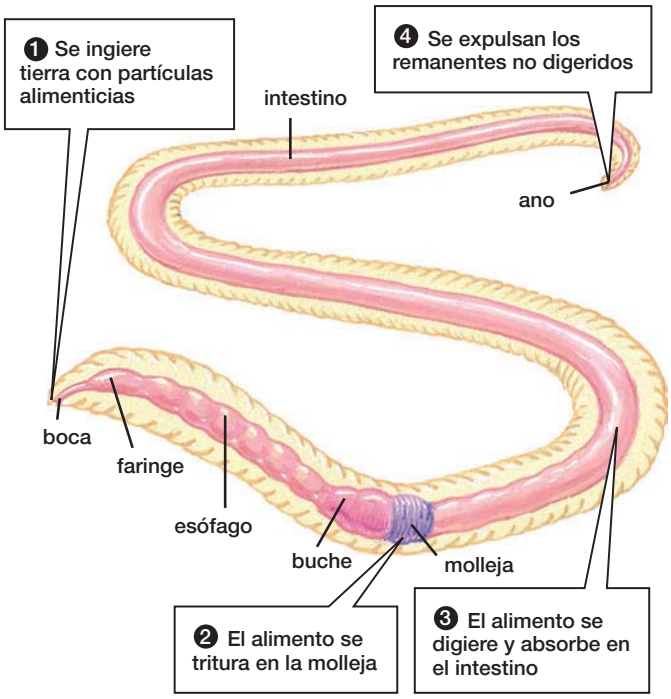


(a) *Hydra* con una presa


❶ Los tentáculos con células punzantes atrapan la presa y la transportan a la boca
❷ Las células de las glándulas secretan a las enzimas digestivas a la cavidad gastrovascular y empieza la digestión extracelular
❸ Células nutritivas fagocitan las partículas alimenticias y completan la digestión en las vacuolas digestivas
presa
boca
presa
cavidad gastrovascular

(b) Procesamiento del alimento en la *Hydra*

▲ **FIGURA 34-7 Digestión en un saco** **(a)** Una *Hydra* atrapó e ingirió una pulga de agua (*Daphnia*, un crustáceo diminuto) hacia su cavidad gastrovascular. **(b)** Después de absorber los nutrimentos, los desechos no digeridos se expulsan a través de la boca.



▲ **FIGURA 34-8 Sistema digestivo tubular** La lombriz de tierra tiene un sistema digestivo unidireccional que pasa los alimentos por una serie de compartimentos, cada uno especializado en una función específica para degradar y absorber los alimentos.

queños y (en algunas personas) planos, como incisivos. Nuestros premolares y molares tienen superficies irregulares y relativamente grandes para triturar y moler (**FIGURA 34-9a**).

Si tienes un perro en casa, observa detenidamente su hocico (es probable que un gato no te lo permita). Los carnívoros tienen incisivos muy pequeños, pero caninos muy grandes para cortar y desgarrar la carne. Sus molares y premolares tienen orillas afiladas para romper los tendones y huesos. Ninguno de sus dientes está adaptado para triturar hierbas o masticar a su presa, que suelen tragar en trozos (**FIGURA 34-9b**).

Los herbívoros, como las vacas y los caballos, tienen caninos reducidos e incisivos grandes y afilados adaptados para arrancar las hierbas. Sus premolares y molares son grandes y aplanados para triturar hierbas duras (**FIGURA 34-9c**). Los dientes de muchos herbívoros de pastoreo, como el ganado vacuno y los caballos, crecen continuamente a lo largo de su vida, compensando el desgaste provocado por una dieta de hierbas abrasivas, en especial el pasto.

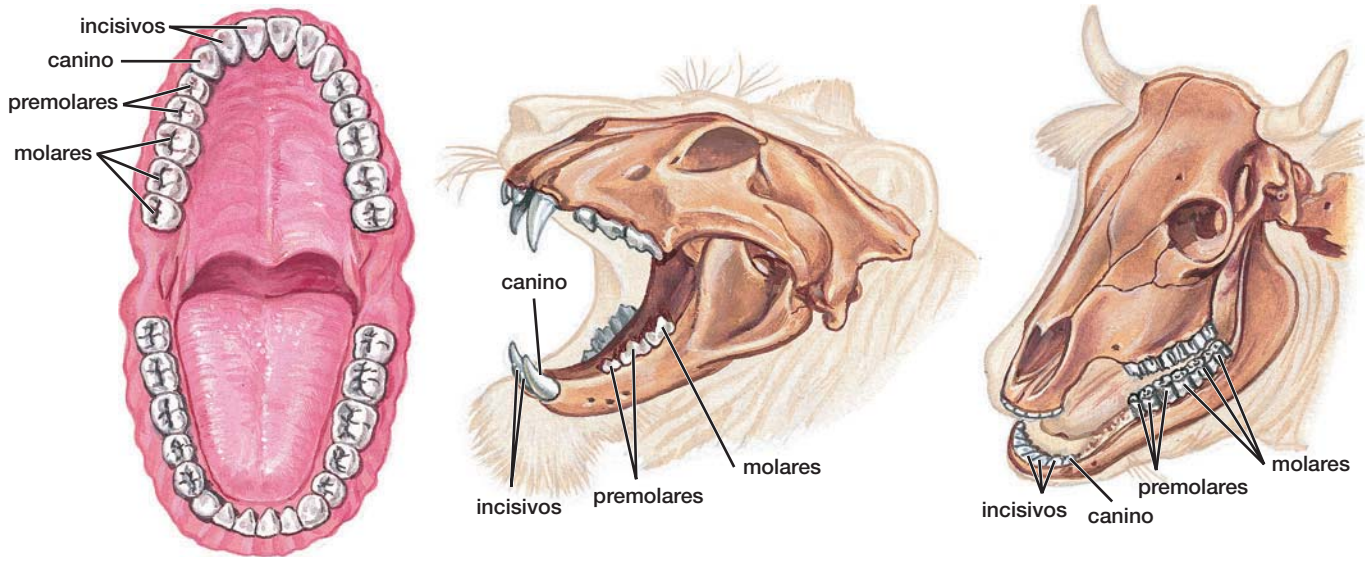
La molleja de las aves tritura el alimento

Las aves no tienen dientes y tragan el alimento completo, que después pasa por el esófago muscular (**FIGURA 34-10**). En las aves que comen semillas, el alimento se almacena y suaviza con agua en un buche grande y expansible. El alimento después pasa poco a poco a dos cavidades estomacales. La primera es una especie de tubo que secreta enzimas digestivas donde empieza la degradación de proteínas; en tanto que la segunda cavidad de triturado, la molleja, es de pared gruesa y muscular, cubierta con crestas o placas hechas de la proteína queratina (que también forma el pico del ave). La molleja corta y tritura los alimentos mediante contracciones musculares. Muchas aves tragan arena o pequeñas piedras que se alojan en la molleja y ayudan al proceso de triturado. Desde la molleja se liberan las partículas alimenticias pulverizadas hacia el intestino delgado, donde se digieren más y se absorben sus nutrimentos.

Estómagos especializados permiten a los rumiantes digerir celulosa

La celulosa que rodea a cada célula vegetal es potencialmente una de las fuentes de energía alimenticia más abundantes en la Tierra; aun así, si se limitara a los seres humanos a la dieta de pasto de una vaca, pronto moriríamos de hambre. Aunque la celulosa, al igual que el almidón, consta de grandes cadenas de moléculas de glucosa, debido a la forma en que unen los enlaces, resiste la reacción de las enzimas digestivas animales (*véanse* las páginas 41-42).

Los animales **rumiantes** pueden obtener la energía de la celulosa porque sus estómagos alojan microorganismos simbióticos que pueden descomponer este polisacárido. Los rumiantes, que incluyen vacas, borregos, cabras, camellos e hipopótamos,

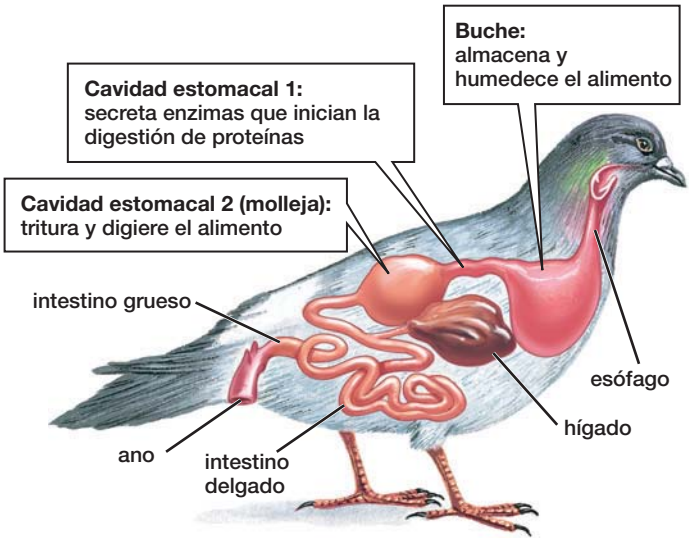


▲ **FIGURA 34-9 Los dientes evolucionaron para adaptarse a diferentes dietas** **(a)** Los seres humanos tienen incisivos cortantes, caninos reducidos y premolares y molares aplanados para triturar los alimentos vegetales y animales. **(b)** Los carnívoros tienen caninos grandes para atrapar y matar presas, incisivos reducidos y premolares y molares adaptados para cortar en lugar de triturar. **(c)** Los herbívoros tienen incisivos bien desarrollados para cortar plantas y premolares y molares alargados para triturarlas.

tienen múltiples cavidades estomacales (**FIGURA 34-11**). La primera cavidad es el *rumen*; en una vaca, éste es capaz de albergar casi 40 galones (cerca de 150 litros). Esta cavidad es el hogar de una gran variedad de microorganismos que producen enzimas que degradan y después fermentan la celulosa y otros carbohidratos. Durante este proceso, liberan pequeñas moléculas orgánicas que suministran al menos la mitad de las necesidades energéticas de la vaca; casi todas se absorben a través de la pared del rumen.

Después de la digestión parcial en el rumen, el material de las plantas entra en el retículo, donde se forman masas llamadas *contenido ruminal*, que se regurgita, mastica y luego se traga de nuevo hacia el rumen. (A los rumiantes se les ve con frecuencia *rumiar* plácidamente o masticar el contenido ruminal.) La masticación adicional expone más del contenido de celulosa y restos celulares a los microorganismos del rumen, lo cual hace que se digieran más.

Poco a poco, el material de las plantas parcialmente digerido y los microorganismos se liberan en el *omaso*, donde se absorbe el agua, las sales y las pequeñas moléculas orgánicas restantes que liberan los microorganismos. Desde ahí entran al *abomaso*, donde se secreta el ácido y las enzimas que comienzan la digestión de las proteínas. En este punto, la vaca no sólo digiere las proteínas de las plantas, sino también los microorganismos que acompañan al alimento parcialmente digerido del rumen. Es entonces cuando la vaca absorbe casi todos los productos de digestión a través de las paredes del intestino delgado.



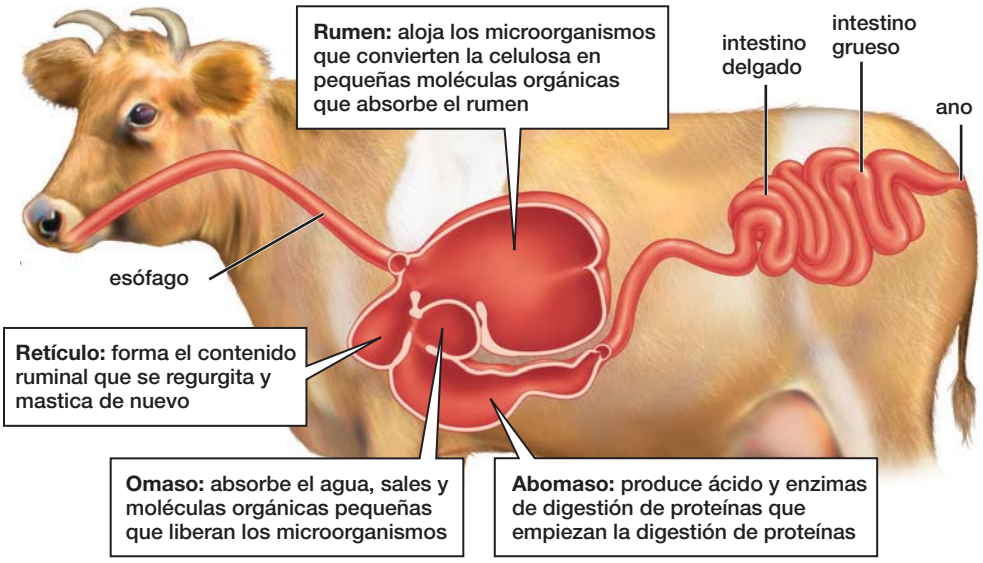
▲ **FIGURA 34-10 Adaptaciones digestivas de las aves**

PREGUNTA ¿Cómo pueden triturar las aves los alimentos sin dientes?

La longitud del intestino delgado se correlaciona con la dieta

Casi toda la digestión y absorción de nutrimentos ocurre en el intestino delgado. Los herbívoros requieren un intestino delgado relativamente largo, lo cual ofrece mayor oportunidad de extraer los nutrimentos de su dieta voluminosa basada en plantas. Los carnívoros, que consumen una dieta alta en proteínas, tienen intestinos delgados más cortos que los herbívoros porque las proteínas son un poco más fáciles de digerir y en sí la digestión de éstas empieza en el estómago, como se describe con detalle más adelante.

La diferencia en la longitud de intestino delgado se ilustra de manera sorprendente durante el desarrollo de la rana. El joven renacuajo es un herbívoro que se alimenta de algas y tiene un intestino largo. Cuando sufre la metamorfosis para convertirse en una rana adulta carnívora (que se alimenta de insectos), el intestino se acorta a un tercio de su longitud original.


Rumen: aloja los microorganismos que convierten la celulosa en pequeñas moléculas orgánicas que absorbe el rumen
intestino delgado
intestino grueso
ano
esófago
Retículo: forma el contenido ruminal que se regurgita y mastica de nuevo
Omaso: absorbe el agua, sales y moléculas orgánicas pequeñas que liberan los microorganismos
Abomaso: produce ácido y enzimas de digestión de proteínas que empiezan la digestión de proteínas

◀ FIGURA 34-11 Los rumiantes tienen un estómago con múltiples cavidades

PREGUNTA Además de la capacidad de digerir la celulosa, ¿qué otros beneficios nutricionales les aporta a los rumiantes el hecho de tener microorganismos en los intestinos?

34.3 ¿CÓMO DIGIEREN LOS SERES HUMANOS EL ALIMENTO?

El sistema digestivo humano (**FIGURA 34-12**), adaptado para procesar la amplia variedad de alimentos en nuestra dieta omnívora, es un buen ejemplo de un sistema digestivo de mamífero.

La digestión mecánica y química comienza en la boca

Al morder un alimento, tu boca produce agua y empiezas a masticar. Con ello se inicia la digestión mecánica y química de los alimentos. Mientras los dientes trituran el alimento, la primera fase de la digestión química se produce cuando tres pares de glándulas salivales generan saliva en respuesta al olor, sensación, sabor e incluso —si tienes hambre— el simple hecho de pensar en comida. En conjunto, las glándulas salivales humanas producen cerca de uno a 1.5 litros de saliva al día.

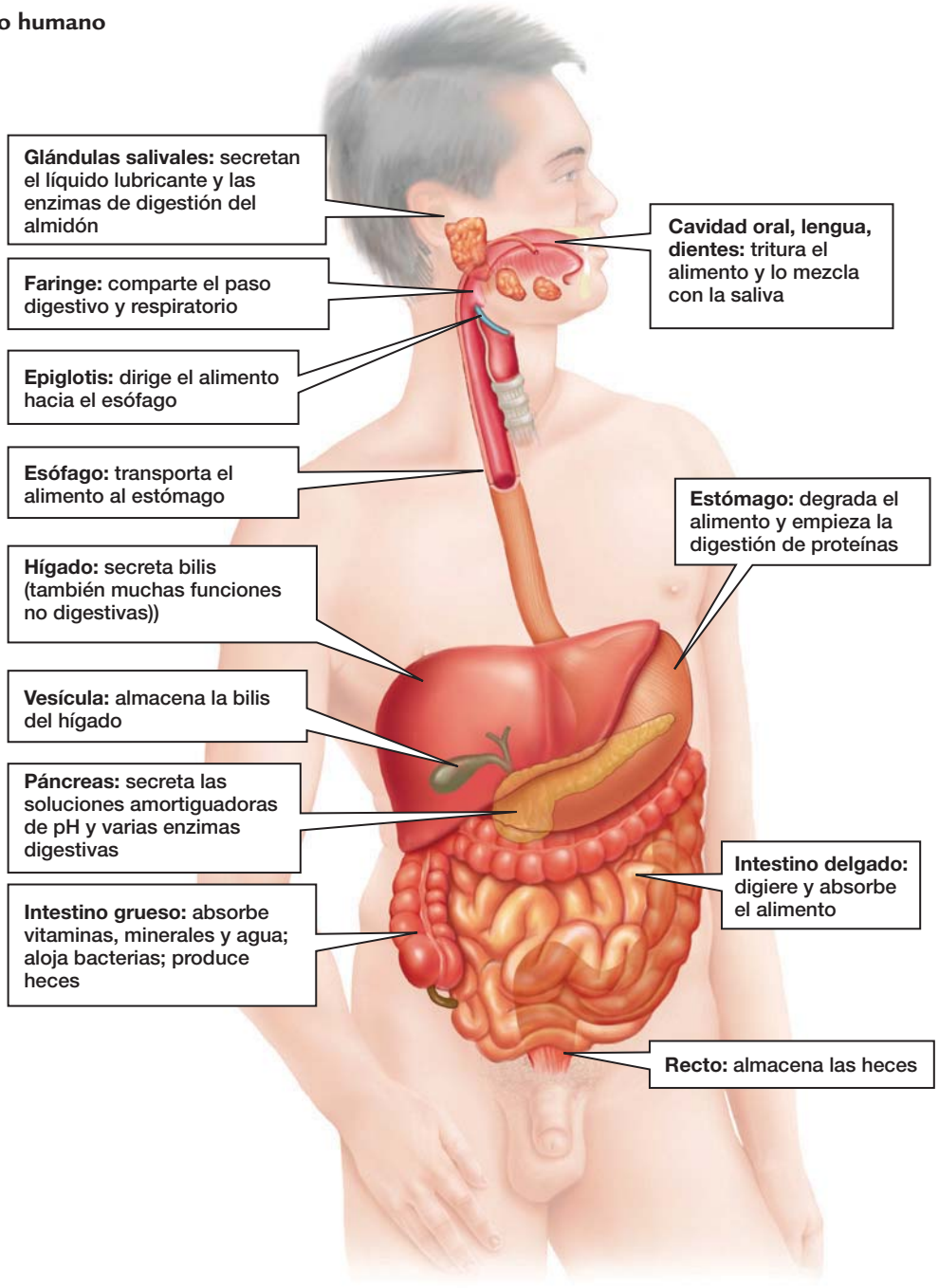
La saliva tiene muchas funciones. El agua y moco en la saliva lubrican el alimento y facilitan tragarlo. Los agentes antibacteriales de la saliva protegen contra infecciones. Asimismo, la saliva contiene la enzima digestiva **amilasa**, que inicia la degradación del almidón en azúcares simples (**Tabla 34-4**). El agua en la saliva disuelve algunas moléculas, como los ácidos y los carbohidratos, exponiéndolas a grupos de células receptoras del gusto en la lengua, llamadas *papilas gustativas*, las cuales ayudan a identificar el tipo y la calidad del alimento.

La lengua muscular manipula el alimento masticado en una masa y presiona ésta hacia la **faringe**, una cavidad entre la boca y el esófago (**FIGURA 34-13a**). Además de ofrecer una vía para que el alimento pase al esófago, la faringe también conecta a la nariz y boca con la laringe, que se dirige a la tráquea, un tubo que conduce el aire a los pulmones. Esta conexión en ocasiones causa problemas, como lo sabe bien cualquiera que se ha atragantado con la comida. Sin embargo, el reflejo de tragar eleva la laringe para que se una a la **epiglotis**, un tejido en forma de lengüeta que bloquea las vías respiratorias y dirige la comida al esófago (**FIGURA 34-13b**).

Tabla 34-4 Secreciones digestivas en los humanos

Sitio de digestión	Secreción	Fuente de secreción	Función en la digestión
Boca	Amilasa salival	Glándulas salivales	Degrada el almidón en disacáridos
	Moco, agua	Glándulas salivales	Lubrica y disuelve el alimento
Estómago	Ácido clorhídrico	Células que recubren el estómago	Permite que trabaje la pepsina; mata ciertas bacterias; ayuda en la absorción mineral
	Pepsina	Células que recubren el estómago	Degrada las proteínas en péptidos grandes
	Moco	Células que recubren el estómago	Protege el estómago de que se digiera a sí mismo
Intestino delgado	Bicarbonato de sodio	Páncreas	Neutraliza el quimo ácido del estómago
	Amilasa pancreática	Páncreas	Degrada el almidón en disacáridos
	Proteasa	Páncreas	Degrada las proteínas en péptidos grandes
	Lipasa	Páncreas	Degrada los lípidos en ácidos grasos y glicerol
	Bilis	Hígado	Emulsifica los lípidos
	Peptidasas	Intestino delgado	Degrada los péptidos pequeños en aminoácidos
	Disacaridasas	Intestino delgado	Degrada los disacáridos en monosacáridos
	Moco	Intestino delgado	Protege el intestino de secreciones digestivas

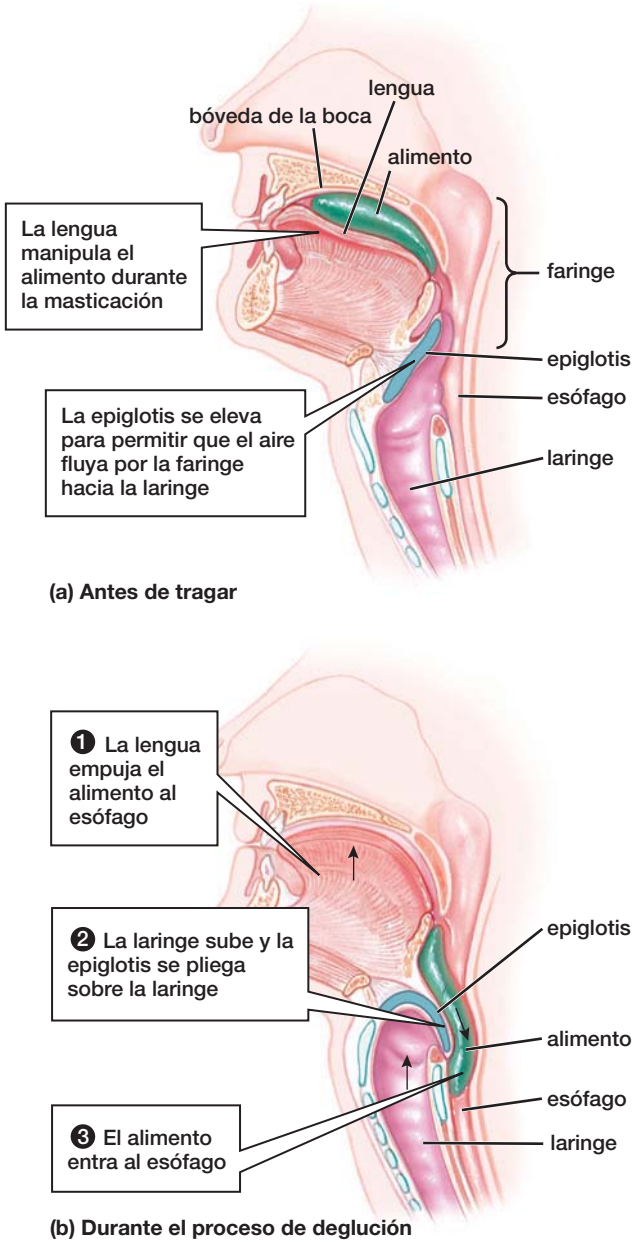
▶ **FIGURA 34-12 El sistema digestivo humano**


Glándulas salivales: secretan el líquido lubricante y las enzimas de digestión del almidón
Faringe: comparte el paso digestivo y respiratorio
Epiglotis: dirige el alimento hacia el esófago
Esófago: transporta el alimento al estómago
Hígado: secreta bilis (también muchas funciones no digestivas))
Vesícula: almacena la bilis del hígado
Páncreas: secreta las soluciones amortiguadoras de pH y varias enzimas digestivas
Intestino grueso: absorbe vitaminas, minerales y agua; aloja bacterias; produce heces
Cavidad oral, lengua, dientes: tritura el alimento y lo mezcla con la saliva
Estómago: degrada el alimento y empieza la digestión de proteínas
Intestino delgado: digiere y absorbe el alimento
Recto: almacena las heces

El esófago conduce los alimentos al estómago, donde continúa la digestión mecánica y química

La deglución conduce el alimento hacia el esófago, un tubo muscular que impulsa al alimento de la boca al estómago. El moco secretado por las células que recubren el esófago lo protege de la abrasión y lubrica el alimento durante su paso. Los músculos que rodean el esófago producen una ola de contracción que se inicia justo arriba de la masa tragada y avanza por el esófago, que empuja el alimento hacia el estómago. Esta acción muscular, llamada **peristalsis**, ocurre a lo largo del tubo digestivo, que empuja el producto alimenticio hacia el esófago, estómago, intestinos y, por último, lo expulsa al exterior por el ano. La peristalsis es tan eficaz que una persona tiene la capacidad de tragar aun estando de cabeza.

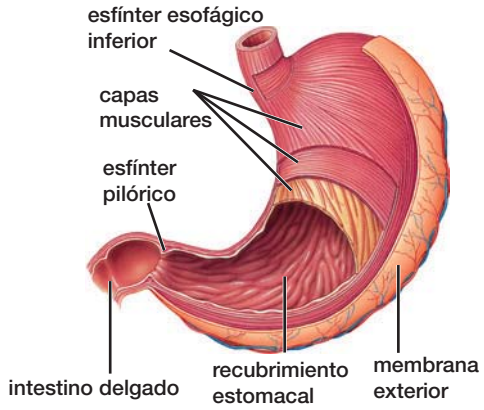
El **estómago** en los humanos es un saco muscular con un revestimiento interior plegado que le permite expandirse para poder ingerir trozos grandes de alimento, en comidas poco frecuentes (FIGURA 34-14). Algunos carnívoros llevan esta habilidad al extremo. Por ejemplo, un león puede consumir 18 kilogramos de carne en una sola comida y digerirla en los siguientes días. En los seres humanos adultos, el estómago puede contener cómodamente un litro, aunque varía según el tamaño corporal. El alimento se retiene en el estómago a través de dos anillos de músculos circulares llamados **esfínteres.** El esfínter superior, llamado *esfínter esofágico inferior*, evita que el alimento y el ácido estomacal se salgan hacia el esófago en tanto el estómago produce la masa; se abre brevemente justo antes de tragar y permite que el alimento entre al estómago. Un segundo esfínter, el *esfínter pilórico*, separa


lengua
bóveda de la boca
alimento
La lengua manipula el alimento durante la masticación
faringe
epiglotis
esófago
La epiglotis se eleva para permitir que el aire fluya por la faringe hacia la laringe
laringe
(a) Antes de tragar
❶ La lengua empuja el alimento al esófago
❷ La laringe sube y la epiglotis se pliega sobre la laringe
epiglotis
alimento
esófago
❸ El alimento entra al esófago
laringe
(b) Durante el proceso de deglución

▲ **FIGURA 34-13 El reto de la deglución** **(a)** La deglución es complicada porque el esófago (parte del aparato digestivo) y la laringe (parte del aparato respiratorio) se abren hacia la faringe. **(b)** Al deglutir, la laringe sube por debajo de la epiglotis. Ésta se dobla sobre la laringe, sella la abertura al sistema respiratorio y entonces dirige el alimento hacia abajo, al esófago.

la porción inferior del estómago del intestino delgado superior; este músculo regula el paso del alimento al intestino delgado.

El estómago tiene cuatro funciones. Primero, almacena el alimento y lo libera poco a poco al intestino delgado a una velocidad adecuada para permitir que éste lo digiera por completo y absorba los nutrimentos. Segundo, las paredes musculares del estómago producen una variedad de contracciones que deshacen los trozos grandes de alimento, degradándolos en pedazos mucho más pequeños para que las enzimas digestivas actúen sobre ellos.



▲ **FIGURA 34-14 El estómago**

Tercero, el estómago empieza la digestión de proteínas con secreciones de las glándulas gástricas. Las **glándulas gástricas** son grupos de células epiteliales especializadas que enfilan millones de fosas microscópicas dentro de la capa celular epitelial del recubrimiento estomacal. Las secreciones de la glándula gástrica incluyen moco, ácido clorhídrico (HCl) y pepsinógeno. El ácido clorhídrico da al líquido estomacal un pH muy ácido, de 1 a 3 (casi igual al jugo de limón); éste destruye muchas bacterias y virus que de manera inevitable se tragan con los alimentos. El pepsinógeno es la forma inactiva de la *pepsina*, un tipo de **proteasa**, una enzima digestiva para proteínas que las degrada en cadenas más cortas de aminoácidos llamados *péptidos*. La acidez del estómago convierte el pepsinógeno en pepsina (que funciona mejor en este ambiente ácido). La pepsina entonces empieza a digerir las proteínas del alimento. ¿Por qué no se secreta desde el principio la pepsina? Las glándulas gástricas secretan el pepsinógeno inactivo porque la pepsina digeriría las células mismas que la sintetizan. El moco, que secreta la mayoría de las células epiteliales estomacales, reviste el recubrimiento estomacal y sirve de barrera contra la autodigestión. Sin embargo, la protección no es perfecta, por lo que cada pocos días se deben reemplazar las células del epitelio estomacal.

Las glándulas gástricas también son responsables de la cuarta función del estómago: la secreción de la hormona reguladora de la digestión: la gastrina, que se describe con detalle más adelante.

Como te habrás dado cuenta, el estómago produce los ingredientes necesarios que lo llevarían a digerirse a sí mismo si se rompieran sus barreras mucosas protectoras. De hecho, eso es lo que ocurre cuando una persona tiene úlceras, como se describe en "Investigación científica: El vínculo entre las bacterias y la úlcera", en la página 669.

El alimento en el estómago poco a poco se convierte en un líquido ácido espeso llamado **quimo**, el cual consiste de secreciones digestivas y alimento parcialmente digerido. Las ondas peristálticas (cerca de tres por minuto) después empujan el quimo al intestino delgado, impulsando que una cantidad equivalente a una cucharadita de quimo pase a través del esfínter pilórico. Según el tamaño y el tipo de alimento ingerido, toma alrededor de cuatro horas vaciar el estómago después de una comida. Los movimientos mezcladores de un estómago vacío se sienten como retortijones por hambre.

Estudio de caso continuación

¿Adelgazar hasta morir?

El ácido estomacal puede ser muy destructivo para los tubos digestivos de personas bulímicas, muchas de las cuales vomitan varias veces al día. El fuerte ácido del contenido estomacal disuelve el esmalte protector de los dientes, que los hace muy propensos a las caries. El ácido estomacal también daña los tejidos de las encías, garganta y esófago. Además, el vómito frecuente debilita el recubrimiento estomacal y permite que el ácido ataque a la pared estomacal. Esto a menudo produce úlceras y, en casos extremos, puede provocar que el estómago se desgarre.

Sólo unas cuantas sustancias, como el alcohol y ciertos fármacos, pueden entrar al torrente sanguíneo a través de la pared estomacal. Como el alimento en el estómago desacelera la absorción de alcohol, la recomendación de "nunca ingerir bebidas alcohólicas con el estómago vacío" se basa en principios fisiológicos sólidos.

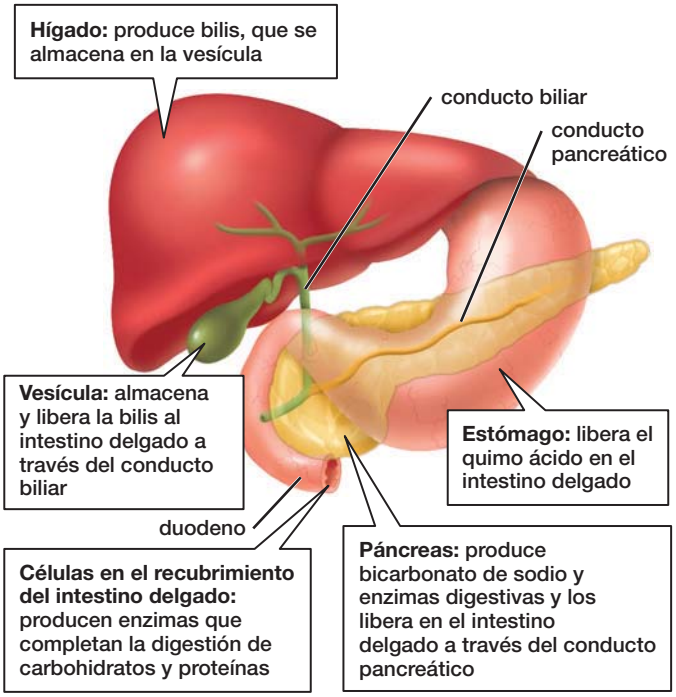
Casi toda la digestión química ocurre en el intestino delgado

El **intestino delgado** es un tubo muscular largo que recibe el alimento del estómago. Sus principales funciones son digerir químicamente el alimento en pequeñas moléculas y absorberlas en el cuerpo. Después de que el estómago libera el quimo en el intestino delgado, se realiza la digestión química con la ayuda de enzimas y otras secreciones digestivas de tres fuentes: el hígado, el páncreas y las células que cubren el intestino delgado (FIGURA 34-15). Casi toda la digestión de los lípidos y carbohidratos ocurre en el intestino delgado y aquí se completa la digestión de proteínas que empezó en el estómago. Al igual que el estómago, el intestino delgado está protegido de digerirse a sí mismo por el moco que secretan las células especializadas en su recubrimiento.

El hígado y la vesícula proporcionan la bilis, que ayuda a descomponer las grasas

El **hígado** es quizá el órgano más versátil del cuerpo; almacena lípidos y carbohidratos para la energía, regula los niveles de glucosa y sintetiza las proteínas en la sangre, almacena el hierro y ciertas vitaminas, convierte el amoniaco tóxico (que se libera al descomponer los aminoácidos) en urea (*véase* la página 679), y desintoxica de sustancias dañinas como la nicotina y el alcohol.

La función del hígado en la digestión es producir **bilis**, un líquido verdoso que contiene sustancias sintetizadas a partir del colesterol, llamadas *sales biliares*. La bilis se almacena y concentra en la **vesícula**, y se libera a través de un conducto llamado *conducto biliar*. El conducto biliar se vacía en el primer segmento del intestino delgado, una región llamada **duodeno** (*véase* la figura 34-15), cuya longitud aproximada es de 25 centímetros. Las sales biliares tienen un extremo hidrofílico que se atrae con el agua y otro que interactúa con las grasas. Las sales dispersan las grasas en partículas microscópicas en el quimo acuoso, como el detergente para platos que dispersa la grasa de una sartén. Las partículas diminutas de la grasa tienen un área superficial grande y son metabolizadas por **lipasas**, enzimas de digestión de lípidos las cuales produce principalmente el páncreas.


Hígado: produce bilis, que se almacena en la vesícula
conducto biliar
conducto pancreático
Vesícula: almacena y libera la bilis al intestino delgado a través del conducto biliar
Estómago: libera el quimo ácido en el intestino delgado
duodeno
Células en el recubrimiento del intestino delgado: producen enzimas que completan la digestión de carbohidratos y proteínas
Páncreas: produce bicarbonato de sodio y enzimas digestivas y los libera en el intestino delgado a través del conducto pancreático

▲ FIGURA 34-15 **Secreciones digestivas utilizadas en el intestino delgado**

El páncreas suministra varias secreciones digestivas al intestino delgado

El **páncreas** se encuentra en la curva entre el estómago y el intestino delgado (*véase* la figura 34-15). Se conforma de dos tipos principales de células. Un tipo produce hormonas implicadas en la regulación de la glucosa en la sangre (*véase* el capítulo 37) y el otro produce una secreción digestiva llamada **jugo pancreático**. Cerca de un litro del jugo pancreático entra diariamente en el duodeno del intestino delgado a través del *conducto pancreático*. Esta secreción contiene agua, bicarbonato de sodio (que neutraliza el quimo ácido) y varias enzimas digestivas, como la amilasa pancreática, lipasa y proteasas. Las enzimas digestivas pancreáticas trabajan mejor en un ambiente ligeramente alcalino (básico) creado por el bicarbonato de sodio del jugo pancreático. La amilasa pancreática degrada los carbohidratos, la lipasa degrada los lípidos y las proteasas degradan las proteínas y los péptidos (*véase* la tabla 34-4).

Las células de la pared intestinal concluyen el proceso digestivo

El epitelio del intestino delgado está conformado principalmente de células cuyas membranas plasmáticas forman flequillos de proyecciones microscópicas llamadas **microvellosidades** ("vellos diminutos"), las cuales producen un área superficial mayor para la absorción. Estas microvellosidades también contienen enzimas que degradan los péptidos en aminoácidos y los disacáridos en monosacáridos. Un ejemplo es la lactasa, que separa la lactosa (azúcar en la leche) en glucosa y galactosa.

Investigación científica

El vínculo entre las bacterias y la úlcera

Las úlceras se producen cuando se erosionan áreas localizadas de las capas tisulares que recubren al estómago o duodeno (**FIGURA E34-1**). Las personas con úlceras pueden presentar dolor ardiente, náusea y, en casos graves, hemorragias. Antes de la década de 1990, los médicos creían que casi todas las úlceras se debían principalmente a la sobreproducción de ácido estomacal y trataban a los pacientes con antiácidos, dieta blanda y programas para reducir el estrés. Sin embargo, por lo común las úlceras recurrían al suspender el tratamiento. Ahora, los antibióticos que matan las bacterias son el tratamiento estándar para la mayoría de las úlceras. ¿Cómo establecieron los investigadores el vínculo entre las bacterias y las úlceras?

En la década de 1980, J. Robin Warren, patólogo del Hospital Royal Perth en Australia, observó que las muestras de tejido estomacal inflamado constantemente estaban infectadas con una bacteria de forma espiral. Analizó su trabajo con Barry Marshall, en ese entonces residente de medicina interna en el mismo hospital, y juntos comprobaron la hipótesis de que la bacteria, posteriormente llamada *Helicobacter pylori*, provocaba inflamación estomacal y úlceras.

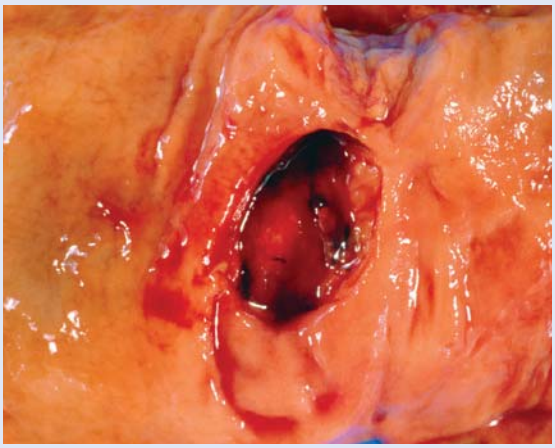
La comunidad médica vio con escepticismo sus ideas, ya que estas bacterias se encuentran en el estómago de muchas personas sin úlceras. Para demostrar de manera concluyente que una bacteria en particular causó la enfermedad, Warren y Marshall siguieron un protocolo (desarrollado por Robert Koch, microbiólogo alemán, en la década de 1880) que los investigadores usan a menudo para encontrar microbios causantes de enfermedades: primero, confirmar la presencia de bacterias en todos los animales infectados con la enfermedad; segundo, desarrollar las bacterias en cultivos; tercero, infectar animales experimentales con las bacterias cultivadas y demostrar que desarrollan la enfermedad, y cuarto, aislar de nuevo y cultivar el tipo de bacterias idéntico de los animales muertos.

Marshall y su equipo aislaron bacterias de muestras estomacales, pero su intento por cultivar la *H. pylori* resultaba constantemente frustrado. Sin embargo, sin que Marshall supiera, un técnico tiraba los cultivos a los dos días si no había un crecimiento visible. Como suele suceder en la investigación, la casualidad produjo la oportunidad de una nueva percepción científica cuando el técnico dejó los cultivos en una incubadora durante un periodo de vacaciones y los cultivos de cinco días resultantes mostraron colonias de las bacterias de lento crecimiento que buscaban los investigadores.

Enseguida, Marshall y su equipo intentaron infectar lechones (animales experimentales que se usan en lugar de seres humanos), pero éstos fueron resistentes a la *H. pylori*. Para acelerar el proceso, Marshall usó un método inusual y peligroso para el problema: realizó el experimento en él mismo. Después de someterse a una endoscopia (una diminuta cámara a través del esófago) que mostrara que su estómago no estaba inflamado, Marshall se tragó un cultivo de casi mil millones de *H. pylori* de un paciente con úlcera. Durante la semana siguiente, se sintió enfermo y las muestras de su tejido estomacal mostraron que el recubrimiento estomacal productor del moco estaba dañado, delgado y sumamente infectado con las bacterias. Esto condujo a la hipótesis de que tomar antibióticos para matar las bacterias aliviaría sus síntomas, y esto fue justo lo que ocurrió. Aunque este experimento fue peligroso y que el tamaño de muestra fue de una sola persona, sin necesidad de repetirse en otros, reforzó la hipótesis de Marshall y estableció el escenario para investigaciones a futuro. Después de que Marshall e investigadores independientes realizaron diferentes estudios usando tamaños de muestra más grandes y controles adecuados, se aceptó la hipótesis.

Ahora los científicos saben que la *H. pylori* coloniza el moco protector que cubre el revestimiento del estómago y el duodeno. En el proceso, estas bacterias debilitan la capa mucosa y aumenta la producción de ácido estomacal, por lo que el estómago y el duodeno son más susceptibles al ataque del ácido estomacal y las enzimas de digestión de proteínas. La respuesta inmunitaria del cuerpo a la infección contribuye aún más a la destrucción de los tejidos. Los Centros para el Control y la Prevención de Enfermedades de Estados Unidos indican que la bacteria *H. pylori* causa cerca de 90% de las úlceras y que la mayoría se puede curar con un tratamiento antibiótico de dos semanas.

Por sus hallazgos, basados en observaciones cuidadosas, probabilidad y el método científico, Warren y Marshall recibieron en 2005 el premio Nobel de Fisiología o Medicina.



▲ **FIGURA E34-1 Una úlcera** Fotografía de una úlcera a través de un endoscopio.

Casi toda la absorción ocurre en el intestino delgado

El intestino delgado no es sólo el principal sitio de digestión química, sino también el más importante de absorción de nutrimentos en el cuerpo.

El recubrimiento intestinal ofrece un área superficial enorme para la absorción

En un ser humano adulto, el intestino delgado tiene un diámetro aproximado de 2.5 centímetros y de 2.5 a 3 metros de longitud. (En cadáveres, las mediciones de más de seis metros se deben a que se pierde el tono muscular.) Además de ser tan largo, el intestino delgado tiene muchos pliegues y proyecciones, lo que le da un área superficial interna que es casi 600 veces la de un tubo liso de la misma longitud (**FIGURA 34-16a**). Las diminutas protuberancias con forma de dedo llamadas **vellosidades** (singular, vellosidad; del latín, que significa "pelo") cubren toda la superficie plegada de la pared intestinal (**FIGURA 34-16b,c**). Las vellosidades, con una longitud aproximada de un milímetro, hacen que a simple vista el recubrimiento intestinal parezca aterciopelado. Dichas vellosidades se mueven suavemente hacia

¿Te has preguntado…

por qué algunas personas no pueden digerir la leche?

Tal vez tú o alguno de tus conocidos tiene **intolerancia a la lactosa**, una condición que causa inflamación, gas, dolor y diarrea cuando se consume leche o productos lácteos. Las cantidades inadecuadas de lactasa, la enzima que descompone la lactosa (un azúcar en la leche), provocan la intolerancia a la lactosa. La mayoría de los mamíferos sintetiza una gran cantidad de lactasa durante la lactancia, cuando la leche es la principal fuente alimenticia, pero pierden su capacidad después del destete, cuando ya no toman leche.

Los seres humanos de la Antigüedad, al igual que otros mamíferos, no tenían acceso a la leche después del destete y no secretaban más lactasa. Hoy en día, casi toda la población humana en el mundo es intolerante a la lactosa. La capacidad de seguir secretando lactasa en la edad adulta es una propiedad genética que sólo tienen ciertas poblaciones humanas (como en el norte de Europa) que domesticaron a las vacas y consumían su leche. Los descendientes de dichas poblaciones disfrutan de los productos lácteos durante toda su vida.

atrás y adelante en el quimo conforme éste pasa por el intestino, lo que aumenta su exposición a las moléculas por digerir y absorber. Las membranas plasmáticas de las células epiteliales que cubren las vellosidades se pliegan en microvellosidades (**FIGURA 34-16d**). En conjunto, las especializaciones del recubrimiento del intestino delgado adulto producen un área superficial de alrededor de 250 metros cuadrados, casi el tamaño de una cancha de tenis.

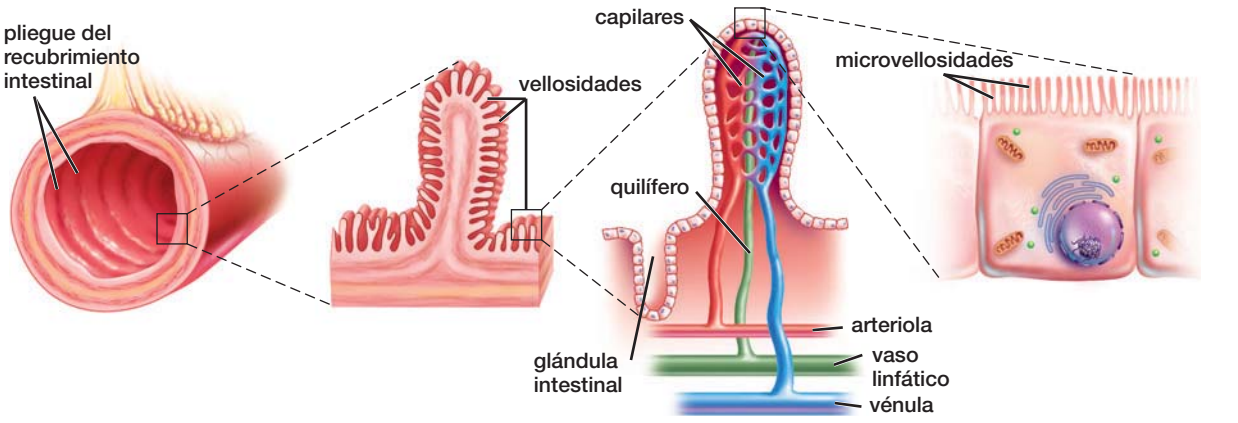
Las contracciones no sincronizadas de los músculos circulares del intestino delgado, llamados *movimientos de segmentación*, lanzan el quimo hacia adelante y atrás, y ponen a los nutrimentos en contacto con la enorme superficie de absorción del intestino delgado. Al terminar la absorción, las ondas peristálticas coordinadas conducen lo restante al intestino grueso.

Los nutrimentos se transportan a través de la pared intestinal de varias formas

Cada vellosidad del intestino delgado tiene un rico suministro de capilares sanguíneos y un solo capilar linfático, llamado **conducto lacteal o quilífero**, que está al final de la vellosidad (*véase* la figura 34-16c). Los nutrimentos que absorbe el intestino delgado son agua, monosacáridos, aminoácidos y péptidos cortos, ácidos grasos, vitaminas y minerales. Algunos nutrimentos entran en las células que recubren al intestino delgado por difusión y otros a través del transporte activo. El agua pasa por ósmosis. El agua y muchos otros nutrimentos penetran posteriormente en los capilares sanguíneos de las vellosidades.

Los ácidos grasos que se liberan por la digestión de las grasas y aceites toman otro rumbo. Agrupados con el colesterol y las vitaminas solubles en agua, se difunden directamente por las membranas de las células epiteliales intestinales. Dentro de las células, estas sustancias se unen y cubren con las proteínas para dar forma a las partículas llamadas **quilomicrones**, que se liberan dentro de la vellosidad. Los quilomicrones, que son demasiado grandes para entrar a los capilares sanguíneos, se difunden a través de la pared porosa del quilífero. Se transportan en la linfa mediante el sistema linfático, que finalmente se vacía en una vena grande cerca del corazón (*véase* la figura 32-18).

En el cuerpo, el exceso de ácidos grasos se reúne en la grasa, que se puede acumular a niveles que pueden poner en riesgo la salud, por lo cual algunas personas obesas recurren a la cirugía para eliminar peso, como se describe en la sección "Guardián de la salud: ¿Comer hasta morir?"



▲ **FIGURA 34-16 La estructura del intestino delgado** **(a)** Los pliegues visibles en el recubrimiento intestinal están forrados de **(b)** pequeñas proyecciones llamadas vellosidades, que se extienden desde el recubrimiento intestinal plegado. **(c)** Cada vellosidad contiene una red de capilares y un capilar linfático central llamado quilífero. Casi todos los nutrimentos digeridos entran en los capilares, pero las grasas entran en el quilífero. **(d)** Las membranas plasmáticas de las células epiteliales que cubren cada vellosidad contienen microvellosidades.

PREGUNTA ¿Cómo habría sido la anatomía del sistema digestivo si no se hubieran desarrollado los pliegues, vellosidades y microvellosidades?

Guardián de la salud

¿Comer hasta morir?

El médico le dio un ultimátum a Patrick Deuel: o se hospitalizaba y bajaba de peso o iba a morir. Con 486 kilogramos, era prisionero de su propio tamaño; de hecho, hubo que tirar una pared para sacarlo de su recámara a fin de que recibiera tratamiento médico. Aunque el caso de Deuel es extremo, la obesidad es una epidemia creciente en muchos países. En Estados Unidos, el porcentaje de adultos con sobrepeso se duplicó desde 1980, mientras que entre los niños y adolescentes se triplicó.

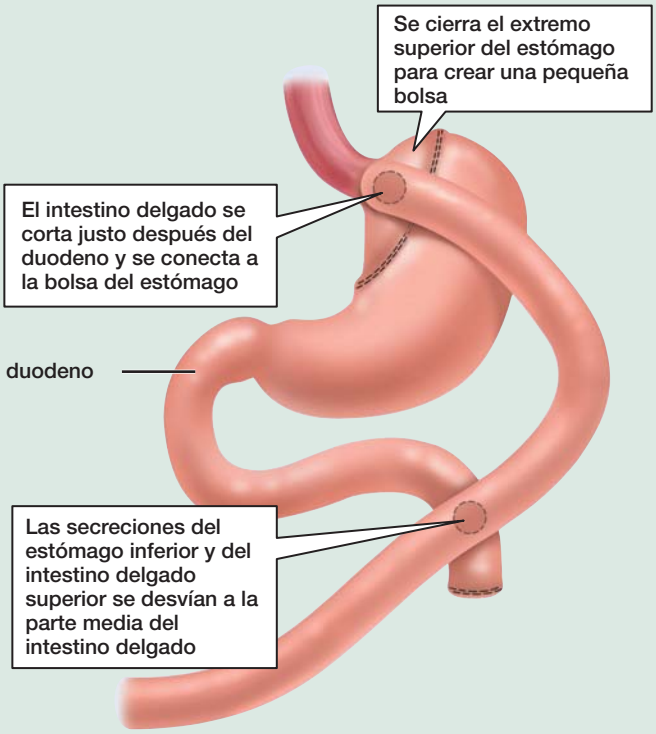
¿Acaso algunas personas simplemente nacieron para ser gordas? De ser así, Deuel es uno de ellos; su médico lo diagnosticó como obeso a los tres meses de vida. Los investigadores han encontrado puntuaciones de diferentes genes que influyen en el peso, y es evidente que a ciertas personas les cuesta mucho más trabajo mantenerse delgadas que a otras. Pero nuestros genes no han cambiado significativamente en los últimos 30 años, por lo que la epidemia actual de obesidad sin duda se debe a los cambios en nuestro ambiente, que ahora ofrece abundantes alimentos de conveniencia, deliciosos y altos en calorías, aunado a que nuestro comportamiento es más sedentario.

La gente obesa tiene un riesgo mayor de enfermedades hepáticas, piedras en la vesícula, apnea del sueño (interrupciones en la respiración durante el sueño), diabetes, algunos tipos de cáncer, artritis, hipertensión, problemas cardiacos y evento vascular cerebral. A estas personas se les describe con *obesidad mórbida* cuando su peso representa un grave riesgo para su salud y longevidad. Casi 6% de la población estadounidense tiene obesidad mórbida, definida como un IMC mayor a 40 o tener más de 45 kilos de su peso ideal. Aunque la forma más saludable de bajar de peso es con la reducción del consumo calórico y más ejercicio, muchas personas con obesidad mórbida fracasan en el intento. Este fracaso impulsó el desarrollo de arreglos quirúrgicos que actúan directamente en el tubo digestivo.

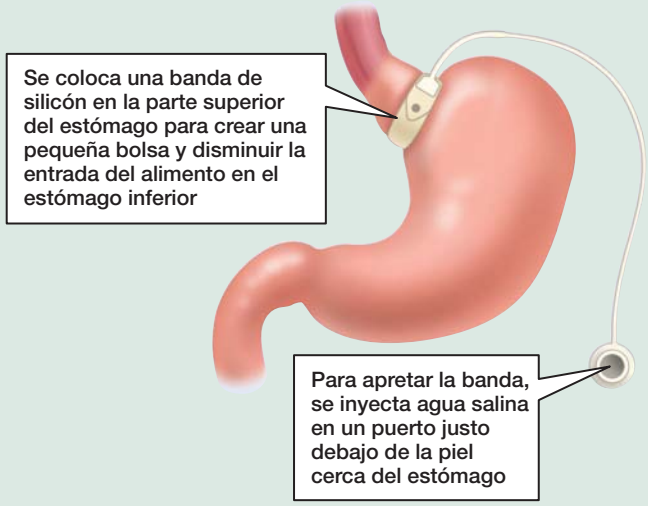
Aun cuando los métodos quirúrgicos para eliminar peso son un tanto riesgosos, es posible que los médicos los recomienden para quienes la obesidad es un riesgo de salud incluso más grave que la cirugía. Después de bajar 181.4 kilos con un programa supervisado de dieta y ejercicio, Deuel fue sometido a una cirugía de *bypass* gástrico (**FIGURA E34-2a**). Este procedimiento bloquea todo, excepto una pequeña bolsa en la parte superior del estómago, y conecta esta bolsa directamente con la región del intestino delgado debajo del duodeno. Como resultado, sólo se puede consumir una cantidad muy reducida de alimentos sólidos en cada comida, además de que se absorben menos calorías del alimento debido a que se reduce el área de absorción del intestino delgado. Aun cuando esta cirugía ha probado ser eficaz para bajar de peso, limita la absorción de calcio, hierro y vitaminas D y B_{12}, por lo que se recomiendan suplementos de vitaminas y minerales para compensar dichas pérdidas.

La segunda forma más común de cirugía para bajar de peso es la banda gástrica. Como se muestra en la **FIGURA E34-2b**, esta operación limita el consumo de alimentos con una banda inflable alrededor de la porción superior del estómago, que convierte la porción de recolección de alimentos del estómago en una bolsa con una pequeña abertura a través de la cual puede pasar el alimento digerido. La banda se puede inflar y desinflar para ajustar el tamaño de la abertura de la bolsa en la porción inferior del estómago. Aun cuando algunos estudios demuestran que la banda gástrica produce resultados menos drásticos que el *bypass* gástrico, es más sencilla, reversible y menos probable que cause deficiencias de nutrimentos porque no desvía ninguna parte del intestino delgado.

¿Cómo está ahora Deuel? Aunque alcanzó un punto bajo de 167.8 kilogramos dos años después de la cirugía de *bypass* gástrico, a los cinco años de la cirugía había subido de nuevo a 254 kilogramos; no estaba tan obeso como antes, pero aún tenía obesidad mórbida. Aun cuando hay muchas historias de pérdida de peso, por desgracia no hay curas fáciles o seguras.


Se cierra el extremo superior del estómago para crear una pequeña bolsa
El intestino delgado se corta justo después del duodeno y se conecta a la bolsa del estómago
duodeno
Las secreciones del estómago inferior y del intestino delgado superior se desvían a la parte media del intestino delgado

(a) Cirugía de *bypass* gástrico


Se coloca una banda de silicón en la parte superior del estómago para crear una pequeña bolsa y disminuir la entrada del alimento en el estómago inferior
Para apretar la banda, se inyecta agua salina en un puerto justo debajo de la piel cerca del estómago

(b) Cirugía de banda gástrica

▲ **FIGURA E34-2 Cirugías para bajar de peso**

Tabla 34-5 Algunas hormonas digestivas importantes en los seres humanos

Hormona	Sitio de producción	Estímulo de producción	Efecto
Gastrina	Estómago	Péptidos y aminoácidos en el estómago	Células en el estómago estimulan la secreción de ácidos
Secretina	Intestino delgado	Ácido en el intestino delgado	El páncreas estimula la producción de bicarbonato; el hígado aumenta la producción de bilis
Colecistoquinina	Intestino delgado	Aminoácidos y ácidos grasos en el intestino delgado	Estimula la secreción de enzimas pancreáticas y la liberación de bilis de la vesícula

En el intestino grueso se absorbe el agua y se forman las heces

El **intestino grueso** del ser humano adulto es de casi 1.5 metros de longitud y 6.5 centímetros de diámetro, lo que lo hace más corto y ancho que el intestino delgado (*véase* la figura 34-12). Casi todo el intestino grueso se llama **colon**, pero su cavidad final de 15.24 centímetros se llama **recto**. Lo que sobra de la digestión fluye en el intestino grueso: las fibras de celulosa y paredes celulares de algunas frutas y verduras no digeribles, pequeñas cantidades de nutrimentos sin absorber y agua. En el intestino grueso, estos desechos contienen una población de bacterias en desarrollo. Algunas bacterias en el intestino grueso se ganan su lugar al sintetizar vitamina B_{12}, tiamina, riboflavina y vitamina K (una dieta humana común sería deficiente en vitamina K sin ellas). Las células epiteliales del intestino grueso absorben las vitaminas, así como la mayoría del sobrante de agua y sales.

Al concluir la absorción, el material restante se compacta en **heces** semisólidas. Las heces se componen de agua, desechos no digeribles, algunos nutrimentos sobrantes y fibra no digerible, sales biliares, agua y bacterias (las bacterias representan un tercio del peso seco de las heces). Las heces se transportan mediante movimientos peristálticos hasta que llegan al recto. La expansión de esta cavidad estimula la urgencia de defecar. La abertura anal se controla a través de dos músculos esfínteres, uno interno que es involuntario y un músculo externo que se puede controlar conscientemente. Aun cuando la defecación es un reflejo (como lo puede atestiguar cualquier padre nuevo), se vuelve de control voluntario en la primera infancia.

El sistema nervioso y las hormonas controlan la digestión

Cuando te sientas a comer tus alimentos y lo haces con hambre, tu cuerpo coordina una serie compleja de eventos que convierten la comida en nutrimentos que circulan en tu sangre. No es de sorprender que los nervios y las hormonas coordinen las secreciones y la actividad muscular del tubo digestivo (**Tabla 34-5**).

El alimento desencadena las respuestas del sistema nervioso

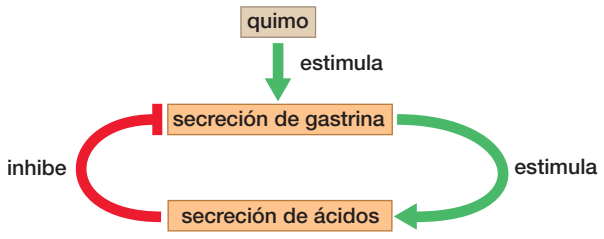
Ver, oler, probar y, a veces, pensar en los alimentos genera señales en el cerebro que actúan sobre las glándulas salivales y muchas otras partes del tubo digestivo, el cual se prepara para digerir y absorber los alimentos. Por ejemplo, estos impulsos nerviosos provocan que el estómago empiece a secretar el ácido y el moco protector. Conforme el alimento entra y recorre el sistema digestivo, su volumen estimula los reflejos nerviosos locales que provocan la peristalsis y los movimientos de segmentación.

Las hormonas regulan la actividad digestiva

Las hormonas que secreta el sistema digestivo entran en el torrente sanguíneo y circulan a través del cuerpo, actuando en receptores específicos dentro del tubo digestivo. Al igual que la mayoría de las hormonas, su regulación se basa en la retroalimentación negativa. Por ejemplo, los nutrimentos en el quimo, en particular los aminoácidos y los péptidos de la digestión de proteínas, estimulan las células en el recubrimiento estomacal para liberar la hormona **gastrina** en el torrente sanguíneo (**FIGURA 34-17**). La gastrina viaja de regreso a las células estomacales y estimula más secreción del ácido, que fomenta la digestión de proteínas. Cuando el pH del estómago llega a un nivel bajo (acidez elevada), inhibe la secreción de gastrina, que a su vez inhibe más producción del ácido. La gastrina también estimula la actividad muscular del estómago, que ayuda a digerir mecánicamente el alimento y envía al quimo al intestino delgado.

En respuesta a la acidez y los nutrimentos del quimo, en particular los péptidos y las grasas, las células del duodeno liberan otras dos hormonas: **secretina** y **colecistoquinina**. Estas hormonas ayudan a regular el ambiente químico en el intestino delgado y la velocidad a la que entra el quimo, estimulando la óptima digestión y absorción de los nutrimentos. En conjunto, aumentan la producción de bilis hepática y la liberación de bilis de la vesícula. Estas hormonas también aumentan la producción y liberación del jugo pancreático. Además, la secretina desacelera la producción del ácido del estómago e inhibe sus contracciones peristálticas. Esto reduce la velocidad a la que el quimo se desplaza hacia el intestino delgado, lo cual da mayor tiempo para que ocurra la digestión y la absorción.

Los científicos han descubierto una creciente variedad de hormonas relacionadas con la digestión y el almacenamiento de grasas, algunas de las cuales actúan en el cerebro y muchas otras contribuyen de maneras complejas a conformar el peso de una persona. Una de ellas, la leptina, que secreta la grasa corporal, se describe en el capítulo 37.



▲ **FIGURA 34-17 La retroalimentación negativa controla la acidez estomacal**

Estudio de caso otro vistazo

¿Adelgazar hasta morir?

Como podrás imaginar, los trastornos alimentarios pueden causar una desnutrición grave y, en casos extremos, la muerte por inanición. También reducen el contenido de ciertos iones fundamentales en la sangre e interfieren con las contracciones musculares del corazón, lo cual puede causar la muerte por paro cardiaco. Asimismo, los trastornos alimenticios provocan estragos en el sistema digestivo; la mayoría del daño ocurre debido al vómito frecuente que expone al tubo digestivo superior a los ácidos estomacales. La presión explosiva del vómito repetido puede incluso desgarrar o romper el esófago, una verdadera emergencia médica.

Las causas de los trastornos alimentarios son numerosas y poco entendidas. Aparentemente, los genes juegan un papel en ello; la gente con un familiar cercano que padece un trastorno alimentario tiene una probabilidad cinco veces mayor de desarrollar un trastorno de este tipo. Los problemas mentales (como ansiedad y depresión) y los trastornos de personalidad (perfeccionismo, baja autoestima y una elevada necesidad de aceptación y logros) parecen predisponer a las personas a los trastornos alimentarios. Los casos a menudo se inician en la adolescencia, cuando tanto el cuerpo como el cerebro sufren cambios rápidos. Los anuncios en revistas, televisión e Internet bombardean a los jóvenes susceptibles con el mensaje de que la ruta para la aceptación, belleza y riqueza es estar delgado.

Jayne Gardham (**FIGURA 34-18**), aspirante británica a cantante cuya carrera se truncó por la anorexia, empezó a hacer dieta a los 15 años. Ya delgada, se puso a competir con tres amigas para ver quién perdía más peso. "Observábamos a las bellas cantantes de pop y modelos que siempre salen en las revistas. Queríamos ser como ellas", explica. Conforme sus amigas abandonaron este propósito, la dieta de Jayne se convirtió en una compulsión que no ha logrado parar, aun cuando sabe que su vida está en peligro. Describe los efectos de la anorexia en su cuerpo: "El corazón me retumba en el cuerpo y me cuesta trabajo subir las escaleras. Hace años que no tengo menstruación y también me afecta la memoria. No me acuerdo de las cosas más simples. Ahora tengo vello en todo el cuerpo porque siempre tengo frío. Incluso en un día caluroso tengo encendida la calefacción para mantenerme caliente. Sé que no puedo seguir así y que debo aliviarme de algún modo, pero no sé cómo".

▲ **FIGURA 34-18 Anorexia** Jayne Gardham era una cantante británica popular antes de que suspendiera sus presentaciones por la anorexia. Con apenas 32 kilogramos y 1.62 metros, en esta fotografía tiene un IMC de 12.

Por desgracia, es difícil tratar los trastornos alimentarios. Los afectados reciben terapia nutricional para ayudarlos a recuperarse de la desnutrición. A veces necesitan psicoterapia y, en algunos casos, antidepresivos. Como muchos afectados ocultan o niegan su condición y el tratamiento es caro, la mayoría de quienes padecen de estos trastornos no reciben el tratamiento adecuado; menos de la mitad se logran recuperar por completo. Para Carré Otis, la llamada de advertencia fue a los 30 años, cuando requirió una cirugía para reparar su corazón, dañado por tantos años de desnutrición. "Debía hacer un cambio o era obvio que mi cuerpo no iba a resistir. En ese entonces, por fin me di cuenta que estaba fuera de control y sabía que no estaba preparada para morir. Estaba preparada para recuperarme."

Considera esto

Se ha culpado a los medios de comunicación de que, al buscar hacer atractiva la delgadez, promueven la prevalencia de los trastornos alimentarios. ¿Por qué consideras que es tan atractiva la delgadez extrema? ¿Hay medidas adecuadas que puede tomar una sociedad libre para revertir o limitar este mensaje? ¿Apoyas la idea de un IMC mínimo aceptable para las modelos?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

34.1 ¿Qué nutrimentos necesitan los animales?

Los animales requieren nutrimentos que provean energía; en los seres humanos, éstos son principalmente los lípidos y los carbohidratos, con un pequeño porcentaje derivado de las proteínas. La energía alimenticia se mide en Calorías (kilocalorías). El exceso de energía de los alimentos se almacena en la grasa corporal, la fuente energética más concentrada. Cada tipo de animal tiene requerimientos específicos de nutrimentos esenciales. Las células animales no los pueden sintetizar (por completo o en cantidades adecuadas), pero se requieren para sintetizar las moléculas esenciales para la función celular. Entre los nutrimentos esenciales para los seres humanos se incluyen los ácidos grasos esenciales, los aminoácidos esenciales, los minerales y las vitaminas que facilitan las diversas reacciones químicas del metabolismo. El agua es esencial, ya que constituye cerca de 60% del peso corporal humano y es el medio en el que ocurren las reacciones metabólicas.

34.2 ¿Cómo ocurre la digestión?

La digestión es la degradación mecánica y química del alimento, que convierte las moléculas complejas en moléculas más simples que puede usar el organismo. La forma más simple de la digestión es totalmente intracelular, como ocurre en las células individuales de las esponjas, que carecen de sistemas digestivos. El sistema digestivo más simple es la cavidad gastrovascular con forma de saco de los organismos cnidarios como *Hydra*. Casi todos los sistemas digestivos constan de un conducto en un sentido a lo largo del cual compartimentos especializados procesan el alimento en secuencia. Los sistemas digestivos especializados

permiten a los distintos animales utilizar una amplia variedad de alimentos. Los sistemas digestivos realizan en general cinco tareas: ingestión del alimento, digestión mecánica, digestión química, absorción de nutrimentos y eliminación de desechos.

34.3 ¿Cómo digieren los seres humanos el alimento?

En los seres humanos, la digestión empieza en la boca, donde el alimento se tritura físicamente con la masticación e inicia la digestión química del almidón con la amilasa de la saliva. Después, el alimento se conduce al estómago mediante ondas peristálticas del esófago. En el ambiente ácido del estómago, el alimento se deshace en partículas más pequeñas y empieza la digestión de las proteínas. Poco a poco se libera el quimo ácido en el intestino delgado, donde se neutraliza con el bicarbonato de sodio del páncreas. En el intestino delgado, las secreciones del páncreas e hígado y de las células del epitelio intestinal completan la digestión química de las proteínas, lípidos y carbohidratos; aquí mismo, los productos moleculares simples de la digestión se absorben en el torrente sanguíneo de modo directo a través de los capilares, o indirecto por medio de la porción colon del intestino grueso que absorbe casi toda el agua, sales y vitaminas sobrantes que las bacterias intestinales producen. Los desechos sobrantes se convierten en heces que pasan al recto, cuya distensión desencadena la urgencia de defecar a través del ano.

El sistema nervioso y las hormonas regulan la digestión. El olor y sabor de los alimentos, así como la acción de masticar, desencadenan el hecho de que la boca secrete saliva y que el estómago produzca gastrina. Ésta estimula la producción de ácido del estómago. Conforme el quimo entra en el intestino delgado, estimula la liberación de secretina y colecistoquinina de las células del duodeno. Estas hormonas aumentan la liberación de secreciones digestivas en el intestino delgado y desaceleran el vaciado del estómago.

Términos clave

absorción *661*
ácido graso esencial *658*
amilasa *665*
aminoácido esencial *658*
bilis *668*
boca *661*
caloría *656*
Caloría *656*
carnívoro *662*
cavidad gastrovascular *661*
colecistoquinina *672*
colon *672*
digestión *661*
digestión extracelular *661*
digestión intracelular *661*
digestión mecánica *661*
digestión química *661*
duodeno *668*
eliminación *661*
epiglotis *665*
esfínter *666*
esófago *662*
estómago *666*
faringe *665*
gastrina *672*
glándula gástrica *667*
heces *672*
herbívoro *662*
hígado *668*
índice de masa corporal (IMC) *657*
ingestión *661*
intestino delgado *668*
intestino grueso *672*
intolerancia a la lactosa *670*
jugo pancreático *668*
lipasa *668*
lisosoma *661*
microvellosidad *668*
mineral *658*
nutrimento *656*
nutrimento esencial *657*
omnívoro *662*
páncreas *668*
peristalsis *666*
proteasa *667*
quilífero *670*
quilomicrón *670*
quimo *667*
recto *672*
rumiante *663*
secretina *672*
sistema digestivo *661*
vacuola digestiva *661*
vellosidad *669*
velocidad metabólica *656*
vesícula *668*
vitamina *658*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Las dos funciones generales de los nutrimentos son proveer _____ y _____. Los nutrimentos requeridos en pequeñas cantidades que con frecuencia sirven de coenzimas se llaman _____. Los nutrimentos que son elementos se llaman _____. Los nutrimentos que no puede sintetizar el cuerpo se llaman nutrimentos_____.
2. Las esponjas dependen exclusivamente de la digestión _____. Los cnidarios como *Hydra* digieren el alimento en _____. Las lombrices de tierra tienen un sistema digestivo _____. Los rumiantes pueden degradar _____ sólo debido a los microorganismos en su estómago.
3. La enzima llamada _____ se encuentra en la saliva e inicia la degradación de _____. La digestión de _____ empieza en el estómago. El ácido estomacal convierte la sustancia inactiva _____ en la enzima activa _____. Casi toda la digestión de los lípidos ocurre en _____.
4. Los cinco principales procesos que realizan en general los sistemas digestivos son _____, _____, _____, _____ y _____.
5. En humanos, una cavidad llamada _____ se comparte en los sistemas _____ y _____. Un pliegue llamado _____ evita que el alimento pase a la tráquea durante el acto de _____. El alimento pasa a través del sistema digestivo mediante contracciones musculares llamadas _____. Los músculos circulares que controlan el movimiento dentro y fuera de los órganos como el estómago se llaman _____.
6. El jugo pancreático se libera en _____ del intestino delgado. El jugo pancreático contiene _____ para neutralizar el ácido _____ del estómago, y las enzimas que digieren _____, _____ y _____.
7. Las grasas se dispersan mediante una secreción llamada _____. Esta secreción se produce en _____ y se almacena en _____. Los productos de la digestión de grasas dan forma a los quilomicrones dentro de las células _____ intestinales. Los quilomicrones se liberan dentro de la vellosidad y se difunden a través de la pared del _____, que es parte del sistema _____.

Preguntas de repaso

1. Enumera los seis tipos generales de nutrimentos. ¿Cuáles dos proporcionan casi toda la energía a los seres humanos? ¿Cuál de ellos almacena la mayor energía en el cuerpo y por qué?
2. Da un ejemplo de un vertebrado y un invertebrado que tengan molleja. Describe la estructura y función general de la molleja y cómo funciona.
3. Los vertebrados se pueden agrupar en tres categorías según su dieta; enumera y define brevemente estas categorías y ejemplifica cada una. ¿Qué grupo tiene el intestino delgado más corto y por qué?
4. ¿Por qué el estómago es muscular y expansible?
5. Enumera y describe la función de las tres principales secreciones del estómago.
6. Enumera las sustancias digestivas secretadas en el intestino delgado y describe el origen y la función de cada una.
7. Menciona y describe los movimientos musculares del sistema digestivo, dónde ocurren y sus funciones.

8. La vitamina C es una vitamina esencial para los seres humanos, mas no para los perros. Ciertos aminoácidos son esenciales para los seres humanos, pero no para las plantas. Explica.
9. Menciona cuatro adaptaciones estructurales o funcionales del intestino delgado humano que contribuyen a una digestión y absorción eficaces.
10. Describe la digestión de proteínas en el estómago e intestino delgado.
11. Explica la función del intestino grueso.

Aplicación de conceptos

1. La etiqueta alimenticia en una lata de sopa muestra que el producto contiene 10 gramos de proteína, cuatro gramos de carbohidratos y tres gramos de lípidos. ¿Cuántas calorías tiene la sopa?
2. Las aves pequeñas tienen altas velocidades metabólicas, tractos digestivos eficientes y dietas altas en calorías. Algunas aves consumen una cantidad de alimento equivalente a 34% de su peso corporal al día. ¿Por qué crees que las aves rara vez consumen hojas o pasto?
3. El control del aparato digestivo del ser humano implica varios ciclos de retroalimentación y mensajes que coordinan la actividad en una cavidad con aquella que tiene lugar en las cavidades subsiguientes. Enumera los sucesos de coordinación descritos en este capítulo por orden, empezando por saborear, masticar y tragar un pedazo de carne y terminando con el desecho no digerido que entra al intestino grueso.
4. Los protozoarios simbióticos de los tubos digestivos de termitas producen enzimas de digestión de celulosa que les permiten utilizar la madera como una fuente de alimento. A su vez, las termitas proporcionan a los protozoarios alimento y abrigo. Imagina que la especie humana fuera invadida poco a poco, al cabo de muchas generaciones, por protozoarios simbióticos capaces de digerir celulosa. ¿Qué cambios de adaptación en la estructura corporal y función humanas podrían describirse como resultado?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

El sistema urinario

Capítulo 35

▲ Barbara Asofsky abraza al buen samaritano Anthony DeGiulio, cuyo riñón le devolvió la salud e inició una cadena de donaciones de riñón.

Estudio de caso

Cadena de favores

ANTHONY DEGIULIO TENÍA UN SUEÑO: quería salvar la vida de una persona. Al principio, se trataba de una ambición sin definir, pero comenzó a tomar forma cuando vio un segmento del programa de televisión *60 Minutos* que destacaba la donación de riñones en vida. DeGiulio, que no sabía que una persona viva podía donar un riñón, consideró de inmediato que ésta podría ser una manera de cumplir su deseo. "Quiero hacerlo", le dijo a su esposa.

DeGiulio llamó al Hospital Presbiteriano de Nueva York y puso en movimiento una serie de eventos descritos como una "cadena altruista" que dio nueva vida no sólo a una persona, sino a cuatro. La cadena de eventos fue posible porque tres personas en el área necesitaban riñones y cada una de ellas tenía un familiar ansioso por donar, pero no lo hacían por la incompatibilidad en sus tipos de sangre. Barbara Asofsky, maestra de la escuela de enfermería, sabía desde hacía cinco años que necesitaría un trasplante de riñón. Cuando descubrieron que el riñón de Anthony DeGiulio era compatible con Barbara, su esposo Douglas donó con gusto el riñón que quería darle a Barbara —y que no podía debido a la incompatibilidad— a un extraño. Este afortunado extraño fue Alina Binder, una estudiante de la Universidad de Brooklyn. El padre de Alina, Michael, resultó compatible con Andrew Novak, técnico en telecomunicaciones. Por último, la hermana de Andrew, Laura Nicholson, donó su riñón a Luther Johnson, asistente de cocina en un hotel.

¿Por qué los riñones son tan importantes? ¿Los receptores de trasplante de riñón llevan una vida totalmente normal? ¿Cómo le extirpan el riñón a un donador y cuáles son los riesgos que corre? ¿Cuáles son las alternativas de un trasplante de riñón para las personas que necesitan los dos riñones?

De un vistazo

Estudio de caso Cadena de favores

35.1 ¿Cuáles son las funciones básicas de los sistemas urinarios?

35.2 ¿Cuáles son algunos ejemplos de sistemas excretores de invertebrados?

Los protonefridios filtran el líquido extracelular en los gusanos planos

Los túbulos de Malpighi filtran la hemolinfa de los insectos

Los nefridios filtran el líquido extracelular en las lombrices de tierra

35.3 ¿Cuáles son las funciones del sistema urinario de los seres humanos?

Los riñones de los seres humanos y otros mamíferos desempeñan diversas funciones homeostáticas

La urea es un producto de desecho de la digestión de las proteínas

35.4 ¿Cuáles son las estructuras del sistema urinario de los seres humanos?

La estructura del riñón apoya su función de producir orina

El suministro de sangre del riñón le permite ajustar la composición de la sangre

Guardián de la salud Cuando los riñones colapsan

35.5 ¿Cómo se forma y se concentra la orina?

La orina se forma en el glomérulo y el túbulo de cada nefrona

El asa de Henle crea un gradiente de concentración extracelular en la médula renal

Estudio de caso continuación Cadena de favores

35.6 ¿De qué manera los riñones de los vertebrados ayudan a mantener la homeostasis?

Los riñones regulan la osmolaridad de la sangre

De cerca La nefrona y la formación de orina

Los riñones liberan sustancias que ayudan a regular la presión arterial y los niveles de oxígeno

Los riñones de los vertebrados están adaptados a diversos ambientes

Estudio de caso continuación Cadena de favores

Estudio de caso otro vistazo Cadena de favores

35.1 ¿CUÁLES SON LAS FUNCIONES BÁSICAS DE LOS SISTEMAS URINARIOS?

Los **sistemas urinarios** ayudan a mantener la **homeostasis**, que es el ambiente interno —relativamente constante— necesario para conservar la salud y, finalmente, la vida (*véase* la página 605). La forma en que logran mantenerla es regulando la composición de la sangre y el **líquido extracelular** (la sustancia acuosa que baña todas las células) dentro de los estrechos límites requeridos para el metabolismo celular. Un elemento esencial de la homeostasis es el equilibrio del agua, que es crucial para mantener la concentración apropiada, u **osmolaridad**, de las sustancias disueltas en las células y su ambiente extracelular.

La segunda función importante de los sistemas urinarios es la **excreción**, término general que se emplea para la eliminación de desechos y sustancias en exceso del organismo. La excreción también ocurre a través del sistema respiratorio (donde el dióxido de carbono se libera al medio ambiente) y del aparato digestivo (donde el material sin digerir se excreta en las heces). Los sistemas urinarios producen **orina**, que contiene los productos de desecho del metabolismo celular. Ya sea que se trate de lombrices de tierra, peces o seres humanos, los sistemas urinarios (a menudo llamados "sistemas excretores", en particular en lo concerniente a los invertebrados) realizan funciones similares con la misma secuencia básica de procesos:

1. Ya sea que se filtre la sangre o el líquido extracelular, se elimina agua y pequeñas moléculas disueltas.
2. Los nutrimentos se reabsorben de manera selectiva en el líquido filtrado.
3. El exceso de agua, de nutrimentos y de desechos disueltos se excreta del organismo a través de la orina.

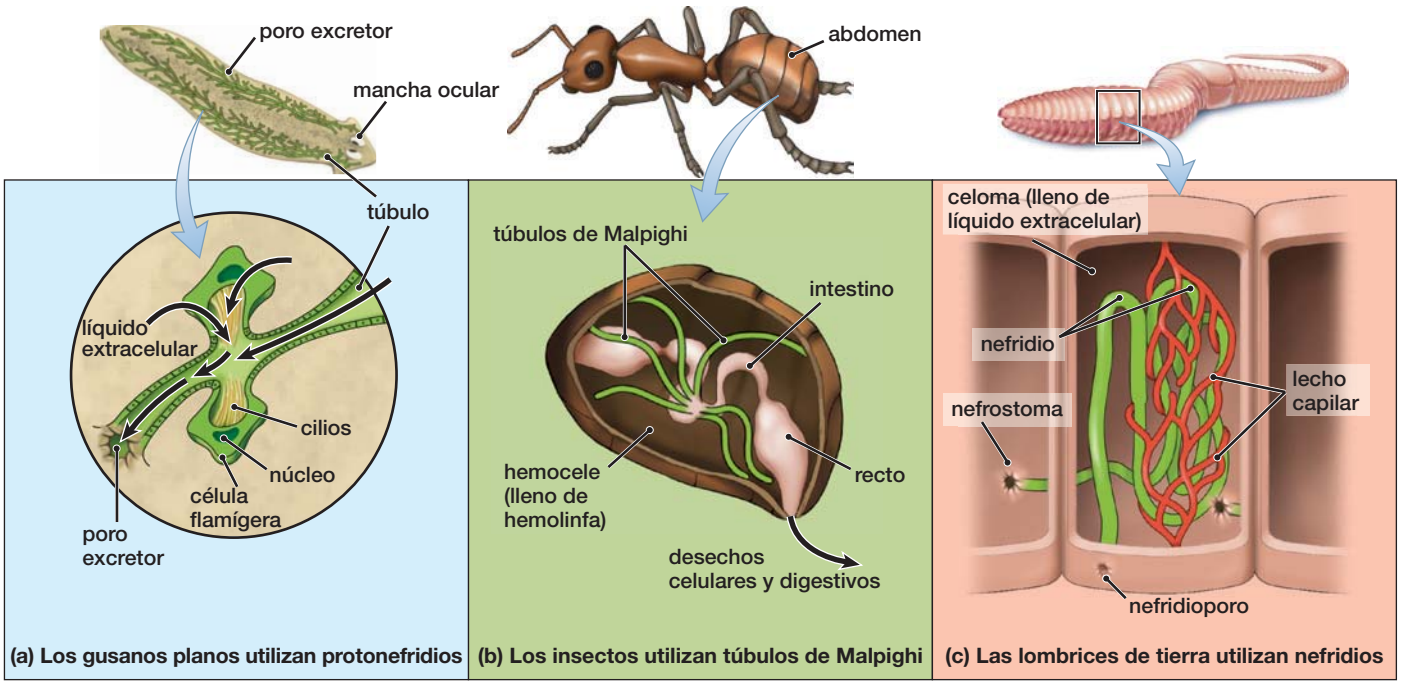
Para eliminar los desechos, los sistemas urinarios deben estar íntimamente relacionados con el líquido extracelular. En algunos invertebrados, el sistema excretor filtra este líquido en forma directa. En la mayoría de los animales con un sistema circulatorio, el sistema excretor filtra la sangre, como se explica en secciones posteriores.

35.2 ¿CUÁLES SON ALGUNOS EJEMPLOS DE SISTEMAS EXCRETORES DE INVERTEBRADOS?

Los primeros animales en evolucionar carecían de sistemas excretores y en vez de ello dependían de la difusión y el transporte activo a través de las membranas celulares para mantener la homeostasis en el interior de cada célula, como lo hacen ahora las esponjas. Es posible que los primeros sistemas excretores sólo sirvieran para mantener el equilibrio de agua, que es la función primordial del sencillo sistema excretor de las lombrices de tierra.

Los protonefridios filtran el líquido extracelular en los gusanos planos

El sistema excretor de los gusanos planos de agua dulce consiste en **protonefridios** (palabra de origen griego, que significa "antes de los riñones"). Son túbulos que se ramifican por todo el líquido extracelular que rodea a los tejidos del gusano plano. Este sencillo sistema excretor sirve principalmente para recolectar el exceso de agua (que entra al cuerpo en forma continua mediante ósmosis) del líquido extracelular. Las células ciliadas (llamadas "células flamígeras" debido a que sus cilios en movimiento parecen flamas) se encuentran distribuidas a lo largo de los túbulos (**FIGURA 35-1a**). Las células flamígeras producen una corriente que hace que la orina



▲ **FIGURA 35-1 Sistemas excretores de algunos invertebrados** **(a)** Los protonefridios de los gusanos planos de agua dulce consisten en túbulos que recolectan y excretan la orina (sobre todo agua) del líquido extracelular. El agua es lanzada a través de los túbulos hacia los poros excretores por las células flamígeras ciliadas. **(b)** Los túbulos de Malpighi de los insectos se extienden desde el intestino y filtran la hemolinfa que llena el hemocele. Producen orina concentrada, la cual es excretada con las heces. **(c)** Nefridios en pares en cada segmento de la lombriz de tierra filtran el líquido extracelular del celoma. El líquido entra en el nefrostoma, pasa a través del túbulo y sale del nefridioporo en forma de orina.

salga por medio de los poros excretores. La extensa superficie corporal de los gusanos planos sirve también como estructura excretora a través de la cual salen la mayor parte de los desechos celulares.

Los túbulos de Malpighi filtran la hemolinfa de los insectos

Los insectos tienen un sistema circulatorio abierto en el que la hemolinfa (un líquido que sirve como sangre y como líquido extracelular) llena el hemocele (la cavidad corporal) y baña en forma directa los tejidos y órganos internos. Los sistemas excretores de los insectos consisten en **túbulos de Malpighi**, que son pequeños tubos que se extienden hacia fuera del intestino y terminan en un punto ciego dentro de la hemolinfa (FIGURA 35-1b). Los desechos y nutrimentos se dirigen de la hemolinfa a los túbulos por difusión y transporte activo, y el agua pasa por ósmosis. La orina se conduce al intestino, donde los solutos importantes se secretan a la hemolinfa mediante el transporte activo. Los insectos producen orina muy concentrada, la cual se excreta junto con las heces.

Los nefridios filtran el líquido extracelular en las lombrices de tierra

En las lombrices de tierra, moluscos y otros invertebrados, la excreción se lleva a cabo mediante estructuras tubulares llamadas **nefridios**. En la lombriz de tierra, la cavidad corporal (el celoma) está llena de líquido extracelular en el que se distribuyen los desechos y nutrimentos de la sangre. Cada nefridio empieza en una abertura anillada en forma de embudo, el *nefrostoma*, que tiene cilios que dirigen el líquido extracelular hacia un túbulo angosto y torcido rodeado de capilares (FIGURA 35-1c). Conforme el líquido atraviesa el túbulo, las sales y otros nutrimentos se reabsorben de nuevo a la sangre capilar dejando sólo agua y desechos. La orina resultante se excreta después por una abertura en la pared del cuerpo conocida como *nefridioporo*. Cada segmento de la lombriz de tierra contiene un par de nefridios. Mientras estudias los túbulos renales de los vertebrados, observa sus similitudes con los nefridios.

35.3 ¿CUÁLES SON LAS FUNCIONES DEL SISTEMA URINARIO DE LOS SERES HUMANOS?

Los **riñones** son los órganos del sistema urinario de los vertebrados en los que se filtra la sangre y se produce la orina. Como los vertebrados viven en una gran variedad de hábitats, desde océanos salados hasta desiertos áridos y arroyos en las montañas, enfrentan desafíos radicalmente diferentes para mantener condiciones constantes en el interior de su cuerpo. Es por ello que los riñones de los vertebrados difieren en gran medida en sus funciones homeostáticas. En las secciones siguientes se estudiarán de manera más específica los riñones de los mamíferos, con los seres humanos como ejemplo.

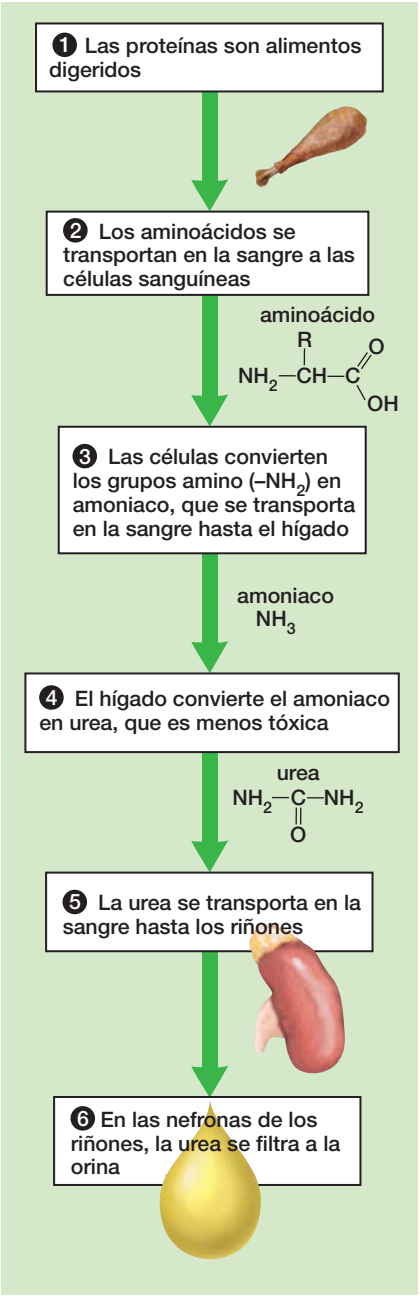
Los riñones de los seres humanos y otros mamíferos desempeñan diversas funciones homeostáticas

El sistema urinario de los mamíferos consta de riñones, uréteres, vejiga y uretra. Estos órganos filtran la sangre al recolectar y excretar los productos de desecho disueltos en la orina. Durante el proceso de filtración, agua y moléculas disueltas (excepto las proteínas grandes) en ella son forzadas a salir de la sangre. Luego, los riñones

devuelven a la sangre casi toda el agua, así como los nutrimentos que el cuerpo necesita. La orina retiene desechos tales como la urea producida por la descomposición de los aminoácidos; el exceso de agua, sales, hormonas y algunas vitaminas, y las sustancias extrañas, como fármacos y moléculas producidas al metabolizar los medicamentos. El resto del sistema urinario canaliza y almacena la orina para después eliminarla del cuerpo.

El sistema urinario de los mamíferos ayuda a mantener la homeostasis de varias maneras, por ejemplo:

- Regula los niveles de iones en la sangre, como sodio, potasio, cloruro y calcio.
- Mantiene el pH apropiado en la sangre al regular las concentraciones de iones hidrógeno y bicarbonato.
- Regula el contenido de agua en la sangre.
- Retiene los nutrimentos importantes como la glucosa y los aminoácidos en la sangre.
- Elimina las sustancias de desecho celulares, como la urea.
- Secreta las sustancias que ayudan a regular la presión arterial y los niveles de oxígeno en sangre.


1 Las proteínas son alimentos digeridos
2 Los aminoácidos se transportan en la sangre a las células sanguíneas
aminoácido
3 Las células convierten los grupos amino (–NH2) en amoniaco, que se transporta en la sangre hasta el hígado
amoniaco
NH3
4 El hígado convierte el amoniaco en urea, que es menos tóxica
urea
5 La urea se transporta en la sangre hasta los riñones
6 En las nefronas de los riñones, la urea se filtra a la orina

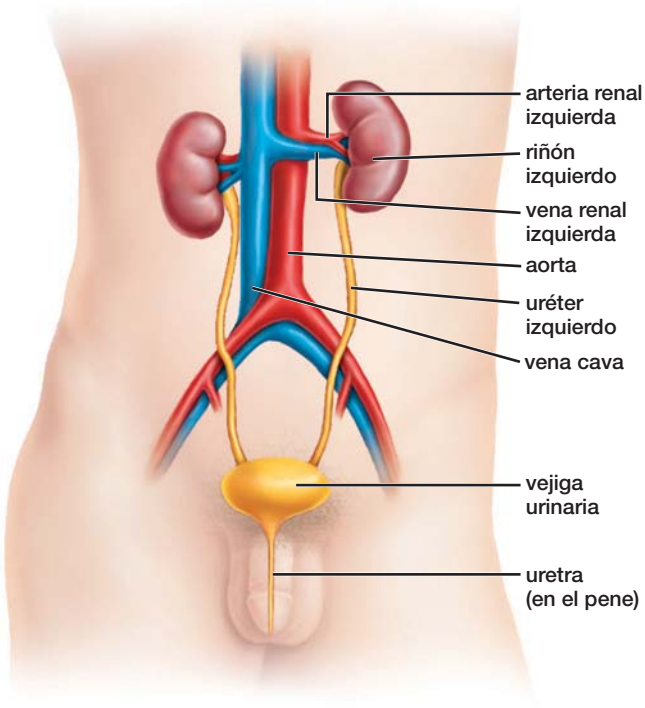
▲ **FIGURA 35-2 Formación y excreción de urea**

La urea es un producto de desecho de la digestión de las proteínas

Una función importante de la mayoría de los sistemas urinarios consiste en eliminar los desechos nitrogenados (que contienen nitrógeno) que se forman cuando las células descomponen las proteínas en aminoácidos (**FIGURA 35-2**). En el aparato digestivo, las proteínas se separan en sus aminoácidos, componentes que después se transportan en la sangre y son usados por las células. Dentro de las células, algunos aminoácidos se utilizan para sintetizar nuevas proteínas. A aquellos que no se necesitan para la síntesis de proteínas se les eliminan los grupos amino, permitiendo que el resto de la molécula se utilice en la síntesis de otras moléculas, o como una fuente de energía celular. Las células expulsan los grupos amino liberados (—NH_2; *véase* la tabla 3-1 en la página 38), los cuales entran en el torrente sanguíneo como **amoniaco (NH_3)**, que es tóxico. El hígado de los seres humanos y otros mamíferos convierte el amoniaco en **urea**, una sustancia mucho menos tóxica. La urea se filtra de la sangre a los riñones y luego se excreta en la orina.

35.4 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS DEL SISTEMA URINARIO DE LOS SERES HUMANOS?

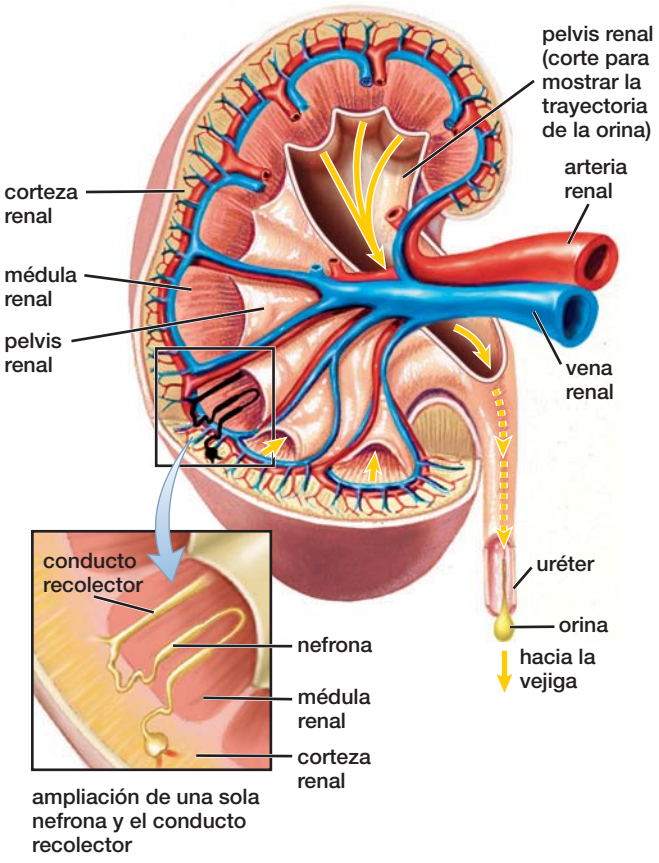
Los riñones humanos son un par de órganos ubicados casi a nivel de la cintura, localizados a ambos lados de la columna vertebral (**FIGURA 35-3**). Cada riñón mide aproximadamente 12.5 centíme-



▲ **FIGURA 35-3 El sistema urinario en el ser humano** Un diagrama simplificado del sistema urinario en los seres humanos y su suministro de sangre.

tros de largo, 7.5 centímetros de ancho y 2.5 centímetros de grosor, similares a un frijol rojo tanto en su forma como en su color. La sangre entra a cada riñón a través de la **arteria renal**. Una vez filtrada, la sangre sale por la **vena renal** (*véase* la figura 35-3). La orina sale de cada riñón a través de un angosto conducto muscular conocido como **uréter**. Mediante contracciones rítmicas, los uréteres transportan la orina a la vejiga urinaria (o simplemente, **vejiga**), una cavidad muscular que la recolecta y almacena.

La pared de la vejiga, formada de músculo liso, tiene una capacidad de expansión significativa. Cuando la pared de la vejiga se estira por la cantidad de orina almacenada, se activan los receptores que disparan las contracciones reflejas del músculo liso, que expulsa la orina. La orina se retiene en la vejiga gracias a dos músculos esfínteres. El esfínter interno, localizado en el punto donde la vejiga se une a la uretra, se abre automáticamente durante estas contracciones reflejas. El esfínter externo (localizado un poco abajo del esfínter interno) se controla a voluntad, permitiendo que el cerebro suprima el reflejo, a menos que la vejiga se llene demasiado. La vejiga de un adulto promedio puede almacenar, en caso de ser necesario, alrededor de 500 mililitros de orina, pero el deseo de orinar se activa con cantidades mucho menores. La orina sale del cuerpo a través de la **uretra**, un conducto angosto que mide alrededor de cuatro centímetros de largo en las mujeres y 20.5 centímetros en los hombres (porque se extiende a lo largo del pene).

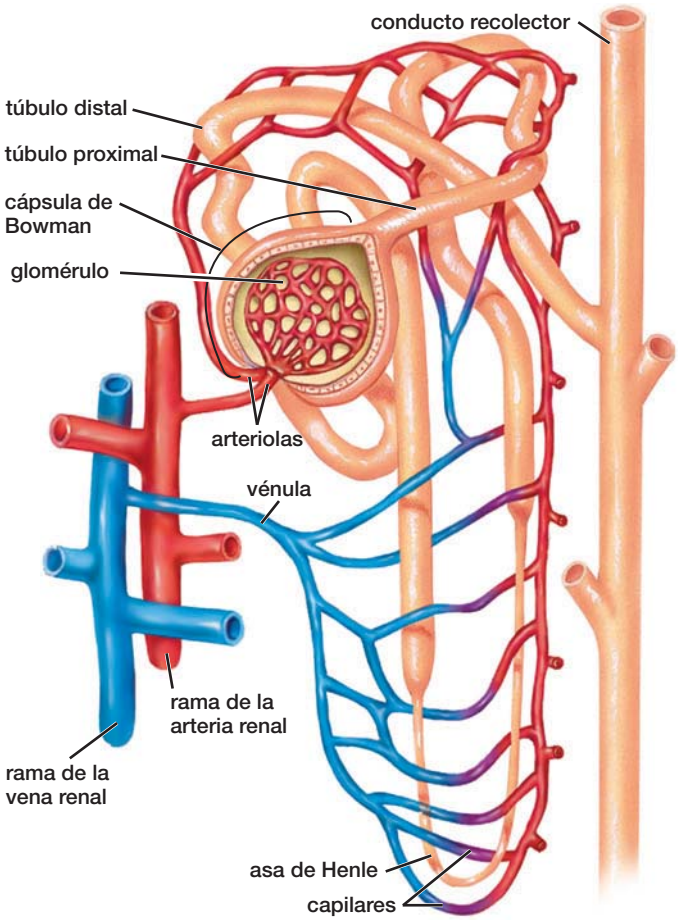


▲ **FIGURA 35-4 Corte transversal de un riñón** Se ilustran la estructura interna del riñón y el suministro de sangre al mismo; las flechas amarillas muestran la trayectoria del flujo de la orina. Una sola nefrona se dibuja en un tamaño mucho mayor del normal (recuadro izquierdo) para mostrar su ubicación en el riñón y su relación con el conducto recolector. Los conductos recolectores vacían la orina en la pelvis renal, que envía por un embudo la orina hacia el uréter.

La estructura del riñón apoya su función de producir orina

Cada riñón contiene una capa externa sólida, la **corteza renal**, que se superpone a una capa interna llamada **médula renal**. Ésta rodea una cavidad ramificada similar a un embudo conocida como **pelvis renal**, la cual recolecta la orina y la envía por el embudo hacia el uréter (FIGURA 35-4).

La corteza renal de cada riñón humano contiene casi un millón de filtros microscópicos, o **nefronas** (FIGURA 35-5; *véase* también la figura 35-4, ampliación). Una nefrona tiene dos partes principales: el **glomérulo**, un denso nudo de capilares donde se filtra el líquido fuera de la sangre a través de las paredes capilares porosas, y un **túbulo** (término que significa "tubo pequeño") largo y torcido. La formación de orina ocurre en el túbulo, que tiene cuatro secciones principales. El túbulo empieza con una cavidad en forma de copa llamada **cápsula de Bowman**, que rodea el glomérulo y recibe el líquido filtrado de la sangre proveniente de los capilares glomerulares. Las secciones restantes del túbulo regresan el agua y los nutrimentos a la sangre, al tiempo que retienen y concentran los desechos. Desde la cápsula de Bowman, el líquido es conducido al **túbulo proximal**, luego al **asa de Henle** y por último al **túbulo distal**. Aunque la mayor parte de cada nefrona se encuentra en la corteza renal, en muchas nefronas humanas el asa de Henle se extiende muy adentro de la médula renal (*véase* la figura 35-4, ampliación).



▲ **FIGURA 35-5 Una nefrona individual y su suministro de sangre**

El túbulo distal vacía la orina en un **conducto colector**, un tubo más grande que no forma parte de la nefrona. Cada uno de los miles de conductos colectores dentro del riñón recibe líquido de varias nefronas. Los conductos colectores recolectan orina de las nefronas en la corteza renal, la transportan a través de la médula renal y la vacían en la pelvis renal (*véase* la figura 35-4).

El suministro de sangre del riñón le permite ajustar la composición de la sangre

Para respaldar su función de mantener la homeostasis, los riñones reciben gran cantidad de sangre. Casi una cuarta parte del volumen que bombea cada latido del corazón viaja a través de los riñones, lo cual representa casi un litro de sangre por minuto. Este flujo rápido de sangre a través de los riñones les permite mantener de forma continua la composición de ésta dentro de límites muy estrechos. La inmensa capacidad de filtración de los riñones explica por qué los donadores y receptores de estos órganos pueden sobrevivir sólo con uno; la mitad de la capacidad normal es adecuada para mantener la homeostasis en casi cualquier condición. Sin embargo, cuando los dos riñones fallan, la muerte sobreviene de manera inminente si no hay intervención médica, como lo describe la sección "Guardián de la salud: Cuando los riñones colapsan".

Guardián de la salud

Cuando los riñones colapsan

Cada año en Estados Unidos, cerca de 85 mil personas mueren por insuficiencia renal, también llamada enfermedad renal en etapa terminal (ERET). Las causas más comunes son la diabetes y la hipertensión, enfermedades que dañan los capilares glomerulares, pero los riñones también se dañan debido a infecciones o sobredosis de algunos medicamentos analgésicos. Por lo general, la insuficiencia renal se trata con **hemodiálisis** (un tratamiento médico durante el cual se eliminan los desechos de la sangre por medio de una máquina) o con un trasplante de riñón de un donador vivo o recién fallecido. Aunque en Estados Unidos existen mucho más de 300 mil pacientes tratados con hemodiálisis, cada año se llevan a cabo menos de 20 mil trasplantes de riñón.

La hemodiálisis, que se aplicó por primera vez en 1945, funciona con base en un principio muy sencillo: las sustancias se extienden de las áreas de mayor concentración a las áreas de menor concentración a través de una membrana permeable selectiva. Este proceso se conoce como *diálisis*; por tanto, la filtración de sangre de acuerdo con este principio se llama *hemodiálisis* (*hemo* significa "sangre").

Durante la hemodiálisis (referida a menudo como "diálisis"), la sangre del paciente se extrae del cuerpo y se bombea a través de angostos tubos hechos de una membrana de celofán especial suspendida en líquido dializador. Al igual que los capilares glomerulares, la membrana es flexible y presenta poros que se ajustan para hacerse tan pequeños o grandes como se requiera; es decir, permiten el paso de las células sanguíneas, proteínas grandes y moléculas como agua, azúcar, sales, aminoácidos y urea. El líquido dializado presenta niveles normales de sales y nutrimentos en la sangre y no contiene productos de desecho; por tanto, las moléculas cuyas concentraciones son más altas de lo normal en la sangre del paciente (como la urea, que es un producto de desecho) se extienden en el líquido dializado, que se reemplaza en forma continua para mantener el gradiente de concentraciones. Por lo general, el paciente permanece conectado a la máquina de diálisis durante un periodo de 4 a 6 horas, tres veces por semana (**FIGURA E35-1**). La gente que depende de la diálisis puede sobrevivir durante varios años, pero la composición sanguínea de estos pacientes fluctúa y las sustancias tóxicas alcanzan niveles más altos de lo normal entre cada sesión.

La diálisis peritoneal es una forma menos común pero efectiva que puede realizarse en casa. El líquido de la diálisis se bombea a través de un tubo implantado directamente en la cavidad abdominal. Esta cavidad se encuentra recubierta con una membrana natural llamada *peritoneo*. Los productos de desecho de la sangre que circulan en los capilares dentro del peritoneo

▲ **FIGURA E35-1 Un paciente en hemodiálisis**

se extienden de manera gradual en el líquido de la diálisis, que posteriormente se drena por el tubo. Los pacientes pueden reemplazar el líquido de la diálisis alrededor de cuatro veces al día o conectar el tubo implantado a una máquina que hace circular el líquido a través de la cavidad abdominal durante la noche.

¿Qué hay en el futuro para las víctimas de falla renal que no pueden recibir un trasplante? En la Universidad de Michigan, el doctor David Humes desarrolló un "dispositivo de asistencia renal". Dicho dispositivo hace circular la sangre a través de un cartucho lleno de tubos diminutos revestidos con miles de millones de células tubulares renales vivas, cultivadas de riñones donados de seres humanos, que resultaron inadecuados para un trasplante. Las pruebas clínicas que emplearon este dispositivo en pacientes de cuidados intensivos cuyos riñones estaban dañados, demostraron que el dispositivo de asistencia renal, utilizado en combinación con la diálisis, aumenta la recuperación de la función renal y mejora la supervivencia en comparación con la diálisis sola. Esto se debe a que las células renales vivas llevan a cabo un mayor rango de funciones que la diálisis, apegándose mejor al trabajo de un riñón normal. En el futuro, Humes confía en desarrollar un dispositivo de asistencia renal que las personas que padecen insuficiencia renal crónica puedan llevar en el exterior de su cuerpo.

Mientras tanto, los investigadores trabajan también en el *xenotrasplante*, proceso que permitiría a las personas recibir riñones de animales, como los cerdos, cuyas células hayan sido genéticamente modificadas para evitar que el sistema inmunológico del receptor los ataque y rechace.

La sangre que es transportada por la arteria renal hacia el riñón entra en cada nefrona a través de una arteriola asociada con dicha nefrona. Dentro de la cápsula de Bowman, la arteriola (que tiene una décima del diámetro de una pestaña) se ramifica aún más en una red de capilares microscópicos que forma el glomérulo (*véase* la figura 35-5). Los capilares se vacían en una arteriola saliente (en contraste con la mayor parte de los capilares, que se vacían en vénulas; *véanse* las páginas 629-631). Más allá del glomérulo, dicha arteriola se ramifica en más capilares que rodean el túbulo. Estos capilares transportan sangre a una vénula a partir de la cual la sangre se transporta a la vena renal y luego a la vena cava inferior (*véase* la figura 35-5).

35.5 ¿CÓMO SE FORMA Y SE CONCENTRA LA ORINA?

La orina se produce en las nefronas de los riñones en tres etapas: **filtración**, durante la cual el agua y la mayor parte de las moléculas disueltas se filtran a la sangre; **reabsorción tubular**, proceso mediante el cual el agua y los nutrimentos necesarios se restauran en la sangre, y **secreción tubular**, durante la cual los desechos y el exceso de iones que permanecen en la sangre se secretan a la orina.

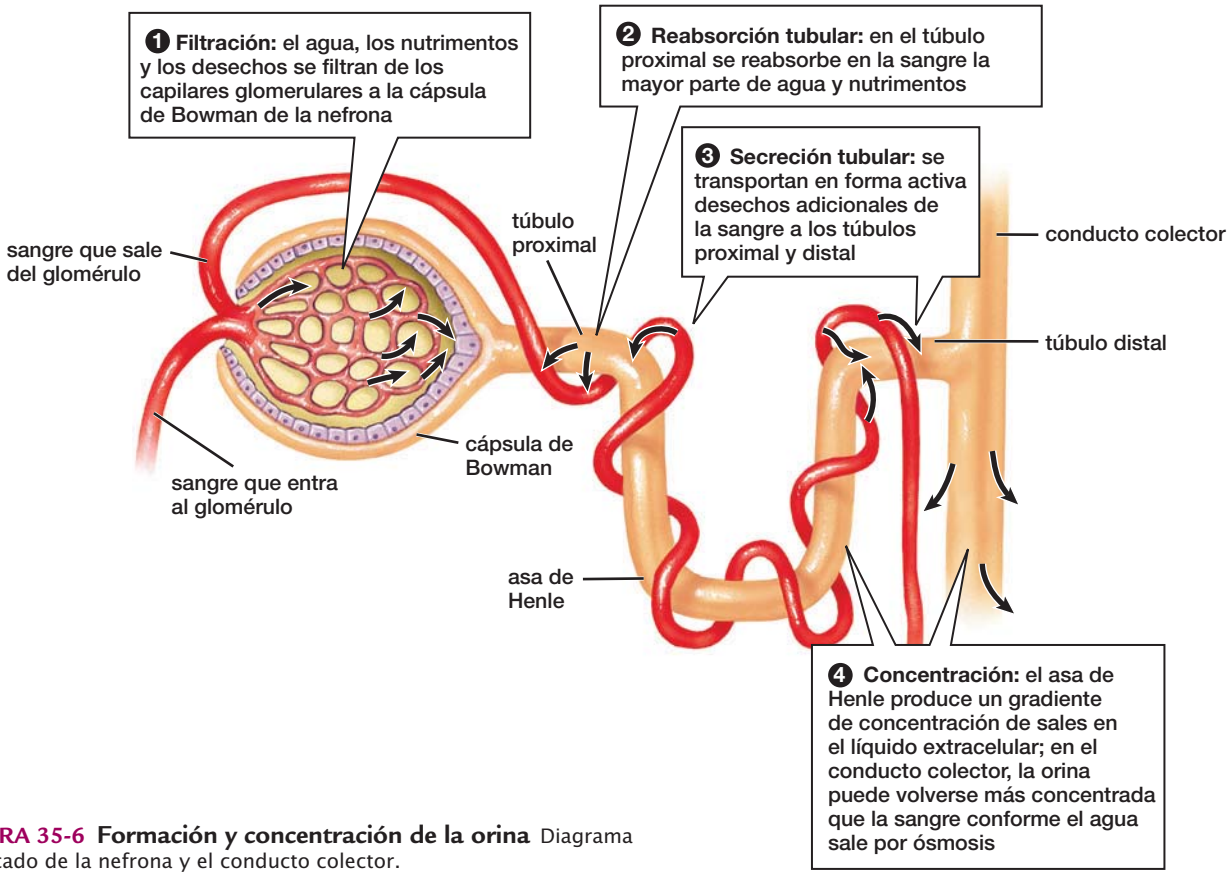
A medida que se forma la orina, casi todos los nutrimentos orgánicos, como los aminoácidos y la glucosa, se filtran y regresan a la sangre. Asimismo, se filtran grandes cantidades de agua y muchos iones, como sodio (Na^+), cloruro (Cl^-), potasio (K^+), calcio (CA^{2+}), hidrógeno (H^+) y bicarbonato (HCO_3^-), pero el índice en que regresan se ajusta en forma continua para cubrir las necesidades cambiantes del organismo. Por ejemplo, el pH de la sangre debe estar muy controlado mediante la regulación de las concentraciones de H^+ (un ácido) y HCO_3^- (una base) porque las enzimas que regulan las reacciones bioquímicas del cuerpo funcionan sólo dentro de un estrecho rango de pH.

A continuación se describen los mecanismos de la formación de orina, y se explican con mayor detalle en la sección "De cerca: La nefrona y la formación de orina", más adelante en este capítulo.

La orina se forma en el glomérulo y el túbulo de cada nefrona

La filtración, el primer paso en la formación de orina, ocurre cuando el agua que transporta pequeñas moléculas disueltas y iones pasa por las paredes de los capilares que forman el glomérulo (**FIGURA 35-6** ❶). Durante la filtración, casi 20% del líquido de la sangre se filtra hacia fuera porque la presión arterial dentro de los capilares glomerulares es mucho más alta que en la mayor parte de los capilares del cuerpo, y las paredes de los capilares glomerulares son mucho más porosas que la mayoría de las paredes capilares. Sin embargo, las células sanguíneas y las proteínas grandes son demasiado voluminosas para salir de los capilares y se quedan en la sangre. El líquido filtrado hacia fuera de los capilares glomerulares, llamado **filtrado**, se recolecta en la cápsula de Bowman y luego continúa a través del túbulo.

La reabsorción tubular ocurre en el túbulo proximal. La reabsorción tubular regresa a la sangre casi todos los nutrimentos orgánicos (como glucosa, aminoácidos y las vitaminas necesarias) y la mayor parte de los iones (Na^+, Cl^-, K^+, Ca^{2+} y HCO_3^-). Todas estas sustancias salen del filtrado a través de las paredes del túbulo y entran en el líquido extracelular (**FIGURA 35-6** ❷). La reabsorción tubular también restaura la mayor parte del agua fil-


❶ Filtración: el agua, los nutrimentos y los desechos se filtran de los capilares glomerulares a la cápsula de Bowman de la nefrona
❷ Reabsorción tubular: en el túbulo proximal se reabsorbe en la sangre la mayor parte de agua y nutrimentos
❸ Secreción tubular: se transportan en forma activa desechos adicionales de la sangre a los túbulos proximal y distal
sangre que sale del glomérulo
túbulo proximal
conducto colector
túbulo distal
cápsula de Bowman
sangre que entra al glomérulo
asa de Henle
❹ Concentración: el asa de Henle produce un gradiente de concentración de sales en el líquido extracelular; en el conducto colector, la orina puede volverse más concentrada que la sangre conforme el agua sale por ósmosis

▲ **FIGURA 35-6 Formación y concentración de la orina** Diagrama simplificado de la nefrona y el conducto colector.

trada de la sangre. El agua sigue a los nutrimentos y los iones por ósmosis a través de **acuaporinas** (proteínas que forman poros de agua; *véanse* las páginas 84-86). Del líquido extracelular, los nutrimentos, los iones y el agua pasan a los capilares que rodean el túbulo y después regresan al torrente sanguíneo.

Durante la secreción tubular, el resto de los desechos y el exceso de iones pasan de la sangre a los túbulos proximal y distal (FIGURA 35-6 ❸). Los desechos secretados en el túbulo para su excreción incluyen el exceso de K^+ y de H^+ (un exceso de H^+ hace que la sangre sea demasiado ácida), pequeñas cantidades de amoniaco, muchos medicamentos (como penicilina e ibuprofeno), aditivos de los alimentos, pesticidas y sustancias tóxicas, como la nicotina de los cigarros. La secreción tubular, que ocurre sobre todo por transporte activo, tiene lugar en los túbulos proximal y distal. Cuando el filtrado sale del túbulo distal ya se convirtió en orina.

El asa de Henle crea un gradiente de concentración extracelular en la médula renal

La función del asa de Henle, la parte del túbulo que se extiende en lo profundo de la médula renal, es doble. Primero, parte del agua y la sal se reabsorbe del filtrado y pasa a través del asa (*véase* la figura E35-2). Sin embargo, la función más importante del asa de Henle es crear una concentración alta de sal en el líquido extracelular dentro de la médula (FIGURA 35-6 ❹).

Para entender por qué todo esto es importante, debemos empezar por una función fundamental del riñón en los seres humanos: la regulación del agua. Los riñones ayudan a mantener el contenido apropiado de agua en los tejidos corporales (como se describe después) mediante la producción de orina diluida con agua cuando el consumo de líquidos es elevado, y de orina concentrada (que contiene mucho menos agua) cuando el consumo de líquidos es bajo. La orina que sale del túbulo distal y entra en el conducto colector está muy diluida (casi una tercera parte de la osmolaridad del plasma sanguíneo). Si el conducto colector permanece impermeable al agua, gran cantidad del exceso de agua se excreta en esta orina diluida.

Sin embargo, el agua puede conservarse al permitir su paso fuera del conducto colector por ósmosis hacia abajo de su gradiente de concentración; es decir, de una alta concentración de agua (baja concentración de solutos) dentro del conducto a una baja concentración de agua (alta concentración de solutos) en el líquido extracelular que rodea el conducto. Cuanto más concentrado sea este líquido, mayor será la cantidad de agua que pueda salir de la orina al pasar a través del conducto colector. El agua que sale del conducto es transportada de inmediato por los capilares cercanos, por tanto no diluye la alta concentración de solutos dentro del líquido extracelular de la médula.

El asa de Henle produce y mantiene un alto gradiente de concentración de sales en el líquido extracelular de la médula mediante el transporte activo de sales fuera del filtrado (descrito con más detalle en el apartado "De cerca: La nefrona y la formación de orina", páginas 684 y 685). El conducto colector pasa a través de este gradiente de concentración mientras transporta la orina del túbulo distal (en la corteza renal) a la pelvis renal (debajo de la médula renal; *véase* la figura 35-4, ampliación). La permeabilidad al agua del conducto colector es controlada por mecanismos de retroalimentación que regulan el equilibrio de agua, como se describe en la siguiente sección.

Estudio de caso continuación

Cadena de favores

Cuando los riñones de una persona fallan, se acumulan desechos y agua en la sangre, y ocurren desequilibrios en las concentraciones de iones. Los pacientes que esperan un trasplante de riñón se mantienen con vida mediante la hemodiálisis, un tratamiento en el que se filtran los desechos de la sangre a través de una máquina (*véase* "Guardián de la salud: Cuando los riñones colapsan", en la página 681).

Aunque las personas pueden permanecer en hemodiálisis durante varios años, el tratamiento dista mucho de ser ideal. Mientras que los riñones sanos no dejan de funcionar, los tratamientos de hemodiálisis se llevan a cabo sólo alrededor de tres veces por semana. Como consecuencia, los pacientes deben vigilar con detenimiento su dieta entre cada sesión de hemodiálisis, porque el exceso de Na^+ puede aumentar la presión arterial y una acumulación excesiva de K^+ puede provocar un paro cardiaco repentino. Los pacientes en hemodiálisis también deben limitar su consumo de líquidos para compensar la habilidad reducida de sus riñones de producir orina. Si no lo hacen, su presión arterial aumentará y es probable que su corazón esté demasiado presionado y se debilite.

35.6 ¿DE QUÉ MANERA LOS RIÑONES DE LOS VERTEBRADOS AYUDAN A MANTENER LA HOMEOSTASIS?

Todo el contenido de plasma en la sangre se filtra a través de las nefronas alrededor de 60 veces al día; como resultado de ello, el riñón puede ajustar la composición de la sangre para ayudar a mantener la homeostasis en todo el cuerpo.

Los riñones regulan la osmolaridad de la sangre

Una función importante del riñón consiste en regular el contenido de agua en la sangre. Cada minuto, los riñones humanos filtran casi media taza de líquido de la sangre. Si los riñones no pudieran regresar esta cantidad de agua a la sangre, ¡el índice de filtración requeriría que bebiéramos casi 185 litros de agua al día para reemplazar la orina que produjéramos!

Por consiguiente, el sistema urinario necesita restaurar casi toda (cerca de 99%) el agua que filtra al principio a partir de los glomérulos. Como se describió antes, la reabsorción del agua a la sangre ocurre en forma pasiva por ósmosis mientras el filtrado viaja a través del túbulo y el conducto colector. Cuando el filtrado alcanza el túbulo distal, casi 80% de esta agua ya fue absorbida. Después de este punto, la cantidad de reabsorción se regula con precisión, lo que ayuda a mantener la osmolaridad de la sangre dentro de límites estrictos.

La ósmosis a lo largo del túbulo y en el conducto colector depende de la presencia de acuaporinas. Aunque éstas son componentes abundantes y permanentes de las membranas del túbulo proximal y de la parte descendente del asa de Henle, su número en el túbulo distal y el conducto colector se regula con la **hormona antidiurética (ADH,** por sus siglas en inglés, *antidiuretic hormone*; *diurético* significa "aumentar la producción de orina", de modo que un *antidiurético* reduce la producción de orina). La ADH se secreta a través de la glándula hipófisis posterior y se transporta al torrente sanguíneo. Esta hormona estimula las células del túbulo distal y del

De cerca *La nefrona y la formación de orina*

La compleja estructura de la nefrona se adapta con todo detalle a su función. La **FIGURA E35-2** ilustra los procesos que ocurren en cada porción. La osmolaridad (concentración de solutos) de la sangre y el líquido extracelular (medidos en miliosmoles) se muestran a lo largo del eje vertical izquierdo. La osmolaridad normal de la sangre y el líquido extracelular se regula en alrededor de 300 miliosmoles. Dentro de la médula renal, la osmolaridad del líquido extracelular alcanza casi 1,200 miliosmoles. Las descripciones siguientes se refieren a los números dentro de un círculo en la ilustración.

❶ Durante la filtración, el agua y las pequeñas sustancias disueltas (tanto desechos como nutrimentos) son forzadas a salir de los capilares glomerulares y a entrar en la cápsula de Bowman, desde donde llegan por un embudo al túbulo proximal. Este proceso produce filtrado, que se parece al plasma sanguíneo sin sus proteínas grandes, y el cual tiene la misma osmolaridad que la sangre y el líquido extracelular (alrededor de 300 miliosmoles).

❷ En el túbulo proximal, el proceso de reabsorción tubular mueve el agua y la mayor parte del filtrado de regreso a través de las paredes del túbulo y hacia el líquido extracelular, donde se reabsorbe en la sangre capilar. Los nutrimentos disueltos incluyen aminoácidos, glucosa y diversos iones, como sodio (Na^+), cloruro (Cl^-), potasio (K^+), calcio (Ca^{2+}) y bicarbonato (HCO_3^-). Algunos de ellos se transportan en forma activa desde el filtrado y los otros se mueven hacia fuera; el agua (H_2O) sale por ósmosis. Como se reabsorbe el H_2O y sus solutos, la osmolaridad del filtrado en el túbulo sigue siendo casi la misma que aquella de la sangre (alrededor de 300 miliosmoles). Algunos desechos, incluidos el amoniaco (NH_3) y ciertos medicamentos, así como el exceso de iones hidrógeno (H^+), se transportan de manera activa por la secreción tubular desde la sangre capilar al túbulo proximal.

❸ El asa de Henle produce y mantiene un gradiente de concentración de sal (NaCl) en el líquido extracelular que la rodea, con la concentración más alta en la parte inferior del asa. La parte descendente del asa de Henle es muy permeable al H_2O, pero no al NaCl ni otras sustancias disueltas. Cuando el filtrado pasa por la parte descendente, el H_2O sale del túbulo por ósmosis al aumentar la osmolaridad del líquido extracelular. La pérdida de H_2O incrementa la concentración del filtrado dentro del túbulo. En la parte inferior del asa de Henle, el filtrado alcanza la misma osmolaridad que el líquido extracelular circundante (alrededor de 1,200 miliosmoles).

❹ La parte delgada del asa de Henle ascendente es impermeable al H_2O, pero permeable al NaCl. Conforme el filtrado fluye hacia arriba del asa a través de la concentración de sal en disminución en el líquido extracelular, el NaCl se mueve hacia fuera porque está más concentrado en el filtrado que en el líquido extracelular circundante (debido a la pérdida de H_2O del filtrado en el asa descendente). Como el H_2O no puede seguir al NaCl, este proceso contribuye a la alta concentración de sal en el líquido extracelular. De manera gradual, el filtrado se vuelve menos concentrado que el líquido extracelular porque pierde NaCl pero retiene H_2O.

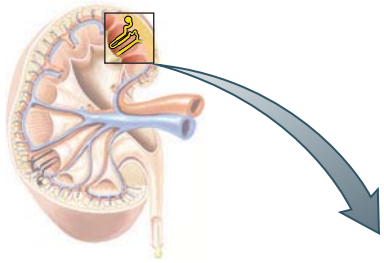
❺ La porción gruesa del asa de Henle ascendente también es permeable al H_2O. Aquí, el NaCl se bombea en forma activa fuera del filtrado, lo que contribuye a la alta osmolaridad del líquido extracelular al tiempo que reduce de manera drástica la osmolaridad del filtrado.

❻ La secreción tubular (que ocurre en los túbulos proximal y distal) transporta activamente el exceso de H^+, K^+ y algunos medicamentos de la sangre hacia el túbulo distal para su excreción. La reabsorción tubular también continúa en este lugar, con el bombeo activo de Ca^{2+} y NaCl fuera del filtrado. Para cuando llega al túbulo distal, se bombea hacia fuera tanto NaCl que el filtrado tiene alrededor de una tercera parte de la osmolaridad de la sangre (cerca de 100 miliosmoles, en comparación con la osmolaridad sanguínea normal de 300 miliosmoles).

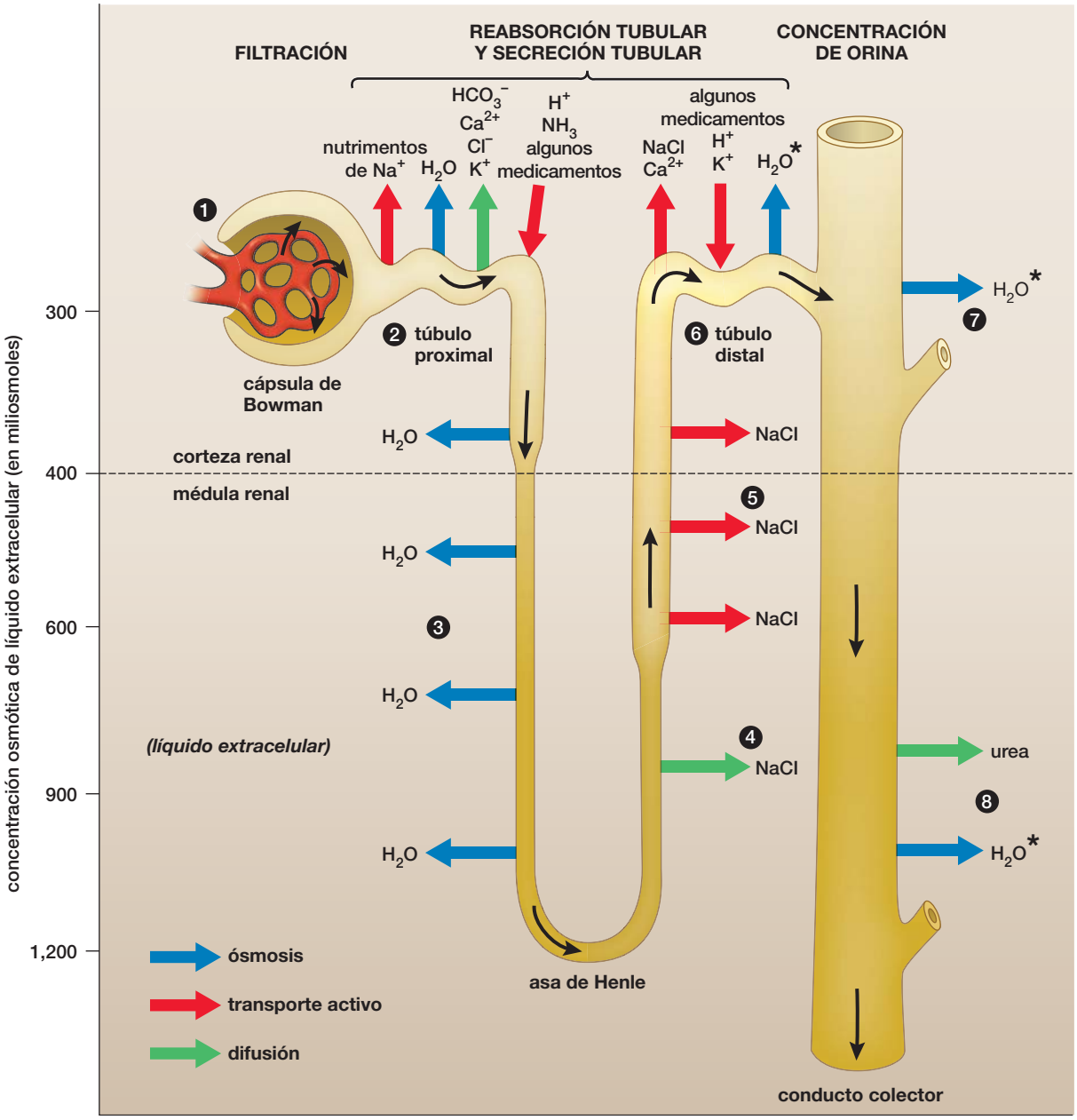
La permeabilidad al agua del túbulo distal se controla mediante la ADH. Si no hay ADH (lo que ocurre después de un consumo excesivo de líquidos), el filtrado permanece en 100 miliosmoles. En los niveles de ADH basal, parte del H_2O saldrá del túbulo distal por ósmosis porque la osmolaridad del líquido extracelular que rodea el túbulo distal es más alta que la del filtrado. Cuando la ADH se eleva (lo que ocurre cuando el cuerpo está deshidratado), el agua sale con libertad del túbulo distal, permitiendo que el filtrado se equilibre con el líquido extracelular en alrededor de 300 miliosmoles.

❼ Una vez que el filtrado sale del túbulo distal, se conoce como orina. El conducto colector transporta la orina a través de un gradiente de concentración extracelular cada vez mayor creado por el asa de Henle dentro de la médula renal. En los niveles basales de ADH, parte del agua puede salir del conducto colector por ósmosis conforme aumenta la concentración del líquido extracelular circundante. Al elevarse la ADH, como ocurre cuando el cuerpo está deshidratado, el agua sale con libertad del conducto colector y se restaura en la sangre a través de los capilares cercanos.

❽ La parte inferior del conducto colector es permeable a la urea, permitiendo que parte de ésta se mueva hacia fuera en su gradiente de concentración, lo que aumenta todavía más la osmolaridad del líquido extracelular circundante. Si está presente la ADH, también sale el H_2O. En los casos más extremos de deshidratación, la osmolaridad de la orina en el conducto colector puede alcanzar un equilibrio con la alta osmolaridad del líquido extracelular; en los seres humanos, ésta es de alrededor de 1,200 miliosmoles. Si no hay ADH, como ocurre si la sangre contiene agua en exceso que necesita excretarse, el conducto colector sigue siendo impermeable al agua y la orina permanece diluida.



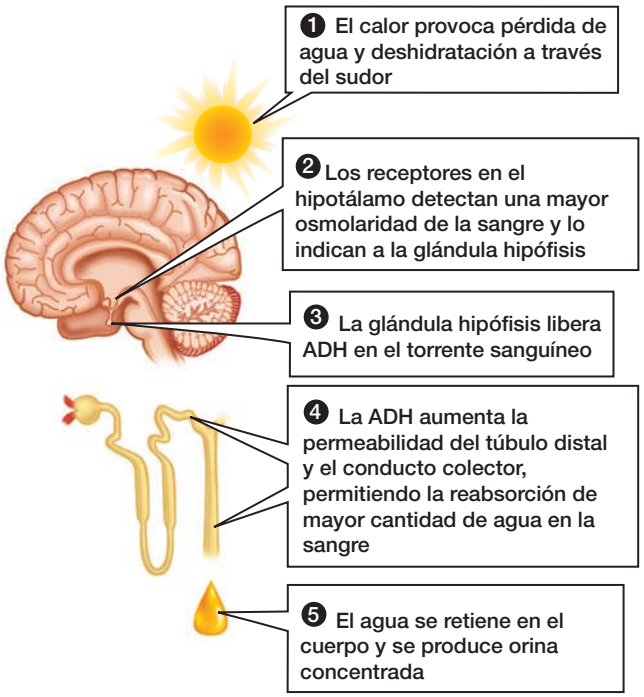
▼ FIGURA E35-2 Detalles de la formación de orina En la imagen se aprecia una sola nefrona, la cual muestra el movimiento de los materiales en distintas regiones. Para simplificar, se omitieron los capilares que rodean la nefrona (*véase* la figura 35-5). La concentración de sustancias disueltas en el filtrado dentro de la nefrona está indicada por la intensidad del color amarillo; las flechas de color negro dentro del túbulo indican la dirección del flujo del filtrado. Fuera de la nefrona, las sombras más oscuras de color beige representan las concentraciones más elevadas de sal y urea en el líquido extracelular circundante. La línea punteada marca el límite entre la corteza renal y la médula renal. Los asteriscos indican que la ADH controla la permeabilidad del agua en estas regiones.



conducto colector para insertar proteínas acuaporinas en sus membranas; la abundancia de estas proteínas determina la permeabilidad de las membranas al agua. Esto permite que el túbulo distal y el conducto colector regulen el contenido de agua en la orina.

En condiciones normales, parte de la ADH siempre está presente en la sangre, de modo que el túbulo distal y el conducto colector siguen siendo de alguna manera permeables al agua. Dentro del hipotálamo, los receptores vigilan la osmolaridad sanguínea (el contenido de solutos en la sangre), que aumenta al perder agua. Por ejemplo, cuando tu cuerpo se deshidrata, la osmolaridad de tu sangre aumenta (**FIGURA 35-7**). Cuando el nivel de osmolaridad excede un nivel óptimo, el hipotálamo estimula la glándula hipófisis (pituitaria) para liberar ADH en el torrente sanguíneo. En respuesta a la ADH, las células del túbulo distal y del conducto colector insertan acuaporinas adicionales en sus membranas, aumentando su permeabilidad al agua. Conforme la orina fluye a través del túbulo distal y el conducto colector, el líquido extracelular más concentrado excreta el agua por ósmosis a través de las acuaporinas en sus paredes. El agua entra en los capilares cercanos y se restablece al torrente sanguíneo.

Cuando el cuerpo se deshidrata y los niveles de ADH son altos, el agua sale tan rápido del conducto colector que la orina puede volverse tan concentrada como el líquido extracelular circundante. En los seres humanos, esto representa alrededor de cuatro veces la osmolaridad de la sangre. Pero la reducción de la cantidad de agua excretada no restaura por sí sola la osmolaridad normal de la sangre. Para compensar la pérdida de agua a través del sudor, los receptores en el hipotálamo activan de manera simultánea un "centro de la sed" (en el mismo hipotálamo) que estimula el deseo de beber agua a fin de restaurarla en la sangre.


1 El calor provoca pérdida de agua y deshidratación a través del sudor
2 Los receptores en el hipotálamo detectan una mayor osmolaridad de la sangre y lo indican a la glándula hipófisis
3 La glándula hipófisis libera ADH en el torrente sanguíneo
4 La ADH aumenta la permeabilidad del túbulo distal y el conducto colector, permitiendo la reabsorción de mayor cantidad de agua en la sangre
5 El agua se retiene en el cuerpo y se produce orina concentrada

▲ FIGURA 35-7 La deshidratación estimula la liberación de ADH y la retención de agua

PREGUNTA Describe el proceso de retroalimentación que ocurriría si bebieras mucho más agua de la que tu cuerpo necesita.

¿Te has preguntado...

por qué las bebidas alcohólicas estimulan la necesidad de orinar?

Uno de los muchos efectos del alcohol es la inhibición de la liberación de ADH; sin ésta, la orina permanece muy diluida y acuosa. Lo anterior estimula la necesidad de orinar una mayor cantidad de agua de la que contienen en sí las bebidas alcohólicas. Irónicamente, como resultado de la excreción de más agua de la necesaria para restaurar su equilibrio, "tomar mucha agua" en realidad puede deshidratarte. La deshidratación contribuye al malestar de la resaca que puedes experimentar por la mañana después de beber demasiado.

La cantidad de agua reabsorbida en la sangre se controla a través de una retroalimentación negativa. Cuando los receptores en el hipotálamo detectan una osmolaridad sanguínea normal, indican a la hipófisis que restaure la liberación de ADH a los niveles basales. Si bebes demasiada agua, la secreción de ADH se bloqueará en forma temporal, haciendo que el túbulo distal y el conducto colector sean casi impermeables al agua y provoquen la excreción de grandes cantidades de orina muy diluida (con sólo casi la tercera parte de la osmolaridad sanguínea). Lo anterior continuará hasta que la osmolaridad sanguínea normal quede restaurada, y la secreción de ADH aumente a los niveles basales.

Los riñones liberan sustancias que ayudan a regular la presión arterial y los niveles de oxígeno

Cuando la presión arterial baja, como puede ocurrir con la pérdida excesiva de sangre, los riñones liberan la enzima **renina** en el torrente sanguíneo. La renina cataliza la formación de la hormona **angiotensina** a partir de una proteína que circula en la sangre. La angiotensina ayuda a combatir la presión arterial baja de tres maneras principales: (1) estimula los túbulos proximales de las nefronas para que reabsorban mayor cantidad de Na^+ en la sangre, propiciando que más agua se mueva por ósmosis (lo que reduce la pérdida del volumen sanguíneo); (2) estimula la liberación de ADH, provocando que el túbulo distal y el conducto colector demanden más agua, y (3) ocasiona la constricción de las arteriolas en todo el cuerpo, lo que incrementa directamente la presión arterial.

Los riñones también ayudan a mantener el oxígeno en la sangre en niveles que cubren las necesidades del cuerpo. Los niveles de oxígeno pueden bajar al perder sangre, como cuando una enfermedad pulmonar reduce la entrada de oxígeno o la persona se encuentra en altitudes elevadas, donde cada inhalación de aire suministra menos oxígeno. En respuesta, los riñones liberan la hormona **eritropoyetina** (*véase* la página 628). La eritropoyetina se transporta en la sangre hasta la médula ósea y la estimula para que produzca más glóbulos rojos que transporten el oxígeno.

Los riñones de los vertebrados están adaptados a diversos ambientes

Aunque se describió a las nefronas de los mamíferos como órganos que tienen largas asas de Henle, las nefronas de algunos mamíferos se encuentran confinadas a la corteza renal; sus asas de Henle son muy cortas y no llegan a la médula renal. El tipo de nefrona que predomina en los riñones de una especie de mamíferos determi-

Estudio de caso continuación

Cadena de favores

La insuficiencia renal casi siempre causa anemia, porque los riñones ya no pueden producir suficiente eritropoyetina para estimular la producción adecuada de glóbulos rojos. Por suerte, la eritropoyetina humana (fabricada con células cultivadas genéticamente) puede administrarse a pacientes que tienen anemia provocada por una insuficiencia renal. Sin embargo, un riñón en funcionamiento responderá mejor a las necesidades cambiantes del cuerpo, produciendo las cantidades apropiadas de esta hormona en los momentos oportunos, una ventaja definitiva para los receptores de trasplantes.

nada depende de la disponibilidad de agua en el hábitat natural donde la especie evolucionó.

Las nefronas de los mamíferos se adaptan a la disponibilidad de agua

Por lo general, los mamíferos adaptados a los climas secos tienen largas asas de Henle. Estas asas más prolongadas permiten una mayor concentración de sal producida en el líquido extracelular por la médula renal, lo que hace posible una mayor absorción de agua de la orina mientras viaja a través de los conductos colectores. Los maestros en la concentración de orina son los roedores desérticos como las ratas canguro, que pueden producir orina con una osmolaridad 14 veces mayor que la de su sangre (FIGURA 35-8). No resulta sorprendente que las ratas canguro tengan nefronas con asas muy largas. Con su extraordinaria habilidad para conservar el agua, las ratas canguro no necesitan beberla; dependen por completo del agua que contiene su alimento, así como de las reacciones metabólicas que producen agua.

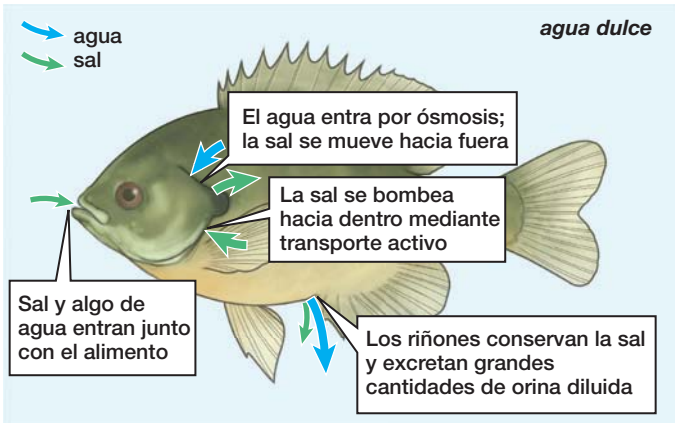
En contraste, los mamíferos adaptados a hábitats con abundancia de agua dulce por lo general tienen asas de Henle cortas. Por ejemplo, las nefronas de los castores, que viven a lo largo de los arroyos, son de asas cortas y sólo pueden concentrar su orina a casi el doble de su osmolaridad sanguínea. Los riñones del ser humano tienen una mezcla de nefronas con asas largas y cortas, y pueden concentrar la orina a aproximadamente cuatro veces de la osmolaridad de la sangre.

▲ **FIGURA 35-8 Un habitante del desierto bien adaptado** La rata canguro del desierto que habita en el suroeste de Estados Unidos no necesita beber agua debido a que sus asas de Henle le permiten producir orina muy concentrada.

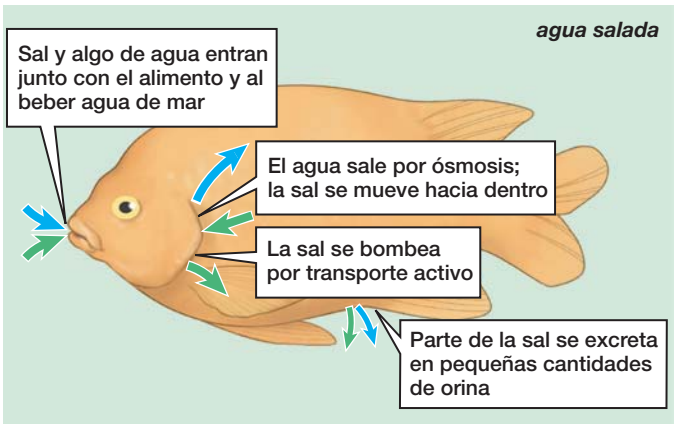
Los ambientes de agua dulce y salada representan desafíos especiales para la regulación de agua

Los animales que constantemente se encuentran inmersos en una solución que tiene una osmolaridad más baja (hipotónica) o más alta (hipertónica) que sus líquidos corporales, han desarrollado mecanismos especiales para mantener un equilibrio homeostático del agua y la sal dentro de su cuerpo, proceso conocido como **osmorregulación**.

Los peces de agua dulce, que viven en un ambiente hipotónico, mantienen concentraciones en plasma de las sustancias disueltas (sobre todo sal) cuatro a seis veces mayores que la osmolaridad del ambiente de agua dulce que los rodea. Como los peces hacen circular agua sobre sus branquias para intercambiar gases, una parte del agua se fuga de manera continua a su cuerpo por ósmosis, y las sales se dirigen hacia fuera (FIGURA 35-9a). Los peces de agua dulce adquieren sal del alimento y también a través de las branquias, que funcionan como transporte activo para bombear sal a su cuerpo


agua
sal
agua dulce
El agua entra por ósmosis; la sal se mueve hacia fuera
La sal se bombea hacia dentro mediante transporte activo
Sal y algo de agua entran junto con el alimento
Los riñones conservan la sal y excretan grandes cantidades de orina diluida

(a) Pez de agua dulce


agua salada
Sal y algo de agua entran junto con el alimento y al beber agua de mar
El agua sale por ósmosis; la sal se mueve hacia dentro
La sal se bombea por transporte activo
Parte de la sal se excreta en pequeñas cantidades de orina

(b) Pez de agua salada

▲ **FIGURA 35-9 La osmorregulación en los peces (a)** Los sistemas excretores en los peces de agua dulce, como este *Lepomis sp.*, deben soportar que grandes cantidades de agua entren a su cuerpo por ósmosis. **(b)** Los sistemas excretores de los peces de agua salada, como este Garibaldi, deben conservar el agua, que se difunde de manera constante hacia el agua que los rodea, que es más salada.

tomándola del agua que los rodea. Para compensar la entrada del exceso de agua, los peces de agua dulce nunca beben agua (aunque ingieren algo de agua dulce mientras comen) y sus riñones retienen la sal y excretan grandes cantidades de orina muy diluida.

Los peces de agua salada viven en un ambiente hipertónico; el agua de mar tiene una concentración de solutos dos o tres veces mayor que la de los líquidos de su cuerpo. Como resultado de ello, el agua sale constantemente de sus tejidos por ósmosis, y la sal se difunde hacia dentro de manera continua y se ingiere con la comida. La mayoría de los peces de agua salada beben para restaurar el agua que perdieron, y el exceso de sal que consumen se excreta por transporte activo a través de sus branquias (**FIGURA 35-9b**).

Las nefronas de los peces carecen de asas de Henle y, por tanto, los peces no pueden producir orina más concentrada que su sangre. Para conservar el agua, los riñones de la mayoría de los peces de agua salada excretan muy pequeñas cantidades de orina, que contiene algunas sales que sus branquias no pueden eliminar. La clase de peces marinos que incluye a los tiburones y las mantarrayas desarrolló una solución diferente. Estos peces almacenan grandes cantidades de urea en sus tejidos, a un grado que casi todos los demás vertebrados no tolerarían. La urea almacenada proporciona a sus tejidos aproximadamente la misma osmolaridad que el agua de mar que los rodea, de modo que pueden evitar la pérdida de agua por ósmosis.

Estudio de caso otro vistazo

Cadena de favores

Desde la década de 1950, cuando la donación de riñón de una persona viva se reconoció por primera vez como una alternativa viable, amigos y familiares ofrecieron uno de sus riñones a víctimas de insuficiencia renal. En un escenario ideal, además del tipo de sangre, varias glicoproteínas importantes (proteínas MHC, que identifican a las células como pertenecientes a un individuo en particular; *véase* la página 701) en las membranas celulares del órgano del donador deben ser iguales a las del receptor. Esto reduce las probabilidades de que el sistema inmunológico del receptor ataque al riñón donado como si fuera un invasor. Pero, a excepción de los gemelos idénticos, no hay dos personas que tengan tejidos totalmente iguales. Esto significa que quienes reciben trasplantes de riñón deben tomar medicamentos inmunosupresores el resto de su vida y son más vulnerables a las infecciones y a algunos tipos de cáncer. A pesar de esta desventaja, un riñón trasplantado es la mejor alternativa para quienes tienen la suerte de recibirlo.

Para extirpar el riñón del donador, los cirujanos por lo general emplean una técnica llamada cirugía laparoscópica, en la que realizan tres o cuatro incisiones de aproximadamente 1.25 centímetros de largo para insertar el instrumental quirúrgico, incluida una cámara de video diminuta. El riñón se extirpa a través de una incisión de casi seis centímetros de largo. La operación tarda de tres a cuatro horas. Los donadores permanecen en el hospital más o menos tres días y pueden reincorporarse a sus trabajos alrededor de tres semanas después. Las complicaciones son muy raras, y estudios amplios a largo plazo no han encontrado efectos adversos para la salud del donador.

Cuando Anthony DeGiulio decidió donar un riñón para salvar la vida de un extraño, se convirtió en parte de un concepto relativamente nuevo: "el intercambio de riñones". El intercambio en cuatro direcciones (**FIGURA 35-10**) involucró a 50 médicos y ocho salas de operación, y duró todo el 24 de julio de 2008. Los intercambios de riñón entre personas que no se conocen representan una pequeña fracción de los casi siete mil trasplantes de riñón de donadores vivos realizados cada año en Estados Unidos. Los médicos y quienes padecen alguna enfermedad renal esperan que la idea progrese; en la actualidad hay alrededor de 54 mil personas en listas de espera activas para un trasplante de riñón, con un promedio de espera de aproximadamente tres años.

Cuando DeGiulio compartió sus planes de donar un riñón con sus amigos y familiares, algunos le dijeron que estaba loco. Anthony no está de acuerdo con ellos: "En realidad es lo más maravilloso que he hecho en mi vida, así como la decisión más fácil que he tomado", exclamó el donador de 32 años de edad. "Sacrifiqué tres días de mi vida y esta mujer volvió a vivir."

▲ **FIGURA 35-10 La cadena de donaciones**

Considera esto

¿Donarías un riñón a un amigo o a un miembro de tu familia cuyos riñones estuvieran fallando? ¿Considerarías la posibilidad de iniciar una "cadena altruista" donando un riñón a un extraño?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

35.1 ¿Cuáles son las funciones básicas de los sistemas urinarios?

Los sistemas urinarios son esenciales para mantener la homeostasis. Todos los sistemas urinarios (excretores) realizan funciones similares. Primero, se filtra la sangre o el fluido extracelular, eliminando agua y pequeñas moléculas disueltas; en segundo lugar, se reabsorben los nutrimentos del filtrado, y en tercero, se excreta del cuerpo toda el agua restante y los desechos disueltos.

35.2 ¿Cuáles son algunos ejemplos de sistemas excretores de invertebrados?

El sencillo sistema excretor del gusano plano consiste en una red de túbulos, llamados protonefridios, que se ramifica por todo el cuerpo, recolectando los desechos y el exceso de agua. Las células flamígeras crean una corriente que hace que la orina salga del cuerpo a través de los poros excretores. Los insectos utilizan los túbulos de Malpighi para filtrar la hemolinfa dentro del hemocele de sus sistemas circulatorios abiertos. Los túbulos de Malpighi liberan la orina concentrada en el intestino para su eliminación. Las lombrices de tierra usan túbulos llamados nefridios para filtrar el líquido extracelular que llena la cavidad corporal. Los nutrimentos se reabsorben en el líquido extracelular y la orina se libera a través de nefridioporos.

35.3 ¿Cuáles son las funciones del sistema urinario de los seres humanos?

El sistema urinario elimina las sustancias tóxicas y los desechos celulares como la urea (que se forma como resultado de la digestión de las proteínas), al tiempo que retiene los nutrimentos vitales en la sangre. El sistema urinario desempeña una función crucial en la homeostasis, pues regula el agua y el contenido de iones de la sangre, así como los niveles de pH. Los riñones secretan sustancias que regulan la presión arterial y los niveles de oxígeno en la sangre.

35.4 ¿Cuáles son las estructuras del sistema urinario en los seres humanos?

El sistema urinario en los seres humanos está conformado por un par de riñones y uréteres, una vejiga y una uretra. Los riñones producen orina, que se conduce por los uréteres a la vejiga, un órgano de almacenamiento. La distensión de la pared de la vejiga muscular activa el reflejo de orinar; durante esta acción, la orina sale del cuerpo a través de la uretra.

Cada riñón consiste en más de un millón de nefronas individuales integradas en la corteza renal externa. Cada nefrona está compuesta por capilares glomerulares y un túbulo que está conformado por la cápsula de Bowman, el túbulo proximal, el asa de Henle y el túbulo distal. A menudo, el asa de Henle se extiende hacia una capa interna del riñón, la corteza renal. Muchas nefronas vacían la orina en cada uno de los conductos colectores. Éstos recolectan la orina a través de la médula y se vacían en la pelvis renal, que pasa la orina por un embudo hacia el uréter.

35.5 ¿Cómo se forma y se concentra la orina?

A cada nefrona llega una arteriola proveniente de la arteria renal. La arteriola se ramifica en una red de capilares con paredes porosas de los glomérulos. Ahí, el agua y las pequeñas sustancias disueltas (tanto nutrimentos como desechos) se filtran de la sangre dejando proteínas y glóbulos. Después de pasar por el glomérulo, la sangre filtrada viaja a través de los capilares que rodean cada túbulo.

El filtrado se recolecta en la cápsula de Bowman y se conduce a través del túbulo de la nefrona. En el túbulo (sobre todo en el túbulo proximal), el agua y otros nutrimentos entran en los capilares circundantes y se restituyen en la sangre a través de la absorción tubular. Los desechos que permanecen en la sangre se bombean en el túbulo por secreción tubular, que ocurre en los túbulos distal y proximal. La función del asa de Henle consiste sobre todo en generar una gradiente de concentración de sal dentro del líquido extracelular de la médula renal. Al terminar este paso a través del túbulo, la orina entra en el conducto colector, que pasa a través del gradiente de concentración en la médula renal.

35.6 ¿De qué manera los riñones de los vertebrados ayudan a mantener la homeostasis?

El contenido de agua de la sangre se regula a través de la hormona antidiurética (ADH), liberada en la sangre por la glándula hipófisis posterior. La ADH controla la densidad de las acuaporinas en el túbulo distal y las membranas del conducto colector y, por tanto, regula la permeabilidad de estas membranas al agua. La deshidratación aumenta la osmolaridad de las acuaporinas y, a su vez, la cantidad de absorción del agua en la sangre a través del túbulo distal y el conducto colector.

Cuando la presión arterial falla, los riñones ayudan a regularla al secretar la enzima renina. La renina cataliza la formación de angiotensina a partir de una proteína de la sangre. La angiotensina aumenta la reabsorción de Na^+, estimula la liberación de ADH y comprime las arteriolas, lo que eleva la presión arterial. La eritropoyetina, liberada de los riñones cuando el contenido de oxígeno de la sangre es bajo, estimula a la médula ósea para producir glóbulos rojos.

Los riñones de los mamíferos se adaptan al ambiente del animal. Los animales que viven donde el agua es abundante suelen tener asas de Henle cortas y producir orina diluida, mientras que los animales que viven en lugares donde el agua es escasa tienen asas de Henle muy largas y pueden producir orina muy concentrada. Los peces de agua dulce generan grandes cantidades de orina diluida y transportan activamente la sal hacia su interior a través de los tejidos de las branquias. Los peces de agua salada beben agua de mar, transportan hacia fuera la sal a través de los tejidos de las branquias y producen muy poca orina.

Términos clave

acuaporina *683*
amoniaco *679*
angiotensina *686*
arteria renal *680*
asa de Henle *680*
cápsula de Bowman *680*
conducto colector *681*
corteza renal *680*
eritropoyetina *686*
excreción *677*
filtración *682*
filtrado *682*
glomérulo *680*
hemodiálisis *681*
homeostasis *677*
hormona antidiurética (ADH) *683*
líquido extracelular *677*
médula renal *680*
nefridio *678*
nefrona *680*
orina *677*
osmolaridad *677*
osmorregulación *687*
pelvis renal *680*
protonefridio *677*
reabsorción tubular *682*
renina *686*
riñón *678*
secreción tubular *682*
sistema urinario *677*
túbulo *680*
túbulo de Malpighi *678*
túbulo distal *680*
túbulo proximal *680*
urea *679*
uréter *680*
uretra *680*
vejiga *680*
vena renal *680*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Anota el órgano excretor de los animales siguientes: lombriz de tierra: _____; insectos _____; gusanos planos: _____. ¿Cuál de estos órganos se parece más a las nefronas de los vertebrados? _____.
2. El riñón de los vertebrados está conformado de una capa externa llamada _____, una capa subyacente llamada _____ y una cavidad central llamada _____. La orina sale por un embudo de la cavidad central a los _____, los cuales la conducen a un órgano de almacenamiento, la _____, que se vacía a través de la _____.
3. Las cinco partes de la nefrona en el orden en que la sangre y su filtrado pasan por ellas son _____, _____, _____, _____, _____.
4. Llena los espacios con los términos apropiados: aquí tiene lugar la mayor parte de la reabsorción tubular: _____; aquí ocurre la concentración final de la orina: _____; crea un gradiente de concentración en el líquido extracelular: _____; ubicación del gradiente de concentración dentro del riñón: _____ renal.
5. Menciona las sustancias que corresponden: se produce en el hígado a partir del amoniaco y se secreta en la orina _____; se secreta en el túbulo cuando el pH de la sangre es demasiado bajo: _____; se transporta activamente fuera del asa de Henle ascendente: _____; sale del túbulo por ósmosis: _____.
6. El riñón ayuda a mantener un equilibrio interno llamado _____. Para ayudar a regular la presión arterial, el riñón secreta la enzima _____, que convierte una sustancia que circula en el torrente sanguíneo en la hormona _____. Para controlar los niveles de oxígeno, los riñones secretan la hormona _____, que actúa sobre la médula ósea para aumentar la producción de _____.
7. Si aumenta la osmolaridad de la sangre, los receptores en _____ lo detectan e indican a la glándula _____ que incremente la liberación de la hormona _____. Esta hormona actúa sobre las paredes de _____ y de _____, propiciando que inserten más poros de agua llamados _____ en sus membranas, lo cual provoca que la orina sea más _____.

Preguntas de repaso

1. Explica las dos funciones principales de los sistemas urinarios.
2. Describe la ruta de una molécula de orina a través del cuerpo de un mamífero; empieza con una molécula de amoniaco en el torrente sanguíneo y termina con el proceso de eliminación fuera del cuerpo.
3. ¿Cuál es la función del asa de Henle? ¿Del conducto colector? ¿De la hormona antidiurética?
4. Analiza las diferencias en la función de las dos capas de capilares más importantes en los riñones: los capilares glomerulares y aquellos que rodean los túbulos.
5. Describe y compara los procesos de filtración, reabsorción tubular y secreción tubular.
6. Describe la función de los riñones como órganos encargados de la homeostasis.
7. Compara los sistemas excretores de los seres humanos, las lombrices de tierra y los gusanos planos. ¿En qué aspectos generales son similares? ¿En qué se diferencian?

Aplicación de conceptos

1. ¿Crees que los sanitarios en un restaurante con bar se utilicen más que los de un restaurante en el que no sirven bebidas alcohólicas? Explica.
2. Algunas dietas para "bajar de peso en poco tiempo" son altas en proteínas y muy bajas en carbohidratos, y es necesario que la persona que las sigue beba más agua de la normal. Explica por qué el agua adicional es importante.
3. Imagínate en un desierto bajo el ardiente sol de mediodía. Ya has bebido las últimas gotas de tu cantimplora, el sudor gotea por tu cara y el aire seco absorbe el agua de tus pulmones cada vez que respiras. ¿Cómo responde tu sistema urinario?
4. En su poema "La rima del marinero ancestral", Samuel Taylor Coleridge escribió: "Agua, agua por todas partes, pero ni una gota para beber". El agua de mar tiene más de cuatro veces la osmolaridad de la sangre. ¿Por qué una persona no puede evitar morir de sed si bebe agua de mar?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Las defensas contra las enfermedades

Capítulo 36

Estudio de caso

Bacterias "come carne"

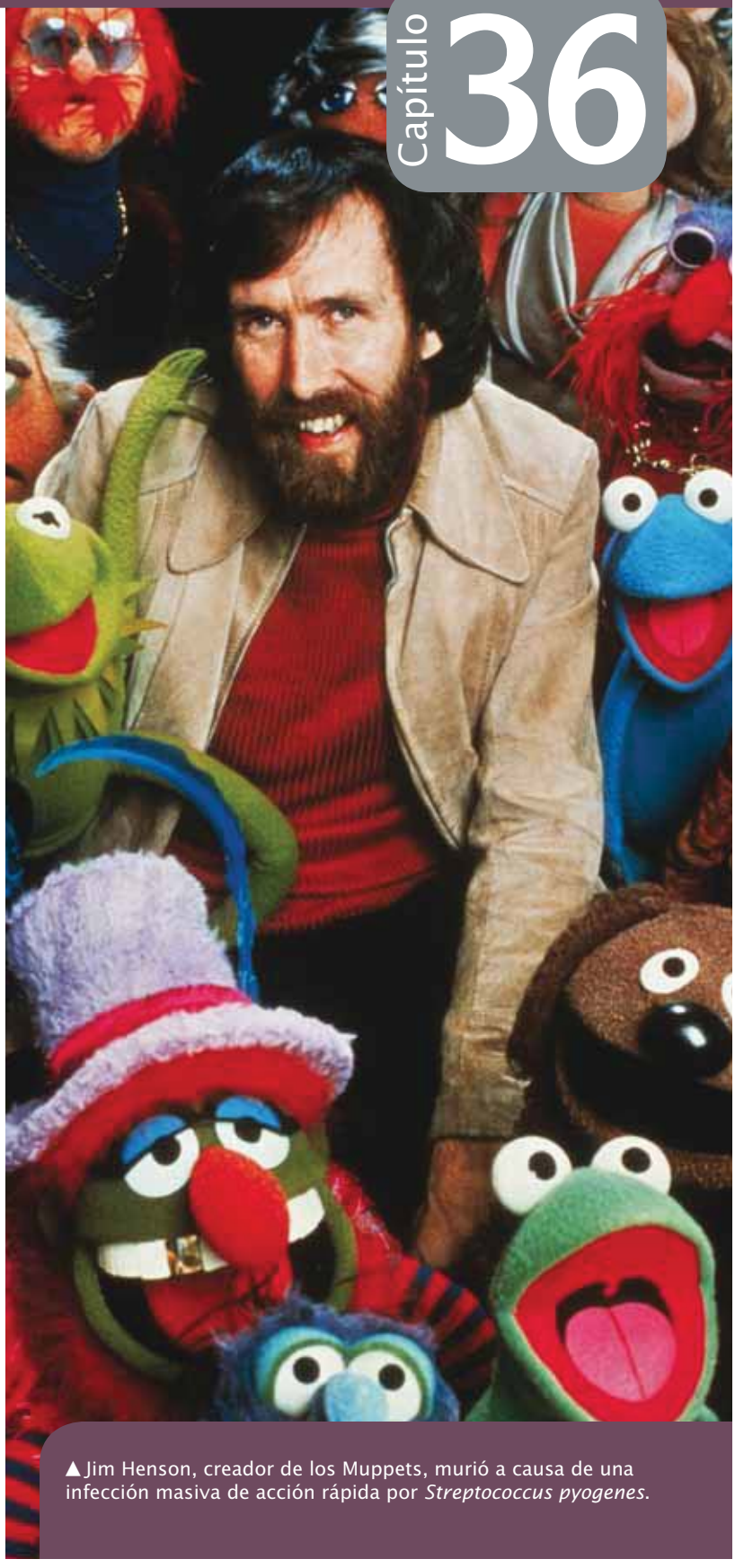
EL 4 DE MAYO DE 1990, JIM HENSON, creador de los Muppets y voz de la Rana René, se sintió cansado y tenía la garganta irritada. Para el 13 de mayo su situación había empeorado, por lo que consultó al médico, quien no encontró signos de neumonía ni de otra enfermedad grave. Pero el 15 de mayo empezó a toser sangre. Apenas tres horas después, en el New York-Presbyterian Hospital (Hospital Presbiteriano de Nueva York), no podía respirar y lo conectaron a un respirador. A pesar de la mejor atención médica y de múltiples antibióticos suministrados, Jim Henson murió 20 horas después.

La *Streptococcus pyogenes* mató a Henson. Las probabilidades son que, si te infectas con este tipo de bacteria, se provoque una "garganta estreptocócica". Sin embargo, algunas cepas de *S. pyogenes* son más peligrosas que otras y ciertas personas son más susceptibles que otras. En estas circunstancias, *S. pyogenes* puede causar una o dos enfermedades estreptocócicas mortales. Henson murió de un síndrome similar de choque tóxico estreptocócico cuando la *S. pyogenes* invadió sus pulmones, lo que provocó una inflamación masiva y falla multiorgánica.

En la otra enfermedad estreptocócica invasiva, las bacterias *S. pyogenes* se introducen en una cortada o una irritación abierta y destruyen rápidamente enormes cantidades de tejido, lo que les da el nombre de bacterias "come carne". Aunque suena demasiado dramático, no es exagerado. En agosto de 2007, Mónica Jorge dio a luz por cesárea programada a una bebé sana. Nadie sabe cómo se introdujeron las bacterias en el cuerpo de la señora Jorge, pero en cuestión de horas la *S. pyogenes* había destruido casi toda su pared abdominal. Antes de que esto se controlara, los cirujanos tuvieron que extirparle el útero, los ovarios, parte del intestino grueso y amputarle gran parte de ambos brazos y piernas.

¿Cómo pueden ser las bacterias tan letales, tan rápido? ¿Por qué no pudieron combatirlas los cuerpos de Henson y de Jorge? Por otro lado, ¿cómo elimina generalmente el sistema inmunitario del ser humano las hordas de bacterias y otros microbios que invaden nuestro cuerpo todos los días?

En este capítulo se estudian las muy eficaces y complejas defensas que despliega el cuerpo humano para combatir una infección. Se verá que el sistema inmunitario reconoce a las bacterias y a otros microbios como "extraños" y moviliza un ejército de células y moléculas para eliminarlas del cuerpo. Conforme aprendes sobre la respuesta inmunitaria, considera algunas preguntas: ¿qué hace que se etiquete a las bacterias y a otros microbios como extraños? ¿Cómo mata el sistema inmunitario a los invasores? ¿Cómo te vuelves inmune a una enfermedad?, y por último, ¿cómo pueden microbios como la *S. pyogenes* responder el ataque y evadir al sistema inmunitario?



▲ Jim Henson, creador de los Muppets, murió a causa de una infección masiva de acción rápida por *Streptococcus pyogenes*.

De un vistazo

Estudio de caso Bacterias "come carne"

36.1 ¿Cuáles son los mecanismos de defensa contra las enfermedades?

Los animales vertebrados tienen tres líneas principales de defensa

Los animales invertebrados poseen las dos primeras líneas de defensa

36.2 ¿Cómo funcionan las defensas no específicas?

La piel y las membranas mucosas forman barreras externas contra la invasión

La respuesta inmunitaria innata combate a los microbios invasores

Estudio de caso continuación Bacterias "come carne"

36.3 ¿Cuáles son los componentes clave del sistema inmunitario de adaptación?

El sistema inmunitario de adaptación consta de células y moléculas dispersas en todo el cuerpo

36.4 ¿Cómo identifica el sistema inmunitario de adaptación a los invasores?

El sistema inmunitario de adaptación identifica las complejas moléculas de los invasores

Los anticuerpos y receptores de linfocitos T identifican y se adhieren a antígenos extraños

El sistema inmunitario puede identificar a millones de antígenos diferentes

El sistema inmunitario distingue lo propio de lo extraño

36.5 ¿Cómo ataca el sistema inmunitario de adaptación?

Una respuesta inmunitaria tarda en desarrollarse

Los anticuerpos disueltos en la sangre producen la inmunidad humoral

Estudio de caso continuación Bacterias "come carne"

Los linfocitos T citotóxicos producen la inmunidad mediada por células

Los linfocitos T auxiliares mejoran la respuesta inmunitaria humoral y la mediada por células

36.6 ¿Cómo recuerda sus victorias previas el sistema inmunitario de adaptación?

36.7 ¿Cómo logra la atención médica mejorar la respuesta inmunitaria?

Los antibióticos disminuyen la producción microbiana

Las vacunas estimulan el desarrollo de células de memoria y una futura inmunidad contra enfermedades

36.8 ¿Qué pasa cuando no funciona correctamente el sistema inmunitario?

Las alergias son respuestas inmunitarias mal dirigidas

Guardián de la salud Virus gripales exóticos

Investigación científica El descubrimiento de las vacunas

Una enfermedad autoinmune es una respuesta inmunitaria contra las moléculas del mismo cuerpo

Las enfermedades de deficiencia inmune ocurren cuando el cuerpo no puede establecer una respuesta inmunitaria eficaz

36.9 ¿Cómo combate el cáncer al sistema inmunitario?

El sistema inmunitario identifica a casi todas las células cancerosas como extrañas

La vacunación puede prevenir algunos tipos de cáncer

Quizá algún día las vacunas ayuden a curar el cáncer

La mayoría de los tratamientos médicos para el cáncer dependen de eliminar selectivamente las células cancerosas

Estudio de caso otro vistazo Bacterias "come carne"

36.1 ¿CUÁLES SON LOS MECANISMOS DE DEFENSA CONTRA LAS ENFERMEDADES?

En el medio ambiente abundan los **microbios**, entre los cuales se incluyen organismos microscópicos como bacterias, protistas y muchos hongos y virus. Casi todos los microbios viven en el agua y en la tierra. La mayoría de los que viven en los cuerpos animales no causan daño e incluso pueden ser beneficiosos. Por ejemplo, el ganado moriría de hambre en medio de pastizales llenos de vegetación, si no contaran en su tubo digestivo con las bacterias que digieren celulosa. Sin embargo, algunos microbios son **patógenos** (término de origen griego que significa "producir enfermedad"). Una vez que se reproducen buscan nuevos huéspedes. En algunos casos, este proceso resulta inconveniente; así, si tienes resfriado, tu estornudo transmite los virus a todos los que te rodean. Otras enfermedades son mucho más peligrosas; por ejemplo, el cólera se esparce al entrar en el suministro de agua por medio de la diarrea y a menudo es tan devastador que la víctima muere de deshidratación.

La mayoría de las enfermedades microbianas, como el cólera, el sarampión, la plaga, el tétanos y la viruela, han estado con nosotros durante cientos o incluso miles de años. Por otra parte, pueden atacar nuevos patógenos o nuevas cepas más mortales que los patógenos ya conocidos. Éstas se llaman **enfermedades infecciosas emergentes** y son prioridad máxima para la investigación, prevención y tratamiento.

A principios de la década de 1980, varios virus surgieron como amenazas graves para la salud humana, tal es el caso de: virus del sida (VIH), virus del Ébola, virus del Nilo Occidental, síndrome respiratorio agudo grave (SARS, por sus siglas en inglés), influenza humana (H1N1) y gripe aviar (H5N1). También existe la amenaza de cepas mortales de bacterias. Por ejemplo, la bacteria intestinal común *E. coli* generalmente inofensiva, inclusive beneficiosa, porque produce vitamina K en nuestro intestino grueso. Sin embargo, una cepa llamada O157:H7 que se adquiere al comer carne molida poco cocida, puede causar intoxicación alimenticia, a veces con consecuencias fatales. Las bacterias *Staphylococcus aureus* ("estaf") se presentan con frecuencia (normalmente de modo inofensivo) en la piel y en los conductos nasales, pero cuando penetran la piel o membranas mucosas, algunas cepas causan un síndrome de choque tóxico fatal o infecciones prolongadas. Éstas pueden ser resistentes a muchos antibióticos de uso común, lo que

dificulta tratarlas. Ciertas cepas de *Mycobacterium tuberculosis* (bacteria que causa la tuberculosis) también son resistentes a casi todos los antibióticos. Como se mencionó en el estudio de caso inicial, la bacteria "come carne" *Streptococcus pyogenes* puede destruir gran parte del cuerpo de una persona en unas horas.

Dado el número y la diversidad de organismos causantes de enfermedades, quizá te preguntes: "¿Por qué no nos enfermamos con mayor frecuencia?" A lo largo del tiempo evolutivo, los animales y sus patógenos han entrado en una batalla cada vez más intensa. A medida que los animales desarrollan sistemas de defensa más complejos, los patógenos, a su vez, desarrollan tácticas más eficaces para penetrar dichas defensas. Esta "carrera armamentista" evolutiva ha perfeccionado nuestras defensas hasta convertirse en un sistema mucho más complejo, que resiste la mayoría de los ataques de los microbios.

Los animales vertebrados tienen tres líneas principales de defensa

Los vertebrados (animales con espina dorsal) han desarrollado tres formas principales de protección contra las enfermedades (FIGURA 36-1):

Barreras externas no específicas
piel, membranas mucosas

Si se atraviesan estas barreras, el cuerpo responde con

Respuesta inmunitaria innata
fagocitos y células asesinas naturales, inflamación, fiebre

Si la respuesta inmunitaria innata es insuficiente, el cuerpo responde con

Respuesta inmunitaria de adaptación
inmunidad mediada por células, inmunidad humoral

▲ FIGURA 36-1 **Niveles de defensa contra infecciones**

- **Barreras externas no específicas** Son barreras que impiden que la mayoría de los microbios causantes de enfermedades entren al cuerpo. Estas barreras son estructuras anatómicas como la piel, los cilios y secreciones como lágrimas, saliva y moco, que cubren las superficies externas del cuerpo y revisten las cavidades corporales que están en continuo contacto con el exterior, por ejemplo, las superficies del aparato respiratorio, tubo digestivo y vías urinarias.
- **Barreras internas no específicas** Al traspasar las barreras externas, una variedad de defensas internas no específicas (llamada colectivamente **respuesta inmunitaria innata**) entran en acción. Algunos glóbulos blancos fagocitan las partículas extrañas o destruyen las células infectadas. Las sustancias químicas liberadas por las células corporales dañadas y las proteínas liberadas por los glóbulos blancos son responsables de la inflamación y la fiebre (en aquellos animales que regulan su temperatura corporal). Las barreras externas no específicas y las defensas internas no específicas operan sin importar la naturaleza exacta del invasor a combatir, exterminar y neutralizar la amenaza.
- **Defensas internas específicas** La última línea de defensa es la **respuesta inmunitaria de adaptación,** donde las células inmunes destruyen selectivamente la toxina invasora o el microbio específico y luego "recuerdan" al invasor, lo que permite una respuesta más rápida si éste reaparece en el futuro. Las principales semejanzas y diferencias entre la respuesta inmunitaria innata y la de adaptación se describen en la Tabla 36-1.

Las defensas internas involucran a diferentes tipos de células, como se describe en la Tabla 36-2. Es probable que la mayoría de estas células y el papel que juegan en la defensa del cuerpo sean todavía desconocidos para ti, pero la tabla te servirá de guía conforme lees el resto del capítulo.

Los animales invertebrados poseen las dos primeras líneas de defensa

Los invertebrados poseen las dos primeras líneas no específicas de defensa recién descritas. Los diversos invertebrados presentan una enorme gama de barreras físicas, que van desde los esqueletos ex-

Tabla 36-1 Respuestas inmunitarias innatas y de adaptación a la invasión

Característica	Respuesta inmunitaria innata	Respuesta inmunitaria de adaptación
Especificidad de respuesta a la invasión	No específica	Específica para microbios en particular
Velocidad de respuesta a la primera invasión de un microbio determinado	Inmediata	Retraso de varios días a dos semanas
Magnitud de la respuesta a una segunda invasión del mismo microbio	Idéntica a la primera respuesta	Mejora de sobremanera la respuesta; por lo general no ocurren síntomas de la enfermedad (el animal se vuelve inmune a ese microbio específico)
Distribución en el reino animal	Invertebrados y vertebrados	Sólo vertebrados

Tabla 36-2 El arsenal celular del cuerpo contra las enfermedades

Tipo de célula	Función
Neutrófilos	Glóbulos blancos que fagocitan a los microbios invasores
Células dendríticas	Glóbulos blancos que fagocitan a los microbios invasores y presentan antígenos a los linfocitos
Macrófagos	Glóbulos blancos que fagocitan a los microbios invasores y presentan antígenos a los linfocitos
Células asesinas naturales	Glóbulos blancos que destruyen las células infecciosas o cancerosas
Mastocitos	Células de tejidos conectivos que liberan histamina; importante en la respuesta inflamatoria
Linfocitos B	Glóbulos blancos que producen anticuerpos
Linfocitos B de memoria	Producto de los linfocitos B; proporcionan una futura inmunidad contra una invasión del mismo antígeno
Plasmocitos	Producto de los linfocitos B; secretan anticuerpos en el torrente sanguíneo
Linfocitos T	Glóbulos blancos que regulan la respuesta inmunitaria o matan a las células infectadas o cancerosas
Linfocitos T citotóxicos	Linfocitos T que destruyen a las células infectadas o cancerosas en el cuerpo
Linfocitos T auxiliares	Linfocitos T que estimulan las respuestas inmunitarias a través de los linfocitos B y linfocitos T citotóxicos
Linfocitos T de memoria	Producto de los linfocitos T citotóxicos o auxiliares; proporcionan inmunidad futura contra la invasión del mismo antígeno
Linfocitos T reguladoras	Linfocitos T que suprimen el ataque inmune contra las células y moléculas del propio cuerpo; importantes en la prevención de enfermedades autoinmunes

ternos hasta secreciones de consistencia viscosa. Internamente, los invertebrados tienen glóbulos blancos que atacan a los patógenos y secretan proteínas para neutralizar a estos invasores o a las toxinas que liberan. Lo interesante es que las secuencias de aminoácidos de algunas proteínas de defensa, como la lisozima (*véase* más adelante), son semejantes en los vertebrados (entre ellos, peces, aves y seres humanos) y los invertebrados (como moluscos, lombrices e insectos). Esto indica que la codificación genética de estas moléculas se ha transmitido durante cientos de millones de años, desde un ancestro común a la mayoría de las especies animales de la actualidad.

36.2 ¿CÓMO FUNCIONAN LAS DEFENSAS NO ESPECÍFICAS?

La defensa ideal son, en primer lugar, las barreras que impiden a los invasores ingresar al cuerpo. Sin embargo, si traspasan estas barreras, el cuerpo tiene varios métodos no específicos de matar a una gran variedad de microbios invasores.

La piel y las membranas mucosas forman barreras externas contra la invasión

En el cuerpo animal, la primera línea de defensa está conformada por las dos superficies que están expuestas al ambiente: la piel y las membranas mucosas del tubo digestivo, aparato respiratorio y vías urinarias.

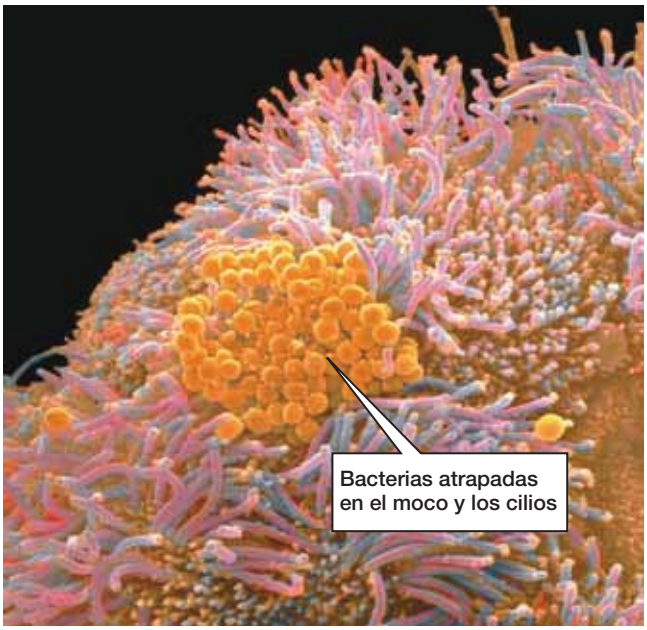
La piel y sus secreciones bloquean la entrada y proveen un ambiente inhóspito para el crecimiento microbiano

La superficie exterior de la piel humana consta de células muertas llenas de proteínas resistentes semejantes a las del cabello y las uñas. Muchos microbios que llegan a esta superficie no pueden obtener el agua y los nutrimentos necesarios para sobrevivir. La piel también se protege con secreciones de las glándulas sudoríparas y sebáceas (sebo/grasa). Estas secreciones contienen antibióticos naturales, como ácido láctico, que inhibe el crecimiento de muchas bacterias y hongos. La piel es un verdadero zoológico de microbios a pesar de estas defensas, se incluyen microbios exóticos que se especializan en crecer en el relativo desierto de la piel, siendo los más conocidos y peligrosos: el *Streptococcus* y el *Staphylococcus*. Sin embargo, con una buena higiene personal, su población suele ser baja y rara vez penetran en la piel intacta hacia los tejidos.

Las secreciones antimicrobianas, el moco y la acción ciliar defienden a las membranas mucosas contra los microbios

Las tibias y húmedas membranas mucosas son mucho más hospitalarias para los microbios que la piel seca y grasosa, pero aun así despliegan defensas eficaces. Primero, como lo dice su nombre, las membranas mucosas secretan moco, que atrapa a los microbios que ingresan al cuerpo a través de la nariz o la boca (**FIGURA 36-2**). Además, el moco contiene enzimas antibacterianas, como la lisozima, que matan a las bacterias al digerir las paredes celulares de éstas, y defensina, que perfora las membranas plasmáticas bacterianas. Por último, los cilios de las membranas que revisten las vías respiratorias barren el moco, con todo su contenido, incluyendo a los microbios, hasta que esto se expulsa del cuerpo a través de la tos o del estornudo, o bien se traga.

Si se tragan los microbios, éstos entran al estómago, donde se encuentran con las enzimas que digieren proteínas y una aci-



▲ **FIGURA 36-2 La función protectora del moco** El moco atrapa microbios y basura del conducto respiratorio. En esta micrografía, las bacterias quedan atrapadas en el moco por encima de los cilios. Después, los cilios barren al moco y las bacterias fuera del cuerpo.

dez extrema, frecuentemente letales para ellos. Al continuar, los intestinos contienen bacterias normalmente inofensivas para la gente pero que secretan sustancias que destruyen a las bacterias invasoras u hongos. Y finalmente, en las vías urinarias la ligera acidez de la orina inhibe el crecimiento bacteriano. En las mujeres, las secreciones ácidas y el moco ayudan a proteger la vagina.

Por último, las lágrimas, la orina, la diarrea y el vómito ayudan también a expulsar a los invasores. La diarrea y el vómito son una espada de doble filo: aunque estos sucesos desagradables dejan a menos invasores dentro del cuerpo, también agotan el suministro de agua corporal —la pérdida de agua a través de la diarrea causa la muerte de cientos de miles de niños al año en países en vías de desarrollo— y ayudan a esparcir los patógenos de una persona a otra.

A pesar de estas defensas, muchos microbios causantes de enfermedades ingresan al cuerpo a través de las membranas mucosas o cortes en la piel.

La respuesta inmunitaria innata combate a los microbios invasores

Los microbios invasores que penetran la piel o las membranas mucosas se topan con la gama de defensas internas colectivamente llamadas inmunidad innata. Las respuestas inmunitarias innatas son no específicas, es decir, atacan a muchos tipos de microbios en lugar de tener como objetivo invasores particulares. Las respuestas inmunitarias innatas se dividen en tres categorías principales:

- **Glóbulos blancos** El cuerpo tiene un ejército permanente de glóbulos blancos, o **leucocitos**, muchos de los cuales se especializan en atacar y destruir a las células invasoras o a las propias células del cuerpo si se han infectado con algún virus.
- **La respuesta inflamatoria** Una herida, que por lo regular implica tejido dañado en combinación con una invasión masiva de microbios, provoca una respuesta inflamatoria, que recluta a los leucocitos al sitio de la lesión y a las paredes del área lastimada para aislar el tejido infectado del resto del cuerpo.
- **Fiebre** Si una población de microbios logra establecer una infección importante, el cuerpo puede producir fiebre, que desacelera la reproducción microbiana y aumenta la capacidad del cuerpo para combatirla.

Los fagocitos y las células asesinas naturales destruyen a los microbios invasores

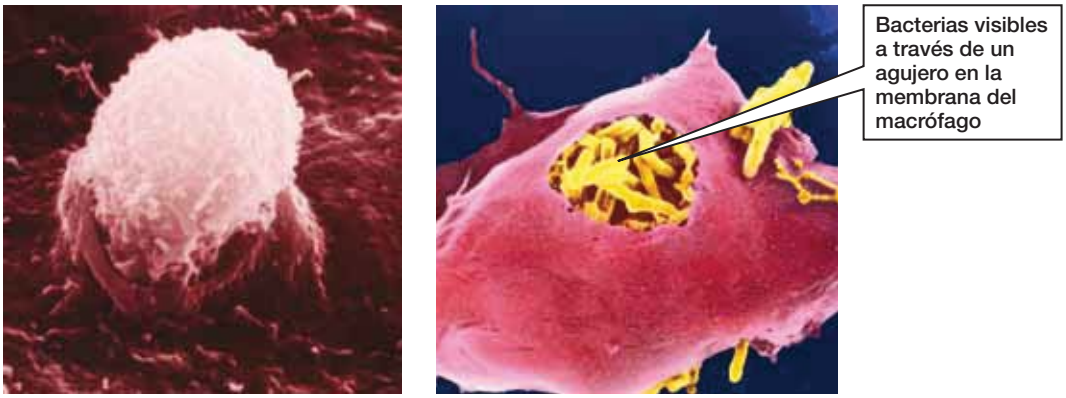
El cuerpo contiene varios tipos de leucocitos, llamados **fagocitos**, los cuales son capaces de ingerir a los invasores extraños y a los desechos celulares por fagocitosis. Existen tres tipos importantes de fagocitos: los **macrófagos** (literalmente, "grandes comedores"), los **neutrófilos** y las **células dendríticas**. Estas células viajan en el torrente sanguíneo, atraviesan las paredes capilares y vigilan los tejidos corporales (FIGURA 36-3a), donde consumen las bacterias y sustancias extrañas que penetran la piel o las membranas mucosas (FIGURA 36-3b). Como posteriormente se describe, las células dendríticas y los macrófagos también realizan una función crítica en la respuesta inmunitaria de adaptación.

Las **células asesinas naturales** son otro tipo de leucocitos, los cuales atacan principalmente a las propias células corporales que se han convertido en cancerosas o están invadidas por virus. Las superficies de las células corporales normales exponen proteínas del complejo mayor de histocompatibilidad (MHC; *véase* la sección 36.4). Las proteínas MHC identifican a las células corporales como "propias". Las células asesinas naturales patrullan el cuerpo y matan a las células "extrañas" que encuentran, al tiempo que restituyen las células propias. Tanto las células infectadas con virus como las cancerosas suelen carecer de ciertas proteínas MHC, por lo que las células asesinas naturales las consideran ajenas. Las células asesinas naturales no son fagocíticas; en vez de ello liberan proteínas que perforan agujeros en las membranas de las

Estudio de caso continuación

Bacterias "come carne"

La piel intacta es una barrera eficaz contra las bacterias "come carne". Sin embargo, si se abre la piel, como en una cirugía o por una herida, la *S. pyogenes* puede entrar al cuerpo. Cada bacteria *S. pyogenes* está rodeada de una cápsula de ácido hialurónico, que también es un componente importante del tejido conectivo mamífero. Por consiguiente, los fagocitos muchas veces no identifican a la cápsula como una sustancia extraña y como consecuencia, no atacan a la *S. pyogenes*.



(a) Un macrófago abandona un capilar y entra en una herida

(b) Un macrófago lleno con las bacterias que ingirió

▲ FIGURA 36-3 **El ataque de los macrófagos**

células infectadas o cancerosas y después secretan enzimas a través de dichos agujeros. Estas células no tardan en morir al ser perforadas y luego consumidas por las enzimas.

¿Cuál es el beneficio del cuerpo al matar a las células infectadas por virus? Los virus ingresan en una célula y obligan al metabolismo de la misma célula a fabricar más virus (*véase* la figura 13-2 y "De cerca: La replicación viral", en la página 366). Por tanto, es factible detener las infecciones virales eliminando las células infectadas antes de que los virus tengan suficiente tiempo para replicarse y esparcirse.

La respuesta inflamatoria atrae fagocitos al tejido infectado o lesionado

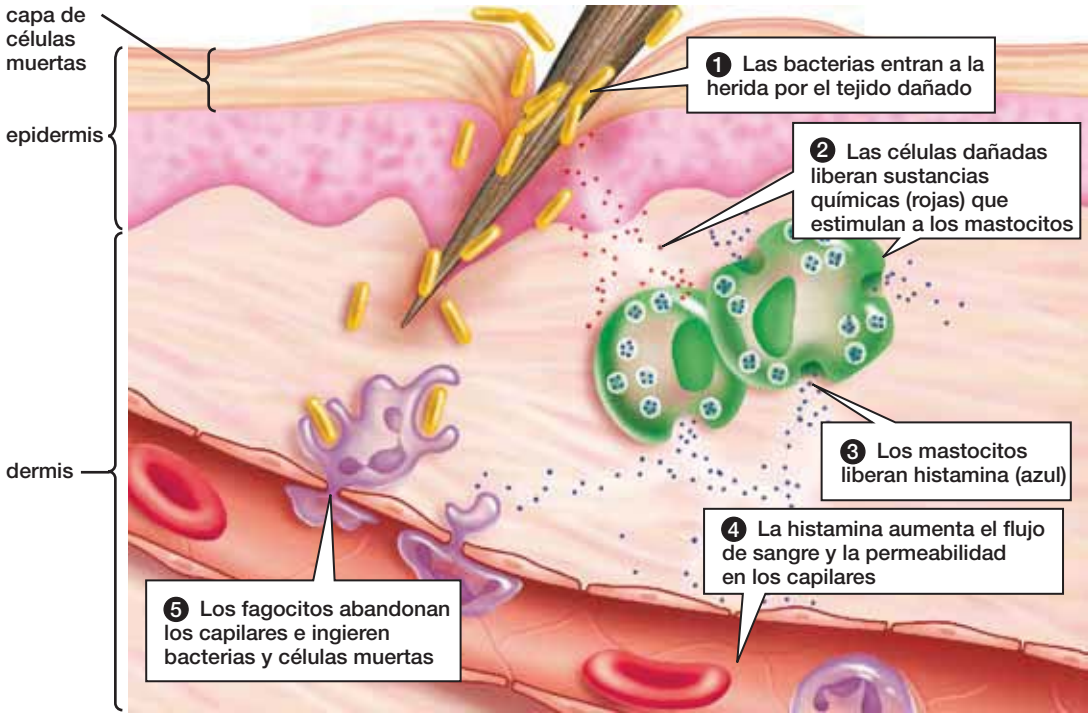
Ya sea que te contagies de gripe o tengas una astilla en un dedo, experimentarás una inflamación. La **respuesta inflamatoria** provoca que los tejidos lesionados se calienten, enrojezcan, se inflamen y causen dolor (*inflamación* literalmente significa "incendio"). Este mecanismo de defensa tiene varias funciones: atrae fagocitos al área, promueve la coagulación de la sangre y provoca dolor, que estimula comportamientos de protección.

La respuesta inflamatoria inicia cuando las células dañadas liberan sustancias químicas provocando que ciertas células del tejido conectivo, llamadas **mastocitos**, secreten **histamina** y otros compuestos (FIGURA 36-4). La histamina relaja el tejido liso alrededor de las arteriolas, lo que incrementa el flujo sanguíneo que permea las paredes capilares. El flujo sanguíneo adicional a través de los capilares permeables dirige líquido de la sangre al área herida. Por tanto, la histamina es la responsable del enrojecimiento, calor e inflamación de la respuesta inflamatoria. Otras sustancias químicas liberadas por las células heridas y los mastocitos, así como algunos compuestos que producen los microbios mismos, atraen a macrófagos, neutrófilos y células dendríticas. Estas células atraviesan las paredes capilares permeables y fagocitan a las bacterias, residuos y desechos celulares que provocan la lesión (*véanse* las figuras 36-3 y 36-4). En algunos casos se puede acumular pus, una mezcla espesa y blancuzca de bacterias muertas, desechos del tejido y glóbulos blancos vivos y muertos. (No es de sorprender que las bacterias "come carne" puedan causar la formación de grandes cantidades de pus en una herida; de hecho, el nombre de la especie *S. pyogenes* significa "productor de pus".)

Mientras tanto, otras sustancias que liberan a las células lesionadas inician la coagulación sanguínea (*véase* la página 629). Los coágulos taponan los vasos sanguíneos dañados, reducen la pérdida de sangre e impiden que los microbios ingresen al torrente sanguíneo. Al mismo tiempo, los coágulos sellan la herida del exterior para limitar la entrada de más microbios. Por último, el dolor se debe a la inflamación y a algunas sustancias químicas que libera el tejido lesionado.

La fiebre combate infecciones a gran escala

Si los invasores penetran las defensas y organizan una infección a gran escala, pueden provocar **fiebre.** Aunque las fiebres muy altas pueden ser peligrosas e incluso las moderadas son desagradables, forman parte importante de la defensa del cuerpo contra las infecciones. El hipotálamo, que es la parte del cerebro donde están las células nerviosas que fungen como sensores de temperatura (como un termostato del cuerpo), controla el inicio de la fiebre. En los seres humanos, el "termostato" está fijado en 36 a 37 °C. Ciertos macrófagos, al responder a la infección, liberan una proteína llamada pirógeno endógeno ("productor de fuego generado internamente"). El pirógeno endógeno viaja en el torrente sanguíneo al hipotálamo y aumenta el punto fijo del termostato. El cuerpo responde con un mayor metabolismo de la grasa (lo que genera más calor), constricción de los vasos sanguíneos que abastecen a


capa de células muertas
epidermis
dermis
1 Las bacterias entran a la herida por el tejido dañado
2 Las células dañadas liberan sustancias químicas (rojas) que estimulan a los mastocitos
3 Los mastocitos liberan histamina (azul)
4 La histamina aumenta el flujo de sangre y la permeabilidad en los capilares
5 Los fagocitos abandonan los capilares e ingieren bacterias y células muertas

▲ **FIGURA 36-4 La respuesta inflamatoria**

PREGUNTA ¿Cómo ayuda la respuesta inflamatoria a que los glóbulos blancos salgan de los capilares?

la piel (reduce la pérdida de calor a través de la piel) y conductas de conservación como temblar y meterse bajo las cobijas. Los pirógenos endógenos también propician que otras células reduzcan la concentración de hierro en la sangre.

Una temperatura corporal elevada aumenta la actividad de los glóbulos blancos fagocíticos y al mismo tiempo disminuye la reproducción bacteriana. La deficiencia de hierro que acompaña la fiebre también impide la multiplicación bacteriana. Mientras tanto, las células del sistema inmunitario de adaptación se reproducen con rapidez, acelerando el inicio de una respuesta inmunitaria de adaptación eficaz. La fiebre también estimula que las células virales produzcan una proteína llamada *interferón*, que viaja a otras células aumentando su resistencia al ataque viral. De igual forma estimula a las células asesinas naturales que destruyen a las células virales en el cuerpo.

La fiebre es un mecanismo de defensa eficaz, como lo demostraron experimentos en los cuales se infectó a voluntarios con el virus de la gripe y luego se les trató con ácido acetilsalicílico [aspirina] (que reduce la fiebre) o con un placebo (sustancia inactiva que parece un medicamento real y sirve de control). Las personas tratadas con aspirina tuvieron mucho más virus en la nariz, estornudaron y tosieron con mayor frecuencia que aquellos tratados con placebo. Estos resultados respaldan la hipótesis de que la fiebre ayuda a controlar infecciones virales. Como las fiebres muy altas pueden ser peligrosas, la decisión de que tomes aspirina, acetaminofén o ibuprofeno cuando tengas fiebre se debe consultar con tu médico.

36.3 ¿CUÁLES SON LOS COMPONENTES CLAVE DEL SISTEMA INMUNITARIO DE ADAPTACIÓN?

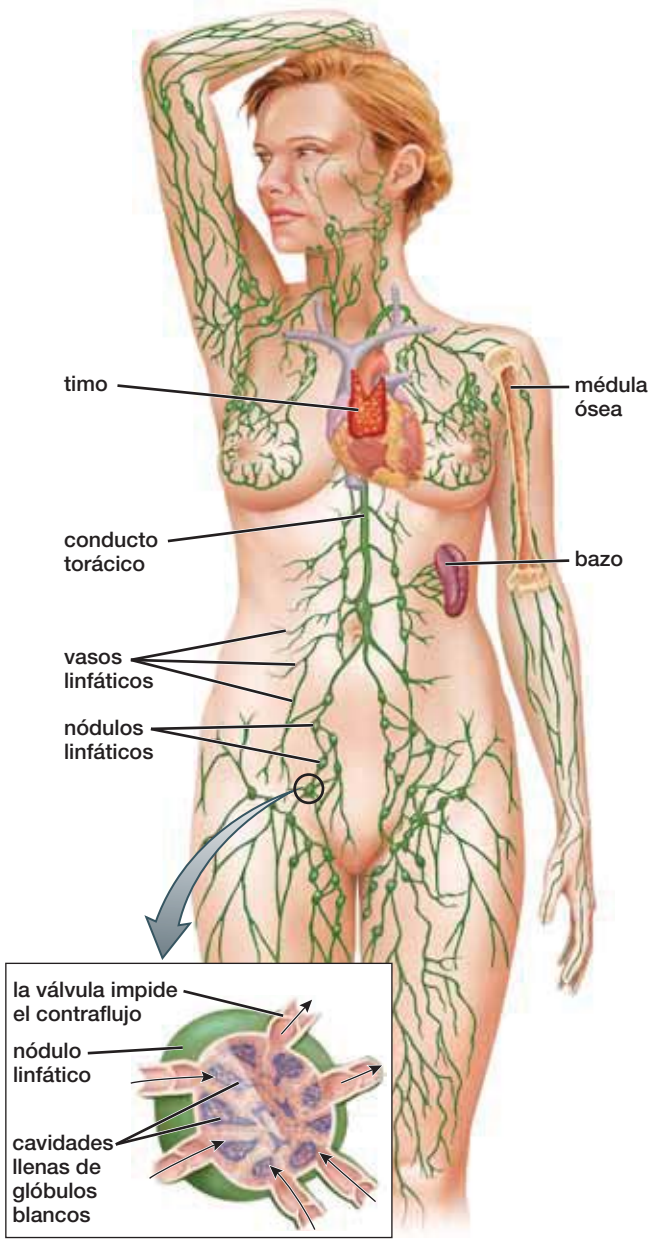
Las barreras externas, los fagocitos, las células asesinas naturales, la respuesta inflamatoria y la fiebre son defensas no específicas. Su función es bloquear o aniquilar *cualquier* microbio que invada el cuerpo. Por desgracia, las defensas no específicas no son invulnerables. Algunos microbios, como la *S. pyogenes*, han desarrollado adaptaciones que ayudan a penetrar estas defensas. Cuando son traspasadas, el cuerpo organiza una respuesta inmunitaria coordinada y sumamente específica dirigida en contra del organismo *particular* que colonizó con éxito el cuerpo.

El historiador griego Tucídides identificó las características fundamentales de la respuesta inmunitaria de adaptación hace más de 2,000 años. Observó que, en ocasiones, una persona que contraía una enfermedad se recuperaba y nunca más se volvía a contagiar de la misma; es decir, se volvía inmune. Salvo raras excepciones, la inmunidad a una enfermedad no confiere protección contra otras enfermedades. Por tanto, la respuesta inmunitaria de adaptación ataca a un tipo de microbio específico, lo elimina y ofrece futura protección contra ese microbio, mas no contra otros.

El sistema inmunitario de adaptación consta de células y moléculas dispersas en todo el cuerpo

Como corresponde a un sistema que debe patrullar en todo el cuerpo en caso de microbios invasores, el **sistema inmunitario de adaptación** (a menudo llamado simplemente **sistema inmunitario**) se distribuye en todo el cuerpo, con concentraciones de células en ciertos lugares (FIGURA 36-5). El sistema inmunitario consta de tres componentes principales:

- **Células inmunes** La respuesta inmunitaria de adaptación se produce mediante las interacciones entre los diversos tipos de glóbulos blancos, incluyendo macrófagos, células dendríticas y linfocitos. Algunos, como los macrófagos y las células dendríticas, tienen una función en las respuestas inmunitarias de adaptación e innatas (*véase* la tabla 36-2). Las células que juegan un papel clave en la respuesta inmunitaria de adaptación son los **linfocitos**. Hay dos tipos principales de linfocitos: los **linfocitos B** y los **linfocitos T**. Ambos lifoncitos, B y T, surgen de las células madre en la médula ósea. Algunas de estas células madre producen células precursoras de linfocitos.



▲ FIGURA 36-5 **El sistema linfático contiene mucho del sistema inmunitario** Las células del sistema inmunitario se forman en la médula ósea y maduran ahí o en el timo. La mayoría de las células inmunes maduras residen en los nódulos linfáticos o en el bazo. Conforme la linfa viaja en los nódulos linfáticos, la mayoría de los invasores microbianos son atacados y muertos.

Algunas células precursoras concluyen su desarrollo en la médula ósea y se convierten en linfocitos B (del inglés *bone*, que significa hueso). Otras células precursoras migran de la médula al timo a través del sistema circulatorio (*véase* más adelante), donde se desarrollan en linfocitos T (de *timo*).

- **Tejidos y órganos** Las células del sistema inmunitario se producen y habitan en diversos lugares del cuerpo; entre ellos, los vasos del sistema linfático, los nódulos linfáticos, el timo, el bazo y los conjuntos de tejido conectivo especializado, como las amígdalas. Aun cuando el sistema circulatorio por lo general no se considera parte del sistema inmunitario, transporta células inmunes y proteínas por todo el cuerpo.

  El cuerpo humano contiene aproximadamente 500 **nódulos linfáticos** esparcidos a lo largo de los vasos linfáticos (*véase* la figura 36-5). La linfa fluye a través de los angostos pasos en los nódulos linfáticos, que contienen masas de macrófagos y linfocitos. Cuando tienes una enfermedad que causa "ganglios inflamados", se trata de nódulos linfáticos en los que se acumularon glóbulos blancos, bacterias, desechos de células muertas y líquido durante el proceso de combate a la infección.

  El **timo** se localiza debajo del esternón, ligeramente arriba del corazón. Es bastante grande en lactantes y niños pequeños, pero empieza a reducirse después de la pubertad. El timo es fundamental para el desarrollo de algunas células inmunes. El **bazo** es un órgano del tamaño del puño que se encuentra a la izquierda en la cavidad abdominal, entre el estómago y el diafragma. El bazo filtra la sangre, exponiéndola a los glóbulos blancos que destruyen partículas extrañas y glóbulos rojos envejecidos.

  Las **amígdalas** se localizan en un anillo alrededor de la faringe (la parte más alta de la garganta; *véanse* las figuras 33-7 y 34-12). Su ubicación es ideal para muestrear los microbios que entran al cuerpo a través de la boca. Los macrófagos y otros glóbulos blancos en las amígdalas destruyen directamente muchos microbios invasores y con frecuencia inician una respuesta inmunitaria de adaptación.
- **Proteínas secretadas** Los leucocitos y otras células secretan muchas proteínas diferentes, llamadas colectivamente **citocinas**, que se utilizan para la comunicación entre las células. Un gran número de proteínas en la sangre, llamadas de **complemento**, apoyan al sistema inmunitario en la labor de matar a los microbios invasores (*véase* la sección 36.5). Por último, un subconjunto de leucocitos, llamado linfocitos B, produce anticuerpos. Como se verá, los anticuerpos ayudan a que el sistema inmunitario identifique y destruya los microbios invasores. Aun cuando los anticuerpos son parte exclusiva de la respuesta inmunitaria de adaptación, algunas citocinas y proteínas de complemento participan en las respuestas innatas y de adaptación. Por ejemplo, algunas citocinas estimulan las defensas no específicas como la inflamación, la activación de las células asesinas naturales y la fiebre (el interferón y los pirógenos endógenos son citocinas).

Todas las respuestas inmunitarias de adaptación incluyen los tres mismos pasos. Primero, los linfocitos identifican a un microbio invasor y distinguen si es invasor o propio; segundo, atacan, y tercero, conservan una memoria del invasor que les permite estar de guardia en futuras infecciones del mismo tipo de microbio.

36.4 ¿CÓMO IDENTIFICA EL SISTEMA INMUNITARIO DE ADAPTACIÓN A LOS INVASORES?

Para entender cómo identifica el sistema inmunitario a los invasores e inicia una respuesta, es preciso responder tres preguntas: ¿cómo identifican los linfocitos a las moléculas y células extrañas? ¿Cómo pueden producir los linfocitos respuestas específicas para tantos tipos de células y moléculas? ¿Cómo evitan confundir a las células y moléculas corporales con los invasores?

El sistema inmunitario de adaptación identifica las complejas moléculas de los invasores

Desde la perspectiva del sistema inmunitario, la diferencia entre las bacterias y los seres humanos es que cada uno contiene moléculas complejas específicas que el otro no tiene. Tus células inmunes distinguen a las células y moléculas de tu cuerpo de aquellas en los demás organismos en la Tierra, incluyendo a otras personas, porque algunas de tus moléculas complejas son únicas para ti (a menos que tengas un gemelo idéntico) y algunas de las moléculas completas de los demás organismos son únicas para ellos. Estas moléculas grandes y complejas, por lo general proteínas, polisacáridos o glicoproteínas, se llaman **antígenos**, porque son moléculas que "*gen*eran *anti*cuerpos"; es decir, pueden provocar una respuesta inmunitaria, como la producción de anticuerpos.

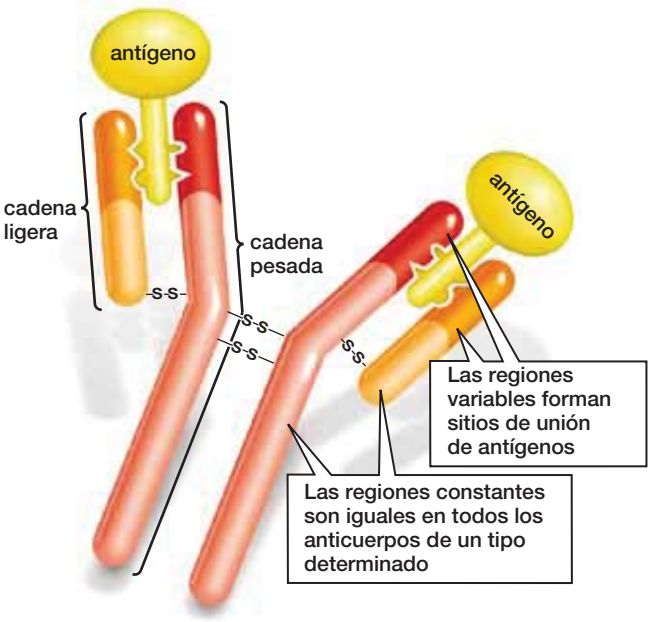
Los antígenos con frecuencia se encuentran en las superficies de los microbios invasores. Muchos antígenos virales se incorporan a las membranas plasmáticas de células corporales infectadas. Los antígenos virales y bacterianos también "aparecen" en las membranas plasmáticas de las células dendríticas y los macrófagos que les rodean. Es posible que otros antígenos, como las toxinas que liberan las bacterias, estén disueltos en el plasma sanguíneo, linfa y otros líquidos extracelulares.

Los anticuerpos y receptores de linfocitos T identifican y se adhieren a antígenos extraños

Los linfocitos generan dos tipos de proteínas que identifican, se unen y ayudan a destruir antígenos específicos. Los linfocitos B y sus descendientes producen las proteínas **anticuerpo**; los linfocitos T producen las proteínas **receptoras de linfocitos T**.

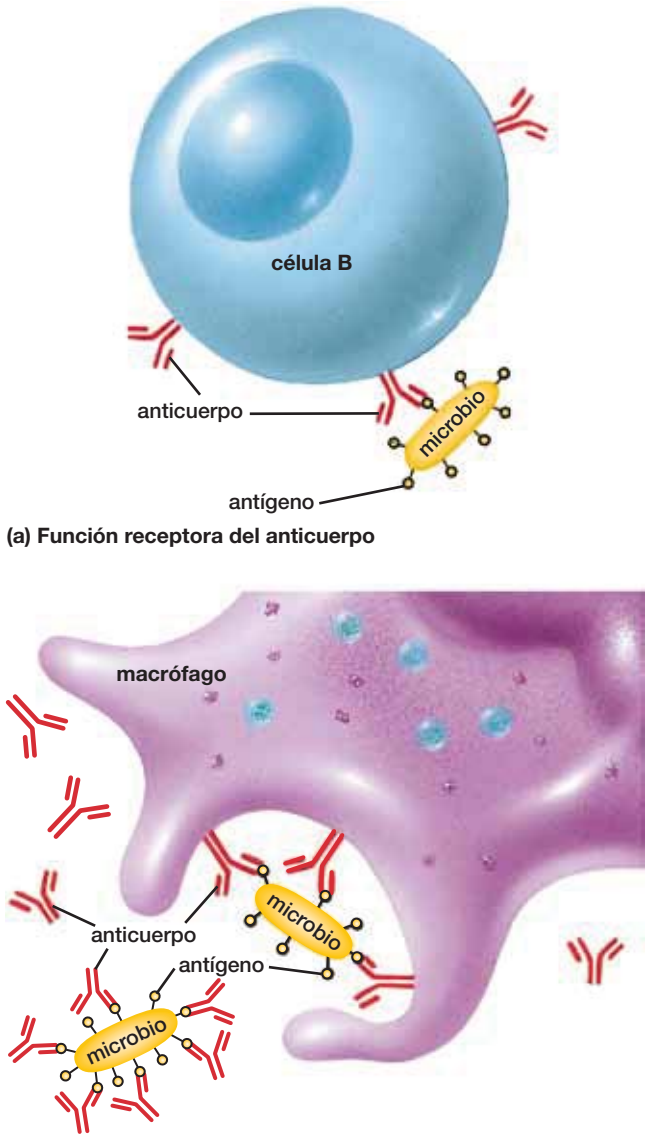
Los anticuerpos identifican y ayudan a destruir a los invasores

Los anticuerpos son proteínas en forma de Y compuestas de dos pares de cadenas peptídicas: un par de cadenas grandes idénticas (pesadas) y un par de cadenas pequeñas idénticas (ligeras) (FIGURA 36-6). Ambos tipos de cadenas tienen una **región constante**, que es similar en todos los anticuerpos del mismo tipo, y una **región variable**, que difiere entre los anticuerpos individuales. La combinación de cadenas pesadas y ligeras produce un anticuerpo con dos partes funcionales: los "brazos" y el "tronco" de la Y. Las regiones variables (en las puntas de los brazos) forman sitios que identifican y se unen a los antígenos (*véase* la figura 36-6). Cada sitio de unión tiene un tamaño, forma y cargas eléctricas específicos, de modo que sólo ciertas partículas encajan y se unen al anticuerpo. Los sitios son tan específicos que cada anticuerpo sólo puede unirse a unos cuantos tipos de moléculas de antígenos muy semejantes.



▲ **FIGURA 36-6 Estructura de los anticuerpos** Los anticuerpos son proteínas en forma de Y compuestas de dos pares de cadenas peptídicas (ligeras y pesadas). Las regiones constantes de ambas cadenas constituyen el tronco de la Y; las regiones variables de las dos cadenas forman un sitio de unión específico en el extremo de cada brazo de la Y. Los diferentes anticuerpos tienen regiones variables distintas y forman sitios de unión únicos.

PREGUNTA ¿Por qué las moléculas de los anticuerpos tienen regiones constantes y variables?



▲ **FIGURA 36-7 Los anticuerpos pueden servir como receptores o efectores (a)** Como receptores, los anticuerpos adheridos a la superficie de la célula B identifican y se unen a los antígenos extraños, desencadenando las respuestas en la célula. **(b)** Como efectores, los anticuerpos circulantes se unen a los antígenos extraños en un microbio; de esta manera ayudan a que el sistema inmunitario los identifique y destruya. Estos anticuerpos pueden promover la fagocitosis del microbio por parte de un macrófago (*véase* también la figura 36-11).

Los anticuerpos pueden funcionar como receptores, que se unen a antígenos específicos y estimulan una respuesta a ellos, o como efectores, que ayudan a destruir las células o moléculas que contienen los antígenos. Como receptor, el tronco de un anticuerpo sujeta al anticuerpo en la membrana plasmática del linfocito B que lo produce, en tanto sus dos brazos salen del linfocito B, tomando muestras de la sangre y la linfa de las moléculas antígenas (**FIGURA 36-7a**). Cuando un brazo del anticuerpo encuentra un antígeno con una estructura química compatible, se une a él. Esta unión desencadena una respuesta en el lifoncito B, descrito más adelante. Como efectores, se secretan muchos anticuerpos en el torrente sanguíneo. Ahí, neutralizan los antígenos venenosos (como toxinas bacterianas), destruyen los microbios que contienen a los antígenos o atraen a macrófagos que fagocitan a los microbios con los antígenos (**FIGURA 36-7b**). Estas funciones de los anticuerpos se describen en la sección 36.5.

Los receptores de los linfocitos T identifican a los invasores y ayudan a desencadenar una respuesta inmunitaria

Los receptores de los linfocitos T sólo se encuentran en las superficies de los linfocitos T. Al igual que los anticuerpos, están conformados de cadenas peptídicas que forman sitios de unión muy específicos para los antígenos. A diferencia de los anticuerpos, los receptores de linfocitos T nunca se liberan en el torrente sanguíneo ni contribuyen directamente a destruir los microbios invasores y las moléculas tóxicas. Como se describe más adelante, un receptor de los linfocitos T desencadena una respuesta en su linfocito T cuando el receptor se une a un antígeno en la superficie de una célula cancerosa o infectada, o en la superficie de una célula dendrítica o macrófago que ingirió un microbio invasor.

El sistema inmunitario puede identificar a millones de antígenos diferentes

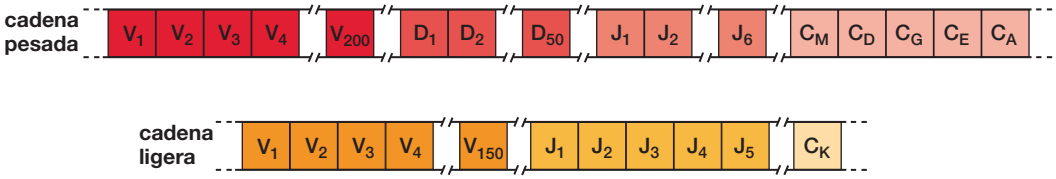
Todo el tiempo, tu cuerpo se enfrenta a una multitud de invasores. Tus compañeros de clase pueden estornudar virus de gripe al aire que respiras. Tus alimentos pueden contener bacterias o moho, o las toxinas que liberan. Te puede picar un mosquito que transmite el virus del Nilo Occidental. Por fortuna, el sistema inmunitario de adaptación identifica y responde a casi todos los millones de

antígenos potencialmente dañinos que pudieras encontrar, porque los linfocitos B y T producen millones de anticuerpos y receptores de linfocitos T diferentes. Sin embargo, los seres humanos sólo tienen de 20 mil a 25 mil genes, por lo que no hay suficientes genes en todo el genoma que codifiquen tantos anticuerpos y receptores de linfocitos T. ¿Cómo puede el cuerpo producir tantos?

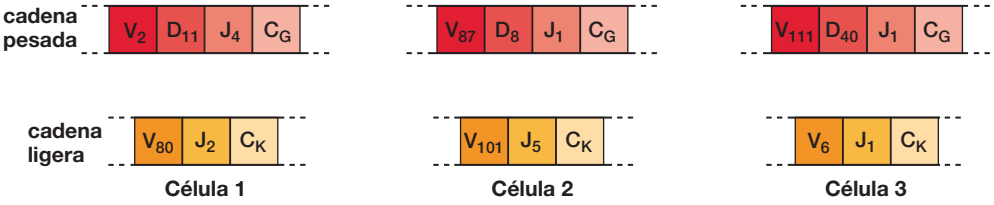
Los genes de los anticuerpos se concentran a partir de segmentos del ADN

La respuesta es que no existen genes para las moléculas completas de anticuerpos. Más bien, los linfocitos B tienen genes que codifican *partes* de los anticuerpos: regiones constantes (C), regiones variables (V) y regiones de "unión" (J) o "diversidad" (D) que conectan a las dos (**FIGURA 36-8**). La región constante en cada cadena es igual en cualquier anticuerpo de un tipo en particular; por ejemplo, todos los anticuerpos que se encuentran en la superficie de un lifoncito B tienen el mismo tipo de región constante para su cadena pesada. Los seres humanos tienen alrededor de 200 genes para la región variable de la cadena pesada, y 50 y seis genes, respectivamente, para las regiones de diversidad y unión. Hay cerca de 150 genes para la región variable de la cadena ligera y cinco genes para la región de unión (**FIGURA 36-8a**). A medida que se desarrolla cada linfocito B, aleatoriamente corta y desecha todos los genes, excepto uno de cada tipo y ensambla dos genes de anticuerpo únicos a partir de los genes que conserva: un gen de la cadena pesada que está conformado de una región variable, una de diversidad, una de unión y una constante; y un gen de la cadena ligera que consta de una región variable, una de unión y una constante (**FIGURA 36-8b**). Los anticuerpos se producen a partir de instrucciones en estos genes compuestos (**FIGURA 36-8c**).

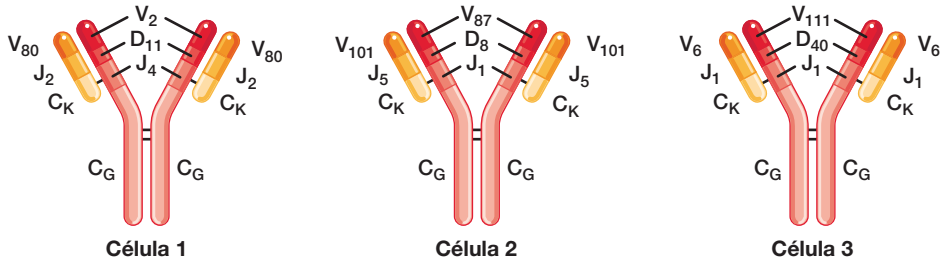
El ensamble aleatorio de los genes compuestos de anticuerpos produce alrededor de tres millones de combinaciones únicas. Se genera una mayor diversidad porque sólo una parte de cada región de unión se utiliza en un anticuerpo determinado. Los inmunólogos calculan que quizá hay de 15 a 20 mil millones de anticuerpos únicos posibles. El resultado: es probable que cada linfocito B produzca un anticuerpo que es diferente al producido por otro linfocito B (excepto las células hijas propias).



(a) Genes para partes de la cadena pesada (arriba) y la cadena ligera (abajo) de anticuerpos



(b) Genes de anticuerpos completos en tres linfocitos B diferentes



(c) Anticuerpos sintetizados por estos tres linfocitos B

▲ **FIGURA 36-8 La recombinación produce genes de anticuerpos** **(a)** Las células precursoras que dan origen a los linfocitos B tienen muchas copias de genes que codifican partes del anticuerpo, ilustrado aquí como genes de la región variable (V), de diversidad (D), de unión (J) y constante (C). Cada banda de color representa un gen individual para una parte del anticuerpo. Hay cinco genes para las regiones constantes de la cadena pesada y un gen para la región constante de la cadena ligera. Aquí sólo se presentan algunos de los muchos genes posibles de variable, diversidad y unión. **(b)** Los genes para las partes del anticuerpo se empalman para formar genes para los anticuerpos completos. Para la cadena pesada, sólo hay un gen de cada uno para las regiones variable, de diversidad, de unión y constante; para la cadena ligera, cada una para la región variable, de unión y constante. En esta ilustración, los genes de anticuerpos completos ensamblados en las células 1, 2 y 3 se componen de diferentes genes para las partes del anticuerpo, como se indica con los diferentes números asignados a cada tipo de gen. **(c)** Como resultado, las regiones variables para los anticuerpos producidos por las células 1, 2 y 3 difieren entre sí.

Quizá sirva pensar en la producción de anticuerpos en términos de repartir cartas para un juego de póquer de cinco cartas. Aun cuando un solo mazo contiene 52 cartas, se pueden repartir 2,598,960 manos únicas de cinco cartas. De igual modo, cada linfocito B madura se "reparte" en una "mano de anticuerpos" que consta de algunas partes elegidas al azar de combinaciones de unos cuantos cientos de partes, cuyo resultado es miles de millones de anticuerpos únicos posibles.

Los receptores de los linfocitos T se componen de diferentes genes, pero el proceso es semejante. Hay muchas partes disponibles para construir genes receptores de linfocitos T, por lo que puede haber ¡hasta mil billones de posibles receptores de linfocitos T!

Los anticuerpos y los receptores de linfocitos T no están hechos a la medida para los antígenos

Los linfocitos B y T no diseñan anticuerpos ni receptores de linfocitos T que se adapten a los antígenos invasores. Más bien, el sistema inmunitario sintetiza aleatoriamente millones de anticuerpos y receptores de linfocitos T diferentes. En un momento dado, el cuerpo humano llega a contener un ejército de quizá 100 millones de anticuerpos e incluso más receptores de linfocitos T. Este ejército simplemente está ahí, a la espera, muy parecido a la ropa alineada en los percheros de una tienda departamental. Puesto que hay suficiente ropa entre la cual elegir, casi todos encontramos algo adecuado que nos quede. De igual modo, los antígenos casi siempre encuentran anticuerpos y receptores de linfocitos T que se adhieran a ellos.

El sistema inmunitario distingue lo propio de lo extraño

Las superficies de nuestras células corporales llevan proteínas y polisacáridos grandes, al igual que las llevan los microbios. Algunas de esas proteínas, llamadas en conjunto **complejo mayor de histocompatibilidad** (**MHC**, por sus siglas en inglés), son únicas para cada persona (con excepción de los gemelos idénticos, que tienen los mismos genes y, por tanto, las mismas proteínas MHC). Entonces, ¿por qué estos antígenos propios estimulan el propio sistema inmunitario de un individuo? La clave parece ser la presencia continua de los antígenos del cuerpo durante la maduración de las células inmunes. Algunas células inmunes recién formadas producen anticuerpos o receptores de linfocitos T capaces de unirse a las propias proteínas y polisacáridos del cuerpo, tratándolos como antígenos. Sin embargo, estas células inmunes *inmaduras* entran en contacto con los antígenos que se unen a sus anticuerpos o receptores de linfocitos T, sufren una apoptosis o "muerte celular programada", en la que básicamente cometen suicidio celular. Por tanto, una forma de que el sistema inmunitario distinga lo propio de lo extraño es reteniendo sólo aquellas células inmunes que no responden a las moléculas corporales propias.

Sin embargo, no todos los linfocitos B y T reactivos propios se eliminan de este modo. Aunque nadie entiende el mecanismo, los **linfocitos T reguladores** de algún modo impiden que estos linfocitos reactivos propios restantes ataquen el cuerpo y causen una enfermedad autoinmune (*véase* la sección 36.8).

Debido a que las proteínas MHC de un individuo son únicas, actúan como antígenos extraños en el cuerpo de otra persona. Por eso a veces se rechazan los trasplantes de órganos. Los médicos deben encontrar a un donador cuyas proteínas MHC sean lo más semejantes posible a las del receptor, pero incluso en los casos en que los tejidos son similares, los pacientes trasplantados deben tomar medicamentos para suprimir sus sistemas inmunitarios. Sin estos medicamentos, el sistema inmunitario del receptor ataca las proteínas MHC extrañas en las células del donador y destruye al órgano trasplantado.

36.5 ¿CÓMO ATACA EL SISTEMA INMUNITARIO DE ADAPTACIÓN?

El sistema inmunitario de adaptación lanza de forma simultánea dos tipos de ataque contra los invasores microbianos: inmunidad humoral e inmunidad mediada por células. Los linfocitos B y los anticuerpos que se secretan en el torrente sanguíneo proveen la **inmunidad humoral**, atacando a los patógenos que se encuentran fuera de las células del cuerpo. Un tipo de linfocito T llamado linfocito T citotóxico produce la **inmunidad mediada por células** al atacar a las células infectadas del cuerpo, matando tanto a la célula como a cualquier patógeno en su interior. Aun cuando la inmunidad humoral y la mediada por células no son por completo independientes, se consideran por separado para comprenderlas mejor.

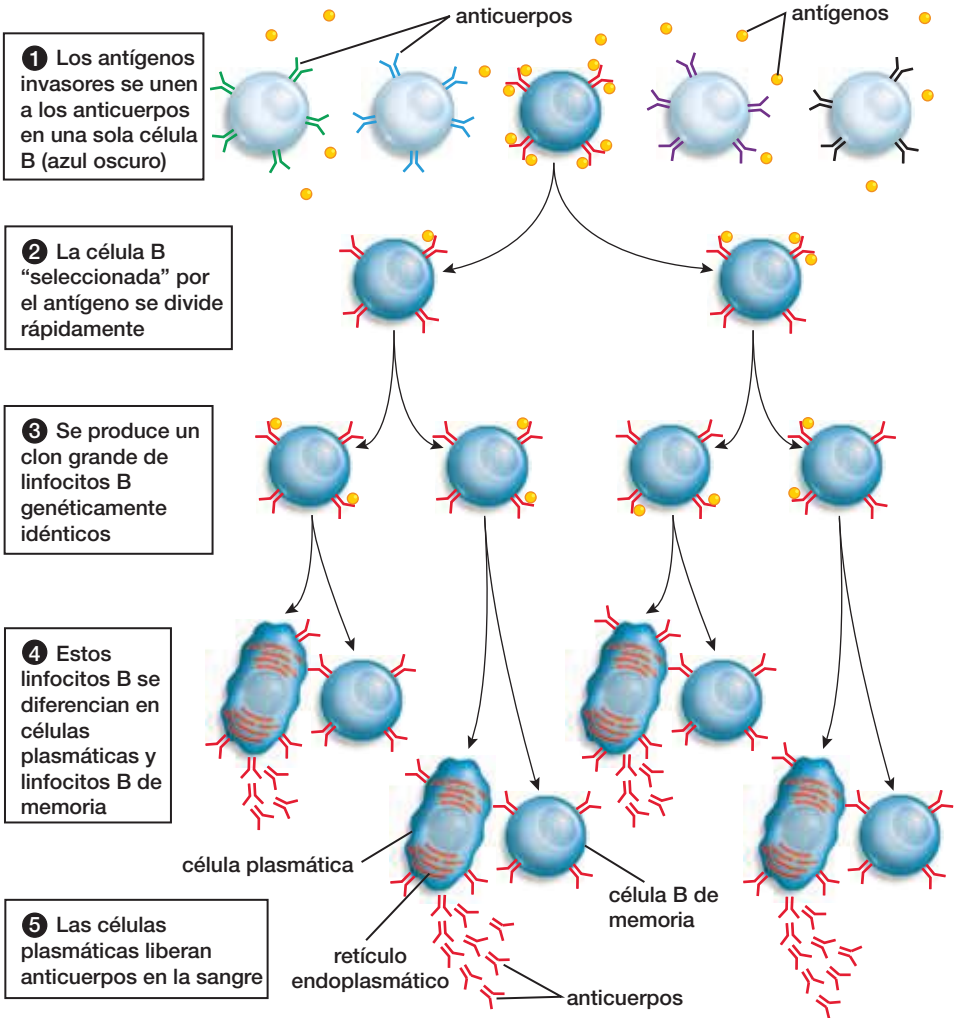
Una respuesta inmunitaria tarda en desarrollarse

Aunque tienes millones de anticuerpos y receptores de linfocitos T diferentes en el cuerpo, sólo tienes una o unas cuantas células que contienen cada tipo de anticuerpo o receptor de linfocitos T. El beneficio de tener millones de tipos de células, incluso con sólo algunas células de cada tipo, es que casi cualquier invasor provocará una respuesta inmunitaria. La desventaja es que la respuesta inmunitaria a veces tarda en ser eficaz porque las células que identifican al invasor deben reproducirse y diferenciarse. De hecho, por lo común toma una o dos semanas en armarse una respuesta inmunitaria realmente buena tras la primera exposición a un microbio invasor (FIGURA 36-9). Mientras tanto, te enfermas e incluso puedes morir si el desarrollo de la respuesta inmunitaria pierde la carrera contra la multiplicación del microbio y el daño que éste causa a tu cuerpo.

Los anticuerpos disueltos en la sangre producen la inmunidad humoral

Cada linfocito B contiene anticuerpos únicos propios en su superficie. Cuando ocurre una infección, los anticuerpos contenidos por algunos linfocitos B se pueden unir a los antígenos en el invasor. La unión del antígeno y el anticuerpo provoca que estos linfocitos B, no los demás, se dividan con rapidez. Este proceso se llama **selección clonal** porque la población de células resultante se compone de "clones" (genéticamente idénticos a los linfocitos B madre) que se "seleccionaron" para reproducirse por la presencia de antígenos invasores particulares (FIGURA 36-10).

▲ **FIGURA 36-9 Una respuesta inmunitaria eficaz tarda tiempo en desarrollarse**


anticuerpos
antígenos
1 Los antígenos invasores se unen a los anticuerpos en una sola célula B (azul oscuro)
2 La célula B "seleccionada" por el antígeno se divide rápidamente
3 Se produce un clon grande de linfocitos B genéticamente idénticos
4 Estos linfocitos B se diferencian en células plasmáticas y linfocitos B de memoria
célula plasmática
célula B de memoria
5 Las células plasmáticas liberan anticuerpos en la sangre
retículo endoplasmático
anticuerpos

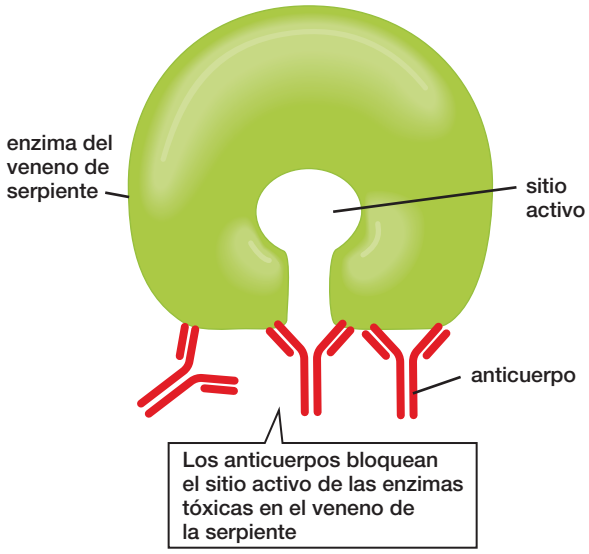
▶ **FIGURA 36-10 Selección clonal entre los linfocitos B por parte de los antígenos invasores** El sistema inmunitario contiene millones de linfocitos B, cada uno con un anticuerpo único (fila superior). Un antígeno invasor se une al anticuerpo en una sola célula B, estimulando que se divida. Las células hijas se diferencian en células plasmáticas y linfocitos B de memoria. Los linfocitos B ordinarios son pequeños, con un retículo endoplasmático pequeño (arriba). Conforme se diferencian en células plasmáticas, se vuelven mucho más grandes (abajo), casi completamente llenas con retículo endoplasmático rugoso que sintetiza anticuerpos.

Las células hijas se diferencian en dos tipos de células: **linfocitos B de memoria** y **células plasmáticas**. Los linfocitos B de memoria no liberan anticuerpos, pero tienen una función importante en la inmunidad futura frente al invasor que estimuló su producción, como se verá más adelante. Las células plasmáticas se alargan y se llenan de retículo endoplasmático rugoso, donde se sintetizan enormes cantidades de proteínas específicas de anticuerpos (*véase* la figura 36-10). Estos anticuerpos se liberan en el torrente sanguíneo (de ahí el nombre de inmunidad "humoral"; para los antiguos griegos, la sangre era uno de los cuatro "humores" o líquidos corporales).

La selección clonal, la reproducción de linfocitos B activados, la diferenciación de las células hijas en las células plasmáticas y de memoria, y la secreción de anticuerpos de las células plasmáticas requieren de tiempo. Por eso puede tardar un par de semanas el recuperarse por completo de una infección (*véase* la figura 36-9).

Los anticuerpos humorales tienen múltiples modos de acción

Los anticuerpos en la sangre combaten a las moléculas invasoras o microbios en tres formas principales. Primero, los anticuerpos circulantes pueden unirse a una molécula extraña, a un virus o a una célula, y bloquearla sin causarte daño, proceso llamado *neutralización*. Por ejemplo, si el sitio activo de una enzima tóxica en el veneno de una serpiente se recupera con anticuerpos, no puede dañar tu cuerpo (FIGURA 36-11). Muchos virus, como los que causan rabia, logran entrar a tus células corporales cuando una proteína en el virus se une a un sitio receptor específico en la superficie de una célula. Si los anticuerpos cubren esta proteína viral, el virus neutralizado no puede entrar a la célula.


enzima del veneno de serpiente
sitio activo
anticuerpo
Los anticuerpos bloquean el sitio activo de las enzimas tóxicas en el veneno de la serpiente

▲ **FIGURA 36-11 Los anticuerpos neutralizan las moléculas tóxicas**

Segundo, los anticuerpos pueden cubrir la superficie de las moléculas invasoras, virus o células, y facilitar que las células fagocíticas los destruyan (*véase* la figura 36-7b). Recuerda que las regiones variables son los "brazos" de un anticuerpo que se unen a los antígenos en los invasores, por lo que las regiones constantes conforman los "troncos" que se extienden a la sangre o líquido celular. Los macrófagos identifican los troncos de los anticuerpos, fagocitan a los invasores cubiertos de anticuerpos y los digieren.

Tercero, cuando los anticuerpos se unen a los antígenos en la superficie de un microbio, los anticuerpos interactúan con las proteínas de complemento que siempre están presentes en la sangre. Algunas proteínas de complemento perforan la membrana plasmática del microbio y lo matan; otras, promueven la fagocitosis de los invasores.

Estudio de caso continuación

Bacterias "come carne"

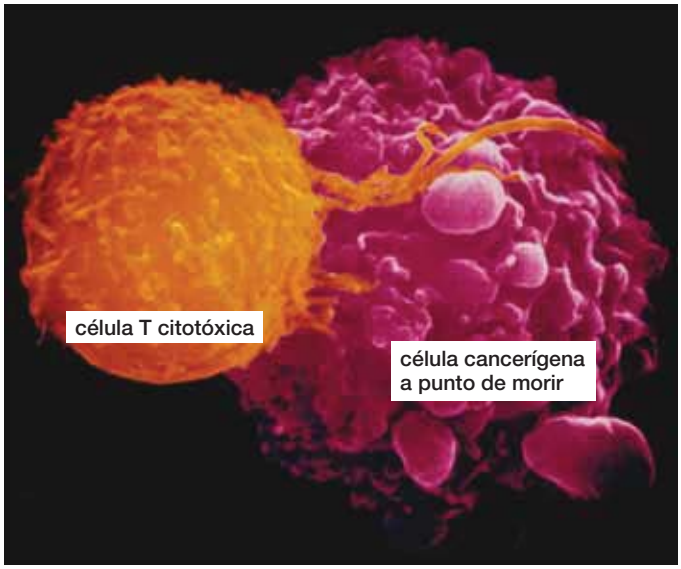
Las proteínas de complemento aumentan la fagocitosis de las bacterias invasoras. Sin embargo, la *S. pyogenes* produce una proteína en su superficie que inhibe la unión de ciertos componentes del sistema de complemento, lo cual ayuda a protegerlo de una fagocitosis estimulada por el complemento.

La inmunidad humoral combate a los invasores que están fuera de las células

Como los anticuerpos son proteínas grandes que no ingresan a una célula a través de su membrana plasmática, la respuesta humoral sólo es eficaz contra microbios o sus toxinas cuando están fuera de las células, por lo general en la sangre o líquido extracelular. Las bacterias, toxinas bacterianas y algunos hongos y protistas comúnmente son vulnerables a la respuesta inmunitaria humoral. Los virus son vulnerables cuando se encuentran fuera de las células del cuerpo (por ejemplo, cuando se esparcen de una célula a otra en el líquido celular), pero se encuentran a salvo de los ataques de anticuerpos mientras estén dentro de una célula. Por tanto, para combatir infecciones virales se necesita la ayuda de la respuesta inmunitaria mediada por células.

Los linfocitos T citotóxicos producen la inmunidad mediada por células

La inmunidad mediada por células que producen los **linfocitos T citotóxicos** es la principal defensa del cuerpo contra células que son cancerosas o están infectadas con virus. Aunque el proceso es complejo, en esencia funciona de la siguiente manera: cuando una célula se infecta con un virus, algunas partes de las proteínas virales se llevan a la superficie de la célula infectada y se "exhiben" en el exterior de la membrana plasmática. Los linfocitos T citotóxicos flotan y en ocasiones chocan con las proteínas virales expuestas. Si un linfocito T citotóxico tiene un receptor de linfocitos T que pueda unir a la proteína viral, el lifoncito T citotóxico lanza proteínas sobre la superficie de la célula infectada, de tal manera que perfora la membrana plasmática y la mata. Si la célula infectada muere antes de que el virus tenga suficiente tiempo para terminar de replicarse, entonces no se producen virus nuevos y el resto de las células corporales evitan una nueva infección. Asimismo, las células cancerosas a menudo tienen proteínas inusuales en la superficie



▲ **FIGURA 36-12 Inmunidad mediada por células en acción**
Una célula T citotóxica ataca a una célula cancerosa (roja) en esta micrografía por SEM.

PREGUNTA El cáncer está conformado de células del propio cuerpo, ¿entonces por qué el sistema inmunitario ataca a las células cancerosas?

que los linfocitos T citotóxicos identifican como extrañas y como resultado, las matan (**FIGURA 36-12**).

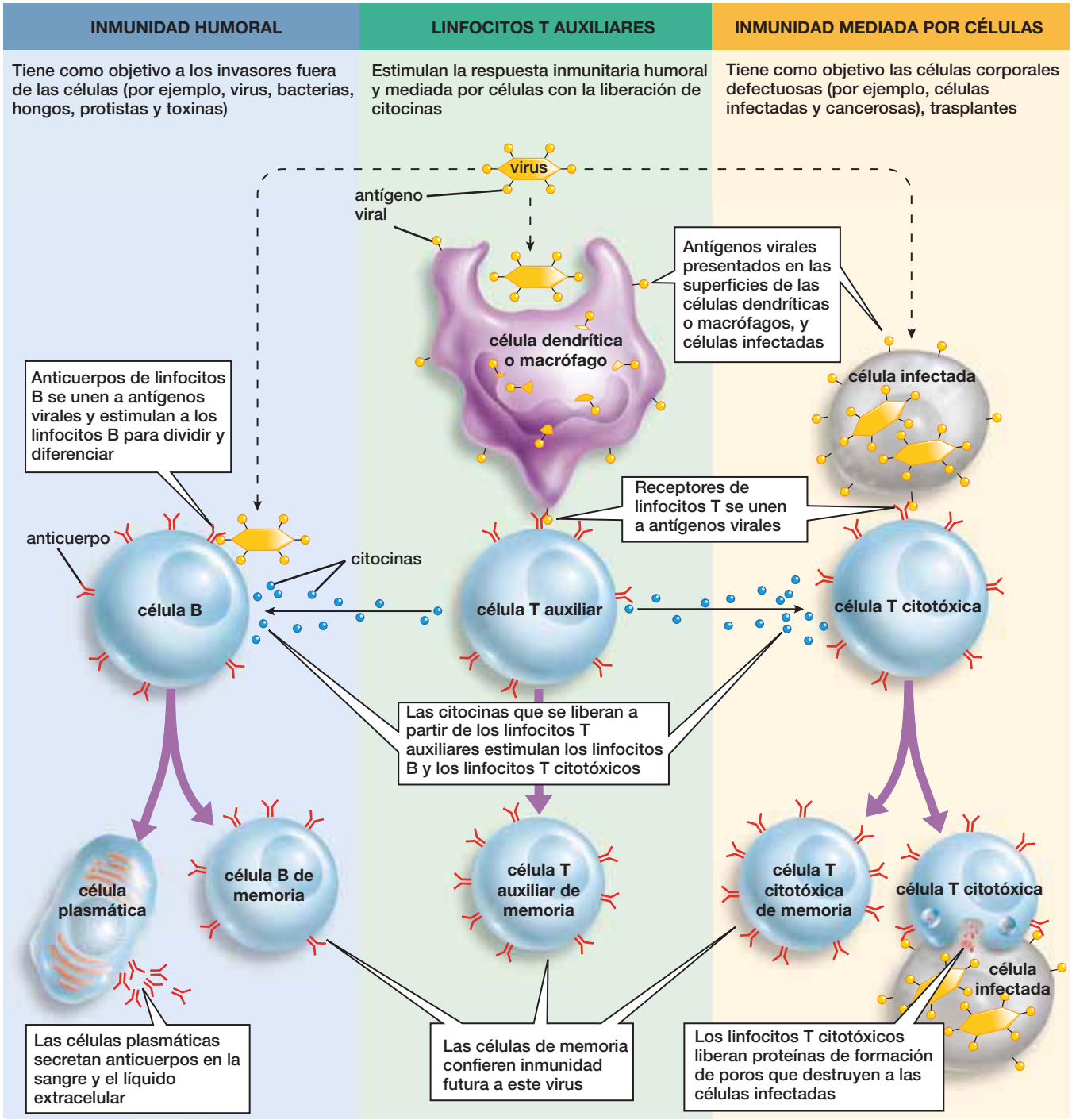
Los linfocitos T auxiliares mejoran la respuesta inmunitaria humoral y la mediada por células

Aunque en el análisis anterior está implícito que los linfocitos B y los linfocitos T citotóxicos combaten las invasiones microbianas por sí mismas, con frecuencia son un tanto ineficaces sin la ayuda de **linfocitos T auxiliares**. Éstos contienen receptores que se unen a los antígenos expuestos en las superficies de las células dendríticas o macrófagos que han fagocitado y digerido a los microbios invasores. Sólo los linfocitos T auxiliares que llevan consigo el receptor de linfocitos T pueden unirse a cualquier antígeno. Cuando su receptor se une a un antígeno, una célula T auxiliar se reproduce rápidamente. Sus células hijas se diferencian y liberan citocinas que estimulan la división celular y la diferenciación en los linfocitos B y los linfocitos T citotóxicos. De hecho, éstos son una contribución importante en la defensa contra las enfermedades sólo si se unen simultáneamente al antígeno *y* reciben el estímulo de los linfocitos T auxiliares a través de las citocinas. Como sabes, el virus de la inmunodeficiencia humana (VIH) que causa sida, mata a los linfocitos T auxiliares. Sin ellos, el sistema inmunitario no puede combatir las enfermedades que de otro modo serían insignificantes.

En la **FIGURA 36-13** se compara la respuesta inmunitaria humoral con la respuesta inmunitaria mediada por células y se muestra la función de los linfocitos T auxiliares en ambas.

36.6 ¿CÓMO RECUERDA SUS VICTORIAS PREVIAS EL SISTEMA INMUNITARIO DE ADAPTACIÓN?

Después de que te recuperas de una enfermedad, permaneces inmune a ese microbio en particular durante muchos años, quizá toda la vida. Las células plasmáticas y los linfocitos T citotóxicos


INMUNIDAD HUMORAL
LINFOCITOS T AUXILIARES
INMUNIDAD MEDIADA POR CÉLULAS
Tiene como objetivo a los invasores fuera de las células (por ejemplo, virus, bacterias, hongos, protistas y toxinas)
Estimulan la respuesta inmunitaria humoral y mediada por células con la liberación de citocinas
Tiene como objetivo las células corporales defectuosas (por ejemplo, células infectadas y cancerosas), trasplantes
virus
antígeno viral
Antígenos virales presentados en las superficies de las células dendríticas o macrófagos, y células infectadas
célula dendrítica o macrófago
célula infectada
Anticuerpos de linfocitos B se unen a antígenos virales y estimulan a los linfocitos B para dividir y diferenciar
Receptores de linfocitos T se unen a antígenos virales
anticuerpo
citocinas
célula B
célula T auxiliar
célula T citotóxica
Las citocinas que se liberan a partir de los linfocitos T auxiliares estimulan los linfocitos B y los linfocitos T citotóxicos
célula plasmática
célula B de memoria
célula T auxiliar de memoria
célula T citotóxica de memoria
célula T citotóxica
célula infectada
Las células plasmáticas secretan anticuerpos en la sangre y el líquido extracelular
Las células de memoria confieren inmunidad futura a este virus
Los linfocitos T citotóxicos liberan proteínas de formación de poros que destruyen a las células infectadas

▲ **FIGURA 36-13 Resumen de respuestas inmunitarias humoral y mediada por células**

que vencieron a la enfermedad generalmente sólo viven unos cuantos días. Sin embargo, algunas de las células hijas de los linfocitos B originales, linfocitos citotóxicos T y linfocitos T auxiliares que respondieron a la infección, se diferencian en linfocitos B de memoria y **linfocitos T de memoria** que sobreviven muchos años. Después, si el mismo tipo de microbio invade de nuevo el cuerpo, las células de memoria identifican al invasor y arman una respuesta inmune. Los linfocitos B de memoria producen rápidamente un clon de células plasmáticas que secretan anticuerpos que combaten esta segunda invasión. Los linfocitos T de memoria producen clones ya sea de linfocitos T auxiliares o de linfocitos T citotóxicos también específicas para el invasor "recordado". Hay muchas más células de memoria que los linfocitos B, los linfocitos T citotóxicos o los lifoncitos T auxiliares originales que respondieron a la primera infección. Además, cada célula de memoria responde más rápido de lo que pudieron sus células madre originales. Por tanto, en una segunda infección, las células de memoria producen una segunda respuesta inmunitaria que es tan rápida y grande, que el cuerpo se defiende del ataque antes de que tengas síntomas de la enfermedad: eres inmune (FIGURA 36-14).

respuesta inmunitaria (cantidad de anticuerpos producida)
primera exposición
intervalo: meses o años
segunda exposición
0 1 2 3 0 1 2 3
tiempo desde la exposición (semanas)

▲ **FIGURA 36-14 Inmunidad adquirida** El sistema inmunitario responde con lentitud a la primera exposición a un organismo patógeno, pues se deben seleccionar y multiplicar los linfocitos B y T. Una segunda exposición activa las células de memoria formadas durante la primera respuesta, por lo que la segunda respuesta es más rápida e intensa.

La inmunidad adquirida confiere una protección duradera, quizá de por vida, contra muchas enfermedades (por ejemplo, viruela, rubéola, paperas y sarampión). Sin embargo, la inmunidad adquirida puede fallar si los organismos de la enfermedad mutan con rapidez y se producen nuevos antígenos a los que no pueden responder las células de memoria (*véase* "Guardián de la salud: Virus gripales exóticos", en la página 706).

36.7 ¿CÓMO LOGRA LA ATENCIÓN MÉDICA MEJORAR A LA RESPUESTA INMUNITARIA?

En la mayor parte de la historia humana, la batalla contra la enfermedad la combatió sólo el sistema inmunitario. Sin embargo, ahora éste tiene un asistente poderoso: el tratamiento médico. Aquí se describen dos de las herramientas médicas más importantes: los antibióticos y las vacunas.

Los antibióticos disminuyen la producción microbiana

Los **antibióticos** son sustancias químicas que ayudan a combatir la infección al desacelerar la reproducción de las bacterias, hongos o protistas. Aunque los antibióticos por lo regular no destruyen todos los microbios patógenos en el cuerpo, pueden eliminar a los suficientes como para dar tiempo al sistema inmunitario de acabar el trabajo. Sin embargo, un problema con los antibióticos es que son agentes potentes de la selección natural, lo que favorece la supervivencia y reproducción de microbios que pueden resistir sus efectos (*véase* el "Estudio de caso: Evolución de una amenaza" en el capítulo 15). El microbio mutante ocasional que es resistente a un antibiótico transmitirá los genes para la resistencia a sus descendientes. El resultado: los microbios resistentes proliferan en tanto los susceptibles mueren. Con el tiempo, muchos antibióticos se vuelven ineficaces para el tratamiento de enfermedades.

Los antibióticos no son eficaces contra los virus. Hasta hace poco, no se podía hacer mucho para ayudar a la gente que padecía infecciones virales, excepto tratar los síntomas y esperar a que triunfara el sistema inmunitario. Ahora hay muchos medicamentos que tienen como objetivo detener diferentes etapas del ciclo de infección viral (la adhesión a una célula huésped, la replicación de partes virales, el ensamble del virus en la célula huésped y la liberación del virus en el líquido extracelular para infectar células nuevas). Estos antivirales no se recetan para la mayoría de los virus, pero se utilizan para el tratamiento de VIH, infecciones graves de herpes viral y, en algunos casos, el virus de la gripe.

Las vacunas estimulan el desarrollo de células de memoria y una futura inmunidad contra enfermedades

Una **vacuna** estimula una respuesta inmunitaria al exponer a una persona a antígenos producidos por un patógeno. Las vacunas con frecuencia están conformadas por microbios debilitados o muertos (que, por tanto, no causan una enfermedad) o algunos de los antígenos del patógeno, que se sintetizan con técnicas de ingeniería genética. Cuando el cuerpo se expone a estos antígenos, produce un ejército de células de memoria que confieren inmunidad contra microbios vivos y peligrosos del mismo tipo. Al igual que la inmunidad adquirida al recuperarse de una enfermedad real, la inmunidad que estimula una vacuna eficaz produce una respuesta inmunitaria tan rápida e intensa a una invasión posterior por parte del patógeno vivo, que nunca sientes los síntomas (*véase* la figura 36-14). En la sección "Investigación científica: El descubrimiento de las vacunas", página 707, aprenderás más sobre las vacunas.

36.8 ¿QUÉ PASA CUANDO NO FUNCIONA CORRECTAMENTE EL SISTEMA INMUNITARIO?

De vez en cuando, el sistema inmunitario lanza ataques inadecuados, lo que afecta la salud en vez de estimularla. Además, el sistema inmunitario, al igual que otros sistemas corporales, está sujeto a trastornos que reducen su eficacia.

Las alergias son respuestas inmunitarias mal dirigidas

Más de 35 millones de personas en Estados Unidos sufren **alergias**, que son reacciones inmunes a sustancias inofensivas que se tratan como si fueran patógenos. Las alergias comunes incluyen aquellas al polen, esporas de moho, veneno de abeja o avispa, y algunos alimentos como leche, huevo, pescado, trigo, frutos secos y cacahuates.

Una reacción alérgica se inicia cuando los antígenos causantes de alergias, a menudo llamados *alergenos*, se introducen en el cuerpo y se unen a los "anticuerpos alérgicos" en un tipo de linfocito B especial (éstos son diferentes a los anticuerpos que por

¿Te has preguntado…

por qué te resfrías con frecuencia?

Si el sistema inmunitario es tan bueno para recordar ataques anteriores y desarrolla una inmunidad duradera, ¿por qué mucha gente se resfría con frecuencia? El problema es que hay al menos 200 virus diferentes que pueden causar síntomas de resfriado (posiblemente exista un número igual aún por descubrir) y la inmunidad a alguno por lo general no confiere la inmunidad a los demás. Aunque la gente adulta por lo común desarrolla inmunidad a un gran número de virus de resfriado y se resfría menos que los niños pequeños, es probable que nadie viva lo suficiente para contagiarse y hacerse inmune a todos los virus que producen resfriado.

Guardián de la salud

Virus gripales exóticos

Casi todo mundo ha escuchado de la gripe aviar, también llamada "gripe de las aves" o H5N1 (**FIGURA E36-1**). Hace unos años, los informes noticiosos sugerían que estábamos ante una posible epidemia mundial que podía matar a millones de personas. En 2009, la "influenza humana" o H1N1 apareció infectando a decenas de millones de personas a finales de año. ¿La gripe aviar y la influenza humana son particularmente infecciosas o peligrosas? ¿En qué se diferencian de la gripe humana regular?

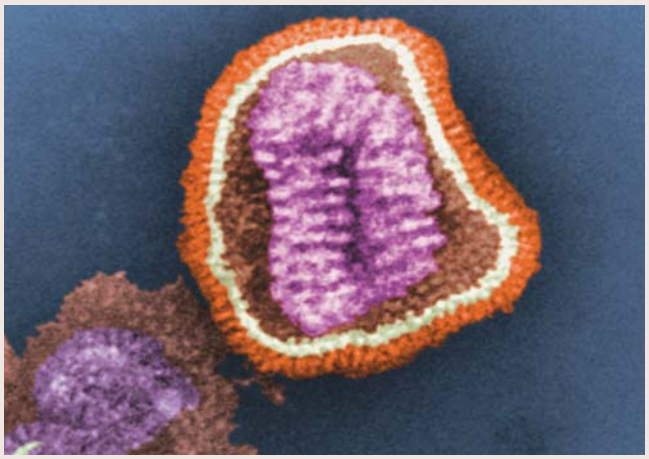
Cada invierno, una ola de gripe humana "común" recorre el mundo. Cientos de miles de personas de edad avanzada, recién nacidos o enfermos, mueren. La mayoría de los adultos sanos que se contagian de gripe —millones de ellos al año— no sucumben, pero sufren padecimientos respiratorios, fiebre y dolores musculares. Sobreviven porque su sistema inmunitario de adaptación produce anticuerpos y linfocitos T citotóxicos que logran derrotar al virus de la gripe. Su sistema inmunitario también produce células de memoria que están a la espera de la siguiente temporada de gripe.

Entonces, ¿por qué te enfermas de gripe una y otra vez? El motivo es que los virus de gripe mutan con suma rapidez, por lo que los antígenos de la gripe de este año no son exactamente los mismos del año pasado. Las células de memoria del año anterior responden, pero no a la máxima velocidad. Por tanto, te enfermas, pero tu inmunidad parcial reduce la gravedad y duración de tu enfermedad.

Sin embargo, hay algunos años en los cuales los antígenos del virus de la gripe son fundamentalmente diferentes —no sólo un par de mutaciones en relación con la gripe del año pasado—. Estas nuevas cepas surgen cuando las mutaciones en los virus de la gripe que normalmente infectan a otros animales permiten que dichos virus infecten a las personas. Aquí es donde intervienen las aves y los cerdos. Los virus de la gripe aviar y la influenza humana (en un principio llamada influenza porcina, por el origen del virus) fueron tan diferentes de los virus de la gripe humana que la gente no tuvo inmunidad parcial retenida de la gripe de años anteriores. Sin memoria útil de los años anteriores, al sistema inmunitario de adaptación le toma una o dos semanas hacer algo realmente eficaz contra el virus. Para entonces, debido a la mortalidad del virus, podría ser demasiado tarde. En 1918, un virus de la gripe aviar mutó y causó la pandemia de la gripe española, que mató a más de 50 millones de personas en el mundo.

¿Existe la posibilidad de que la gripe aviar de la actualidad cause un desastre semejante? La primera alarma ocurrió en 1997, cuando apareció la gripe aviar en Hong Kong e infectó a 18 personas, seis de las cuales murieron. Las autoridades de salud concluyeron que la gripe provenía de pollos infectados. Para prevenir una enfermedad humana posterior, el gobierno ordenó que se sacrificara a todos los pollos de Hong Kong —cerca de 1.5 millones de aves—. Aun así, la gripe aviar se expandió. Para octubre de 2008 se encontraron aves migratorias infectadas (entre ellas, patos y cisnes) en Europa, incluyendo Rusia, Grecia, Italia, Francia, Dinamarca, Suecia y Alemania. La gripe aviar ha matado no sólo personas del sureste asiático, sino a gente de lugares como Egipto, Irak y Turquía. Hasta diciembre de 2009, cerca de 60% de los casos de gripe aviar confirmada en seres humanos había sido mortal.

Hasta ahora, la transmisión de la gripe aviar actual de las aves a la gente no es tan eficiente y pareciera que es incapaz de transmitirse entre personas. Pero unas cuantas mutaciones más podrían permitir que el virus de la gripe aviar lograra dicha transmisión. Lo peor es que el virus de la gripe aviar actual



▲ **FIGURA E36-1 El virus de la gripe aviar: bello, pero mortal.**

parece ser más mortal que los virus de la gripe humana, ya que no sólo ataca las vías respiratorias, sino el tubo digestivo e incluso el cerebro. En el peor de los casos, podrían morir millones de personas.

A fin de evitar una epidemia masiva, los gobiernos y compañías farmacéuticas se apresuran a desarrollar vacunas contra la gripe aviar actual. En 2008 había dos, que desde luego son las vacunas "equivocadas", porque no pueden dirigirse a mutaciones que no han sucedido. Sin embargo, las vacunas ofrecerían una inmunidad parcial y por tanto podrían salvar millones de vidas.

La influenza H1N1 es una combinación de genes de los virus humano, aviar y porcino y, por tanto, tampoco se trata de un patógeno que esté familiarizado con los sistemas inmunitario de la mayoría de la gente. La influenza H1N1 es mucho más infecciosa para la gente que la gripe aviar, pero por lo menos hasta ahora es mucho menos mortal. Hasta diciembre de 2009, los US Centers for Disease Control and Prevention (Centros para la Prevención y Control de Enfermedades de EU) estimaron que de 35 a 70 millones de estadounidenses (no se tiene el dato exacto) se habían infectado de la influenza H1N1 y que tal situación había causado más de 10 mil muertes, una tasa de mortalidad muy por debajo de 0.1%. Por lo menos la mitad de la gente que falleció tenía otros factores de riesgo; al parecer, obesidad, diabetes y embarazo fueron circunstancias que incrementaron la susceptibilidad a las complicaciones de la influenza H1N1.

Los funcionarios de salud pública tienen dos problemas principales con la influenza H1N1. Primero, como muy pocas personas tienen apenas una inmunidad parcial contra ella, es probable que la H1N1 infecte a un mayor número de personas que la gripe estacional regular. Por tanto, aun si la H1N1 se mantiene relativamente moderada, podría haber un número muy grande de muertes. Segundo, ¿qué pasaría si la H1N1 se vuelve más virulenta? Combina cientos de millones de casos en el mundo con un virus apenas moderadamente virulento y la mortandad podría ser asombrosa. Por fortuna, la rápida respuesta de los gobiernos y la industria farmacéutica ya dio como resultado vacunas contra la H1N1, que bien podrían ofrecer la inmunidad total. La utilización de estas vacunas durante la temporada gripal debe reducir en gran medida la enfermedad y la muerte por la influenza H1N1.

Investigación científica

El descubrimiento de las vacunas

La humanidad ha temido a la viruela desde la Antigüedad. En el pasado, esta enfermedad tan contagiosa provocaba la muerte de 30% de sus víctimas y dejaba sobrevivientes desfigurados con profundas cicatrices en la piel, que eran el resultado de erupciones llenas de pus. Documentos de la India fechados en tiempos tan antiguos como 1100 a.C. describen que la gente se protegía de la viruela exponiendo a sujetos saludables al líquido de las erupciones de las personas con casos leves. Muchos receptores de esta "vacunación" sólo desarrollaban síntomas leves y eran capaces de resistir la exposición posterior a la enfermedad. A principios del siglo XVIII, Lady Mary Wortley Montague, esposa del embajador inglés en Turquía, tuvo oportunidad de observar directamente este procedimiento. A su regreso a Inglaterra, convenció a algunos aristócratas de inocular a sus hijos, incluyendo a varios miembros de la familia real británica. Para muchos, la exposición deliberada de la gente a la viruela, aunque leve, era un prospecto atemorizante. Los pacientes estuvieron enfermos de unos pocos días a un par de semanas, y murió de 1 a 2% de ellos (incluido uno de los hijos del Rey Jorge III de Inglaterra). A pesar de esto, la vacuna de viruela se volvió cada vez más popular. En 1777, George Washington ordenó que se vacunara a los soldados del Ejército Continental.

Mientras tanto, la gente se dio cuenta de que mujeres que ordeñaban vacas, que a menudo contraían la viruela vacuna (virus de la viruela bovina), rara vez se enfermaban de viruela. En 1796, el cirujano y biólogo experimental británico Edgard Jenner (que de niño sufrió bastante por la vacuna de la viruela) obtuvo líquido de las erupciones de viruela vacuna de Sarah Nelmes, una mujer que ordeñaba vacas, e inoculó a un niño de ocho años, James Phipps, con este material (**FIGURA E36-2**). Unos meses después, Jenner inoculó a Phipps con viruela y el niño siguió sano. Después de repetir estos resultados, Jenner publicó sus hallazgos en 1798. Este procedimiento se adoptó muy pronto en Europa, y con el tiempo, en el mundo.

De manera sorprendente, pasó casi un siglo antes de que el procedimiento de vacunación se aplicara a otras enfermedades infecciosas. El microbiólogo francés Louis Pasteur, uno de los primeros en identificar la función de los microbios causantes de enfermedades, experimentó a fines del siglo XIX con el cólera de las aves. Pasteur logró hacer crecer la bacteria causante del cólera de las aves en un medio de cultivo y descubrió que causaba la enfermedad mortal cuando se inyectaba en pollos. Se dice que cuando Pasteur inyectó a los pollos con la bacteria de un viejo cultivo que se había dejado durante las vacaciones de verano,

▲ **FIGURA E36-2 Jenner expone a un niño a la viruela que ataca el ganado como una forma de encontrar la vacuna contra la viruela humana**

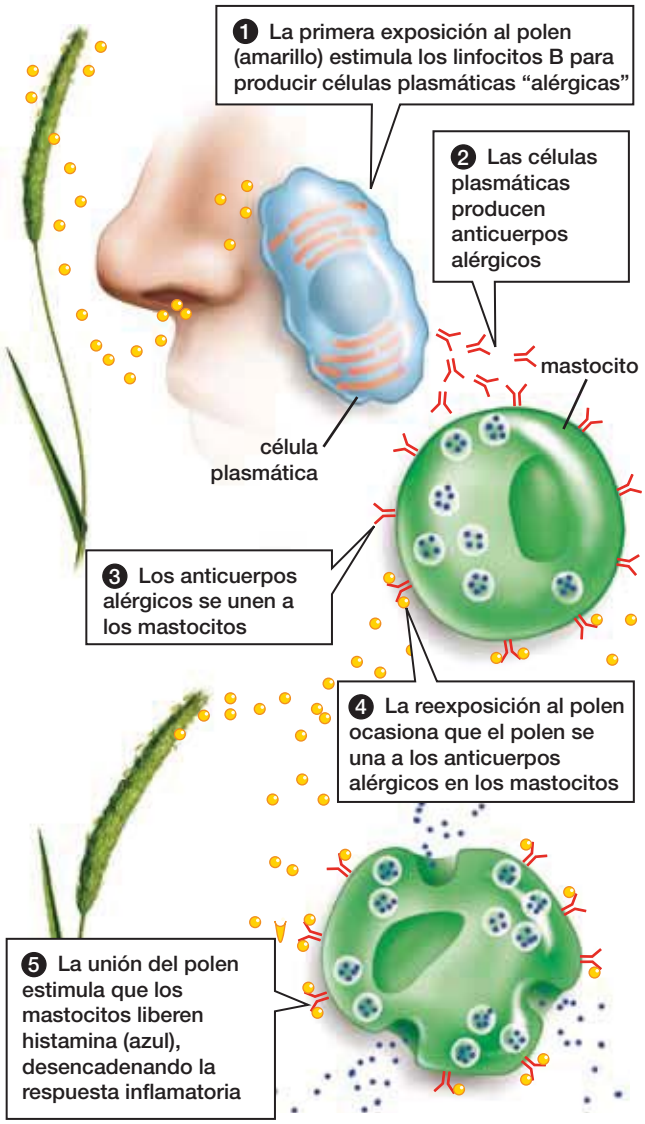
los pollos enfermaron, pero sobrevivieron. Bajo la suposición de que algo había salido mal, hizo crecer un cultivo fresco. La suerte quiso que inoculara a algunos de los pollos que sobrevivieron a la inyección anterior con el cultivo echado a perder. Para su sorpresa, los pollos siguieron saludables, mientras que los pollos que no había inyectado antes, murieron. Pasteur planteó la hipótesis de que las bacterias debilitadas podían proteger contra posteriores infecciones provocadas por bacterias saludables, y acuñó el término *vacuna* (que proviene de la palabra de origen latino "vaca") en memoria del trabajo pionero de Jenner de la vacuna contra la viruela. Pasteur aplicó después la técnica al ántrax en ovejas y luego a la rabia en seres humanos, con lo que salvó a un niño que había sido mordido por un perro rabioso.

Los hallazgos de Pasteur con el cólera de las aves fueron un golpe de suerte y una genialidad. Como el mismo Pasteur afirmó: "La casualidad favorece a las mentes preparadas". Este conocimiento es tan relevante para la investigación científica ahora como lo fue hace más de un siglo.

lo común combaten infecciones bacterianas o virales). Este linfocito B prolifera, lo que produce que las células plasmáticas salgan de los anticuerpos alérgicos al plasma (**FIGURA 36-15**). Los anticuerpos se adhieren a los mastocitos, principalmente en el aparato respiratorio y el tubo digestivo. Si después los alérgenos se unen a estos anticuerpos adheridos, desencadenan la liberación de histamina, la cual causa capilares permeables y otros síntomas de inflamación (*véase* la figura 36-4). En las vías respiratorias, la histamina también aumenta la secreción de moco. Por tanto, las sustancias suspendidas en el aire como granos de polen, que por lo común ingresan a la nariz y boca, con frecuencia desencadenan reacciones alérgicas que incluyen goteo nasal, estornudo y congestión típica de "fiebre del heno". Las alergias a los alimentos por lo general causan cólicos intestinales y diarrea. En los casos graves, como las alergias al cacahuate, la respuesta inflamatoria en las vías respiratorias es tan fuerte que éstas se cierran por completo y causan la muerte por sofocación. Más de 100 personas en Estados Unidos mueren al día por alergias al cacahuate.

Una enfermedad autoinmune es una respuesta inmunitaria contra las moléculas del mismo cuerpo

Nuestro sistema inmunitario rara vez confunde a nuestras células con los invasores. Sin embargo, a veces algo sale mal y se producen los anticuerpos "contra uno mismo". El resultado es una **enfermedad autoinmune**, en la que el sistema inmunitario ataca un componente de nuestro propio cuerpo. Por ejemplo, algunos tipos de anemia se deben a anticuerpos que destruyen los glóbulos rojos


1 La primera exposición al polen (amarillo) estimula los linfocitos B para producir células plasmáticas "alérgicas"
2 Las células plasmáticas producen anticuerpos alérgicos
mastocito
célula plasmática
3 Los anticuerpos alérgicos se unen a los mastocitos
4 La reexposición al polen ocasiona que el polen se una a los anticuerpos alérgicos en los mastocitos
5 La unión del polen estimula que los mastocitos liberen histamina (azul), desencadenando la respuesta inflamatoria

▲ **FIGURA 36-15 Reacción alérgica al polen**

de una persona. Muchos casos de diabetes tipo 1 empiezan cuando el sistema inmunitario ataca las células secretoras de insulina del páncreas. Otras enfermedades autoinmunes incluyen artritis reumatoide (que afecta a las articulaciones), miastenia grave (músculo esquelético), esclerosis múltiple (sistema nervioso central) y lupus sistémico (casi cualquier parte del cuerpo).

Por desgracia, hoy en día no se conoce la cura para enfermedades autoinmunes. Para algunas enfermedades, la terapia de reemplazo puede aliviar los síntomas (por ejemplo, aplicar insulina a diabéticos o hacer transfusiones sanguíneas a anémicos). Alternativamente, la respuesta autoinmune se puede reducir con medicamentos que suprimen la respuesta inmunitaria. Sin embargo, la supresión inmune también reduce la respuesta a los ataques diarios de microbios patógenos, por lo que esta terapia tiene importantes desventajas.

Las enfermedades de deficiencia inmune ocurren cuando el cuerpo no puede establecer una respuesta inmunitaria eficaz

Hay dos trastornos muy diferentes en los que el sistema inmunitario no puede combatir infecciones de rutina. Cerca de uno en 80 mil niños nace con una deficiencia inmune combinada grave, un grupo de defectos genéticos donde la formación de células inmunes es mínima o nula. El síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida), en el que una infección viral destruye a un sistema inmunitario antes funcional, es mucho más frecuente.

La inmunodeficiencia combinada grave es un trastorno heredado

Un niño con **inmunodeficiencia combinada grave** (**SCID**, por sus siglas en inglés) puede sobrevivir los primeros meses de vida, protegido por los anticuerpos adquiridos de la madre durante el embarazo o en la leche materna. Sin embargo, en cuanto se pierden los anticuerpos, las infecciones comunes pueden ser mortales porque el niño carece de un sistema inmunitario y no puede generar una respuesta eficaz. Una forma de tratamiento es el trasplante de médula ósea (de la cual se desarrollan las células inmunes) de un donador sano al niño. En algunos niños, los trasplantes de médula ósea han dado como resultado la producción suficiente de células inmunes para ofrecer respuestas inmunitarias normales. Como se describió en el capítulo 13, la ingeniería genética se utiliza para crear un sistema inmunitario funcional en niños con SCID (*véase* la página 255).

El sida es una enfermedad de inmunodeficiencia adquirida

La enfermedad de inmunodeficiencia más común es el **síndrome de inmunodeficiencia adquirida** o **sida**. La Organización Mundial de la Salud estimó que en 2008 cerca de dos millones de personas murieron y casi 2.7 millones se infectaron de sida, lo que daba una población total infectada de 33 millones. Los **virus de la inmunodeficiencia humana (VIH)** provocan el sida. Estos virus debilitan al sistema inmunitario que infectan y destruyen a los linfocitos T auxiliares, los cuales estimulan las respuestas inmunitarias humorales y mediadas por células (*véase* la figura 36-13). El sida no mata directamente a la gente, sino que los afectados por este síndrome se vuelven cada vez más susceptibles a otras enfermedades debido a que disminuyen las poblaciones de los linfocitos T auxiliares. Los estudios genéticos indican que el VIH se deriva casi definitivamente de los virus que infectan a los chimpancés, pero sin que éstos desarrollen sida. Un análisis actual indica que este virus ancestral mutó y adquirió la capacidad de infectar personas a principios del siglo XX, aunque el sida se etiqueta como enfermedad hasta la década de 1980.

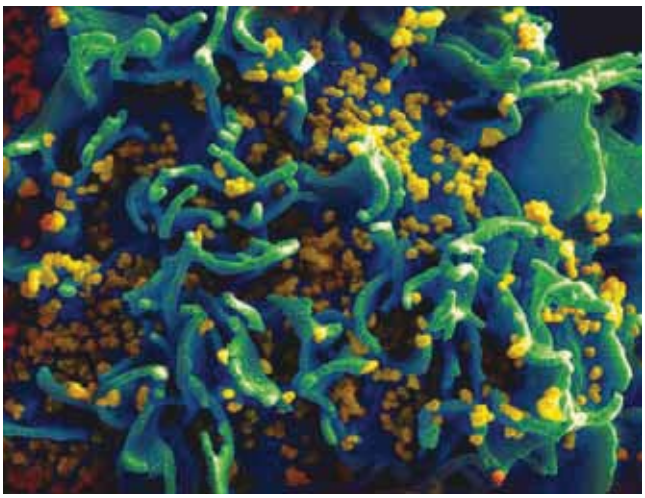
Como el VIH no puede sobrevivir mucho tiempo fuera del cuerpo humano, sólo se puede transmitir por contacto directo de la piel abierta o membranas mucosas con líquidos corporales cargados del virus, como sangre, semen, secreciones vaginales y leche materna. La infección de VIH se puede transmitir por actividad sexual, por compartir agujas entre usuarios de drogas intravenosas o a través de transfusiones sanguíneas (es raro en países desarrollados porque la sangre donada ahora se examina para anticuerpos antiVIH). Una mujer infectada con VIH puede transmitir el virus a su hijo durante el embarazo, alumbramiento o lactancia.

El VIH ingresa en un lifoncito T auxiliar y secuestra la maquinaria metabólica de la célula, obligándola a producir más virus, que después emergen, tomando una capa exterior de la membrana del linfocito T con ellos (**FIGURA 36-16**). Al inicio de la infección, mientras el sistema inmunitario combate al virus, el individuo infectado puede desarrollar fiebre, salpullido, dolor muscular, dolor de cabeza y agrandamiento de los nódulos linfáticos. Después de varios meses se desacelera la tasa de replicación viral. Los individuos infectados contienen suficientes linfocitos T

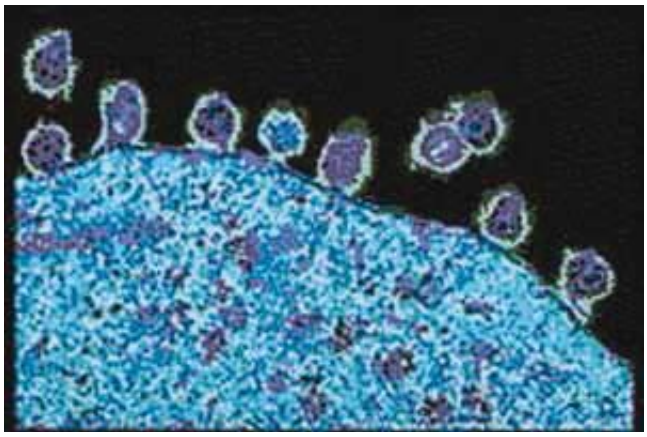
auxiliares para resistir la enfermedad y por lo general se sienten bastante bien. En algunos casos, esta condición persiste durante varios años. Sin embargo, sin tratamiento, los niveles de los linfocitos T auxiliares siguen bajando hasta debilitar seriamente la respuesta inmunitaria y, en este punto, se considera que la persona tiene sida. A medida que se disparan los niveles de VIH, éstos matan más linfocitos T auxiliares y la persona es presa fácil de otras infecciones. La esperanza de vida de los afectados de sida que no reciben tratamiento es de uno a dos años.

Varios medicamentos pueden desacelerar la replicación del VIH y reducir así el progreso del sida. Las combinaciones de fármacos enfocados a diferentes etapas de la replicación viral han sido particularmente eficaces y ahora se combina un esquema de tratamiento completo para el sida en una sola tableta al día. Por desgracia, el VIH puede mutar a formas resistentes a los medicamentos y éstos pueden causar efectos secundarios graves en algunos pacientes. Aun así, los individuos que son VIH positivos que reciben la mejor atención médica podrían llevar ahora una vida normal, aunque no es seguro, porque los medicamentos más eficaces apenas tienen 10 años en el mercado.

Es evidente que la mejor solución sería desarrollar una vacuna contra el VIH. Éste es un reto importante, en parte porque el VIH desactiva la respuesta inmunitaria de la que depende una vacuna. Además, el VIH tiene una velocidad de mutación sumamente alta, quizá mil veces más rápida que los virus de la gripe, cuya velocidad de mutación en sí ya es alta. Un solo individuo infectado puede albergar diferentes cepas de VIH en la sangre y semen debido a las mutaciones ocurridas en su cuerpo después de infectarse por primera vez. En 2009, a pesar de los miles de millones de dólares invertidos en investigación y estudios clínicos, no se había comprobado la eficacia de alguna vacuna contra el VIH. Se espera que en pocos años se tenga una vacuna terapéutica (inyectada una vez cada determinado tiempo), que mejore la calidad de vida de los ya infectados sin tener que tomar medicamentos adicionales (Montagnier y Barre-Sinoussi, 2012).



(a) VIH (amarillo) en la superficie del linfocito T auxiliar



(b) El VIH emerge de un linfocito T auxiliar

▲ **FIGURA 36-16 El VIH causa sida (a)** Las manchas amarillas en esta micrografía SEM son VIH que acaban de emerger del linfocito T auxiliar verde grande anteriormente infectado. **(b)** En esta micrografía TEM de mayor aumento, se ve emerger al VIH del linfocito T auxiliar y adquirir, en el proceso, un revestimiento de su membrana plasmática (azul). Esto ayuda a los virus a infectar células nuevas.

36.9 ¿CÓMO COMBATE EL CÁNCER AL SISTEMA INMUNITARIO?

Una de las palabras más temidas —y con razón— es: **cáncer**. Más de 500 mil personas en Estados Unidos morirán de cáncer este año; esta enfermedad representa el segundo lugar en la tasa de mortalidad después de la insuficiencia cardiaca. Un alarmante 40% de los ciudadanos estadounidenses contraerá con el tiempo algún tipo de cáncer. El cáncer se puede desencadenar por muchas causas, como factores ambientales (por ejemplo, radiación de UV o tabaquismo), deficiencia genética, errores durante la división celular y virus. Todos estos disparadores producen cáncer al sabotear los mecanismos que controlan normalmente el crecimiento de las propias células del cuerpo.

El sistema inmunitario identifica a casi todas las células cancerosas como extrañas

Las células cancerosas se forman todos los días en nuestro cuerpo. Por fortuna, el sistema inmunitario destruye casi todas antes de darles la oportunidad de proliferar y esparcirse. ¿Cómo se deshacen estas células cancerosas? Como es evidente, las células cancerosas son propias y la respuesta inmunitaria por lo común no responde a lo que concierne al propio cuerpo. Sin embargo, los procesos mismos que provocan que las células se vuelvan cancerosas a menudo ocasionan que aparezcan en su superficie proteínas nuevas y ligeramente diferentes. Las células asesinas naturales y los linfocitos T citotóxicos encuentran estas nuevas proteínas, las identifican como antígenos extraños y destruyen las células cancerígenas (*véase* la figura 36-12). No obstante, es posible que algunas células cancerosas evadan la detección al no contener los antígenos que permiten al sistema inmunitario identificarlas como extrañas. Otros tipos de cáncer, como la leucemia, suprimen el sistema inmunitario. Otros más crecen tan rápido que la respuesta inmunitaria no logra mantenerles el ritmo.

La vacunación puede prevenir algunos tipos de cáncer

Algunos tipos de cáncer se deben a virus, como ocurre en ciertos tipos de cáncer de hígado, boca, garganta y pene; en algunos tipos de leucemia, y probablemente en todos los casos de cáncer cervicouterino. En Estados Unidos se cuenta con dos vacunas para

la prevención de ciertos tipos de cáncer: una vacuna contra la hepatitis B, que reduce el riesgo de cáncer hepático, y una vacuna contra dos virus de papiloma humano, que en conjunto son la causa de casi todos los casos de cáncer cervicouterino.

Quizá algún día las vacunas ayuden a curar el cáncer

Investigadores del US National Cancer Institute (Instituto Nacional de Cáncer de Estados Unidos), universidades y compañías farmacéuticas están desarrollando "vacunas terapéuticas" que quizá curen ciertos tipos de cáncer. Algunas de estas vacunas proveen al paciente los antígenos que por lo común se encuentran en las células de cierto tipo de cáncer que tiene el paciente, a menudo mejorados en varias formas para intentar promover la respuesta inmunitaria del paciente contra el cáncer. Entre estos tipos de vacuna están en proceso los estudios clínicos para desarrollar las correspondientes contra el cáncer prostático y el melanoma (un tipo de cáncer en la piel). Otras vacunas terapéuticas, también en estudios clínicos, están conformadas de antígenos de las propias células tumorales del paciente y a menudo también están diseñadas para estimular una respuesta inmunitaria más fuerte. Otro método es tomar las células dendríticas que presentan antígenos de un paciente, exponerlas a antígenos de células cancerosas y forzarlas a una rápida multiplicación en el cultivo celular. Después, las células hijas resultantes se inyectan de nuevo en el paciente. En principio, este número grande de células dendríticas activadas debe estimular la propia respuesta inmunitaria anticancerosa del paciente.

La mayoría de los tratamientos médicos para el cáncer dependen de eliminar selectivamente las células cancerosas

En general, la medicina no cuenta con vacunas anticancerígenas específicas u otros tratamientos. En algunos casos, como ciertos tipos de cáncer de seno, las hormonas estimulan la división de las células cancerígenas, por lo que los medicamentos que bloquean la acción hormonal desaceleran el crecimiento canceroso.

Los intentos por eliminar el cáncer se enfocan principalmente en la cirugía, la radiación y la quimioterapia. La extirpación quirúrgica del tumor es el primer paso en el tratamiento de muchos tipos de cáncer, pero puede ser difícil eliminar todos los fragmentos del tejido canceroso. Los tumores se pueden bombardear con radiación para destruir incluso cúmulos microscópicos de células cancerosas al alterar su ADN e impedir su división y crecimiento celular. Por desgracia, ni la cirugía ni la radiación son eficaces contra el cáncer que se ha diseminado en todo el cuerpo.

La quimioterapia suele utilizarse para complementar la cirugía y/o la radiación, o para tratar los tipos de cáncer que no se pueden combatir con cirugía ni con radiación. Los medicamentos para quimioterapia atacan la maquinaria de la división celular, de modo que son un tanto selectivos respecto a las células cancerosas, que se dividen con más frecuencia que las células normales. Por desgracia, es inevitable que la quimioterapia también mate algunas células en división sanas. Los daños a las células en división en los folículos capilares y recubrimiento intestinal son los que producen los muy conocidos efectos colaterales de pérdida de cabello, náusea y vómito.

Estudio de caso otro vistazo

Bacterias "come carne"

El realizador Woody Allen dijo alguna vez: "El hecho de ser paranoide no significa que no estén buscándote". Sin duda esto parece aplicar a la *S. pyogenes*, que evita la respuesta inmunitaria y daña al cuerpo en diferentes formas. Además de las tácticas antes descritas, *S. pyogenes* libera varias toxinas, algunas que matan células corporales comunes y otras que matan en específico a los fagocitos. Produce enzimas que desencadenan una cascada de reacciones que disuelven los coágulos, facilitando así que las bacterias ingresen al torrente sanguíneo y se esparzan en el cuerpo.

La *S. pyogenes* también produce proteínas que son "superantígenos", los cuales activan de modo no específico y masivo el sistema inmunitario, lo que ocasiona de 10 mil a 100 mil veces la misma activación que una infección típica de otros tipos de bacterias. Esta enorme respuesta inmunitaria libera enormes cantidades de citocinas, que provocan la abrumadora inflamación de un síndrome de choque tóxico estreptocócico. Recuerda que la inflamación causa la filtración de los capilares con un mayor flujo sanguíneo y que los tejidos afectados se inflamen con el líquido extra. Si se presentara una inflamación masiva en los pulmones, entonces la víctima no podrá respirar y quizá muera. Es probable que esto le ocurriera a Jim Henson. La enorme pérdida de líquido del sistema circulatorio también puede ser mortal por sí misma.

Si *S. pyogenes* es tan buena para evadir la respuesta inmunitaria y matar las células, ¿por qué no hemos muerto todos? Al final de cuentas, todos nos cortamos y raspamos, tal vez muchos cada semana.Por fortuna, las bacterias "come carne" son bastante raras, así que sólo algunas, si acaso, se introducen en una herida determinada. A pesar de los mejores esfuerzos de las bacterias por evitar la detección y fagocitosis, la respuesta inmunitaria innata casi siempre mata a las *S. pyogenes* invasoras y la respuesta inmunitaria de adaptación arrasa con las que traspasan las defensas iniciales. Pero si un número grande se introduce en una herida, o si el sistema inmunitario está debilitado por algún motivo, entonces los peligros son muy reales. Si una infección así no se trata con rapidez, es probable que sea mortal.

BioÉtica Considera esto

Las infecciones bacterianas "come carne" son bastante raras, quizá 500 a mil casos al año en Estados Unidos. Aunque sólo una fracción muy diminuta de las heridas desarrollan infecciones graves con *S. pyogenes*, la tasa de mortalidad es muy alta (en varios estudios se estima que de 25 a 70% de las víctimas fallece). Muchos otros, como Mónica Jorge, sobreviven porque se les retiran las partes afectadas de su cuerpo. En 2009, *S. pyogenes* todavía era muy susceptible a la penicilina y antibióticos relacionados. Los médicos que sospechan de una infección con bacterias "come carne" inician de inmediato un tratamiento antibiótico. Desde luego que, para entonces, por lo común ya hay un daño tisular significativo y a veces el paciente muere de cualquier modo.

El tratamiento antibiótico para una persona con una herida infectada, incluso sin haber evidencia inicial de *S. pyogenes*, sin duda reduciría el sufrimiento, la desfiguración y la mortandad. Por otro lado, el uso frecuente de antibióticos es un agente potencial de la selección natural para las bacterias resistentes a los antibióticos. ¿Cómo consideras que la comunidad médica debe balancear los beneficios del tratamiento antibiótico para los individuos *contra* los riesgos en general para la sociedad?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

36.1 ¿Cuáles son los mecanismos de defensa contra las enfermedades?

Primero, las barreras externas no específicas, como la piel y las membranas mucosas, impiden que los organismos causantes de enfermedad ingresen con facilidad al cuerpo. Segundo, las defensas internas no específicas, conocidas como respuesta inmunitaria innata —consistente en glóbulos blancos, inflamación y fiebre—, destruyen los microbios, toxinas y células corporales cancerosas e infectadas. Por último, la respuesta inmunitaria de adaptación destruye selectivamente la toxina o microbio en particular y "recuerda" al invasor, lo que permite una respuesta más rápida si éste reaparece en el futuro.

36.2 ¿Cómo funcionan las defensas no específicas?

La piel y sus secreciones bloquean físicamente la entrada de microbios en el cuerpo e inhiben su crecimiento. Las membranas mucosas de los conductos respiratorio y digestivo secretan las sustancias antibióticas y el moco que atrapa los microbios. Si éstos se introducen en el cuerpo, los glóbulos blancos fagocíticos los fagocitan y eliminan. Las células asesinas naturales secretan proteínas que matan a células infectadas o cancerosas. Las lesiones estimulan la respuesta inflamatoria, en la cual se liberan sustancias químicas que atraen a los glóbulos blancos fagocíticos, aumenta el flujo sanguíneo y hay filtración en los capilares. Después, los coágulos sanguíneos se separan de las paredes en el sitio de la lesión. La fiebre se debe a los pirógenos endógenos, sustancias que liberan los glóbulos blancos en respuesta a una infección. Las altas temperaturas inhiben el crecimiento bacteriano y aceleran la respuesta inmunitaria.

36.3 ¿Cuáles son los componentes clave del sistema inmunitario de adaptación?

Las células de la respuesta inmunitaria de adaptación se forman y ubican en la médula ósea, timo, bazo, vasos y nódulos linfáticos. Estas células incluyen macrófagos, células dendríticas y dos tipos de linfocitos: linfocitos B y linfocitos T. Los linfocitos secretan proteínas de citocina que permiten la comunicación entre los linfocitos. Los linfocitos B también secretan anticuerpos que combaten la infección.

36.4 ¿Cómo identifica el sistema inmunitario de adaptación a los invasores?

Las células del sistema inmunitario de adaptación identifican las moléculas grandes y complejas, llamadas antígenos, producidas por los microbios invasores y las células cancerosas. Los anticuerpos (en los linfocitos B) y los receptores de linfocitos T (en los linfocitos T) se unen a los antígenos específicos y desencadenan respuestas en sus respectivos tipos de linfocitos. Los anticuerpos son proteínas en forma de Y conformados por una región constante y una variable. Cada anticuerpo tiene sitios específicos que se adhieren sólo a uno o a pocos tipos de antígenos. Cada linfocito B sintetiza un solo tipo de anticuerpo, único para esa célula en particular y sus hijas. Los millones de anticuerpos diferentes surgen de la mezcla genética durante el desarrollo de los linfocitos B. Los receptores de los linfocitos T tienen una estructura diferente pero una forma de unión y una diversidad de antígenos similares.

Los invasores extraños y las células propias del cuerpo tienen antígenos que pueden unir potencialmente a los anticuerpos y los receptores de linfocitos T. Sin embargo, las células inmunes inmaduras mueren si se unen a antígenos. Como las proteínas propias del cuerpo continuamente están presentes durante este periodo, las células inmunes reactivas propias por lo general se destruyen. Por tanto, normalmente sólo los antígenos provocan una respuesta inmunitaria.

36.5 ¿Cómo ataca el sistema inmunitario de adaptación?

Sólo los linfocitos B y T activados por la unión de antígenos se reproducen y causan una respuesta inmunitaria específica a un microbio invasor, un proceso llamado selección clonal. Los linfocitos B dan origen a las células plasmáticas, que secretan anticuerpos en el torrente sanguíneo, provocando inmunidad humoral. Los anticuerpos destruyen microbios o sus toxinas mientras están fuera de las células corporales. Los linfocitos T citotóxicos destruyen algunos microbios, células cancerosas y células virales en contacto, lo que provoca una inmunidad mediada por células. Los linfocitos T auxiliares estimulan las respuestas inmunitarias humorales y mediadas por células.

36.6 ¿Cómo recuerda sus victorias previas el sistema inmunitario de adaptación?

Algunas células hijas de los linfocitos B y T son células de memoria de larga vida. Si el mismo antígeno reaparece en el torrente sanguíneo, estas células de memoria de larga vida se activan de inmediato, se dividen con rapidez y ocasionan una respuesta inmunitaria que es mucho más veloz y eficaz que la respuesta original.

36.7 ¿Cómo logra la atención médica mejorar la respuesta inmunitaria?

Los antibióticos matan a los microbios o desaceleran su reproducción, dando a las defensas del cuerpo más tiempo para responder y exterminar a los invasores. Las vacunas contienen los antígenos de los organismos de la enfermedad, en algunos casos los microbios debilitados o muertos. Estos antígenos establecen una respuesta inmunitaria que ofrece una memoria y una respuesta rápida en caso de que después se presente una infección real.

36.8 ¿Qué pasa cuando no funciona correctamente el sistema inmunitario?

Las alergias son respuestas inmunes a sustancias extrañas normalmente inofensivas. Los linfocitos B las identifican como antígenos y producen "anticuerpos alérgicos" que se unen a los mastocitos. Cuando se exponen al antígeno, los mastocitos liberan la histamina, lo que ocasiona una respuesta inflamatoria local. Las enfermedades autoinmunes surgen cuando el sistema inmunitario confunde a las células propias del cuerpo con invasores extraños y las destruye. Las enfermedades de inmunodeficiencia ocurren cuando el sistema inmunitario no puede responder con la fuerza suficiente para protegerse contra enfermedades menores. Las enfermedades de inmunodeficiencia pueden ser innatas, como la inmunodeficiencia combinada grave (SCID), o adquiridas a través de una infección viral, como el síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida).

36.9 ¿Cómo combate el cáncer al sistema inmunitario?

El cáncer es una población de células en el cuerpo que se multiplica sin control. El sistema inmunitario identifica las células cancerosas como "diferentes", de manera que las células asesinas naturales y los linfocitos T citotóxicos las destruyen. El cáncer se puede desencadenar debido a factores genéticos, ambientales, errores en la división celular o virus. Las vacunas ayudan a prevenir ciertos tipos de cáncer causados por virus. Están en desarrollo otras vacunas para la cura del cáncer una vez que éste se manifestó.

Términos clave

alergia *705*
amígdala *698*
antibiótico *705*
anticuerpo *698*
antígeno *698*
bazo *698*
cáncer *709*
célula asesina natural *695*

célula dendrítica *695*
célula plasmática *702*
citocina *698*
complejo mayor de histocompatibilidad (MHC) *701*
complemento *698*
enfermedad autoinmune *707*
enfermedades infecciosas emergentes *692*
fagocito *695*
fiebre *696*
histamina *696*
inmunidad humoral *701*
inmunidad mediada por células *701*
inmunodeficiencia combinada grave (SCID) *708*
leucocito *695*
linfocito *697*
linfocito B *697*
linfocito B de memoria *702*
linfocito T *697*
linfocito T auxiliar *703*
linfocito T citotóxico *703*
linfocito T de memoria *704*
linfocito T regulador *701*
macrófago *695*
mastocito *696*
microbio *692*
neutrófilo *695*
nódulo linfático *698*
patógeno *692*
receptor de linfocitos T *698*
región constante *698*
región variable *698*
respuesta inflamatoria *696*
respuesta inmunitaria de adaptación *693*
respuesta inmunitaria innata *693*
selección clonal *701*
síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida) *708*
sistema inmunitario *697*
sistema inmunitario de adaptación *697*
timo *698*
vacuna *705*
virus de la inmunodeficiencia humana (VIH) *708*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Las defensas externas contra la invasión microbiana incluyen la _____ y las membranas mucosas que cubren los conductos _____, _____ y _____.
2. Las defensas internas no específicas contra la enfermedad incluyen _____, que fagocitan y digieren los microbios; _____, que destruyen las células infectadas por virus; la _____, provocada por una lesión, y _____, una elevación de la temperatura corporal que reduce la reproducción microbiana y mejora las defensas del cuerpo.
3. La respuesta inmunitaria específica se estimula cuando proteínas complejas o polisacáridos, llamados en conjunto _____ invaden al cuerpo. Estas moléculas se unen a uno o dos tipos de receptores de proteínas del sistema inmune: _____ o _____.
4. Un anticuerpo consta de cuatro cadenas de proteínas, dos cadenas _____ y dos cadenas _____. Cada una se compone de una región _____ y una región _____. Las regiones _____ forman el sitio de unión para el antígeno.
5. La inmunidad _____ la producen los linfocitos B y sus células hijas, llamadas _____, que secretan anticuerpos en el plasma. Los linfocitos T generan la inmunidad _____. Los linfocitos T _____ matan células corporales infectadas por virus. Los linfocitos T _____ producen citocinas que estimulan las respuestas inmunitarias en los linfocitos B y T. Las células _____ tipo B y T brindan protección contra futuras invasiones de microbios que contienen los mismos antígenos.
6. En la práctica médica, un(a) _____ produce anticuerpos que estimulan una respuesta inmunitaria de protección contra infecciones sin causar de hecho enfermedad.
7. Un(a) _____ ocurre cuando el sistema inmunitario produce una respuesta a una sustancia inofensiva como el polen. En un(a) _____, el sistema inmunitario no puede establecer una respuesta eficaz, incluso ante infecciones peligrosas; y pueden ser innatas o adquiridas. Cuando el sistema inmunitario ataca al propio cuerpo de una persona, esto se conoce como un(a) _____.

Preguntas de repaso

1. Menciona las tres líneas de defensa del cuerpo humano en contra de los microbios invasores. ¿Cuáles son no específicas (es decir, actúan contra todo tipo de invasores) y cuáles son específicas (sólo actúan contra un tipo de invasor en particular)?
2. ¿De qué manera destruyen las células asesinas naturales y los linfocitos T citotóxicos a sus objetivos?
3. Describe la inmunidad humoral y la inmunidad mediada por células. Incluye los tipos de células inmunes implicadas en cada una, el lugar de los anticuerpos y receptores que se unen a los antígenos extraños, y los mecanismos a través de los cuales se destruyen las células invasoras.
4. Dibuja la estructura de un anticuerpo. ¿Qué partes se unen a los antígenos? ¿Por qué cada anticuerpo sólo se une a un antígeno específico?
5. ¿De qué forma construye el sistema inmunitario tantos anticuerpos diferentes?
6. ¿Cómo distingue el cuerpo lo "propio" de lo "extraño"?
7. ¿Cuáles son las células de memoria? ¿Cómo contribuyen a la inmunidad duradera contra enfermedades específicas?
8. ¿Qué es una vacuna? ¿Cómo ofrece inmunidad a una enfermedad?
9. ¿Cómo ayuda la respuesta inflamatoria a que el cuerpo resista la enfermedad? ¿Qué síntomas alérgicos causa?
10. Compara las enfermedades autoinmunes y las enfermedades de inmunodeficiencia, y proporciona un ejemplo de cada una.
11. Describe las causas y el resultado eventual del sida. ¿Cómo funcionan los tratamientos para el sida? ¿Cómo se esparce el VIH?

Aplicación de conceptos

1. ¿Por qué es fundamental que los anticuerpos y los receptores de los linfocitos T sólo se unan a moléculas relativamente grandes (como proteínas) y no a moléculas relativamente pequeñas (como aminoácidos)?
2. En la sección "Guardián de la salud: Virus gripales exóticos" se menciona que el virus de la gripe es diferente cada año. De ser así, ¿cuál es el beneficio de la "vacuna contra la gripe" cada invierno?
3. Los pacientes con trasplante de órgano con frecuencia reciben el medicamento ciclosporina. Este medicamento inhibe la producción de una citocina que estimula la proliferación de los linfocitos T auxiliares. ¿Cómo previene la ciclosporina el rechazo de órganos trasplantados? Algunos pacientes que hace muchos años recibieron con éxito un trasplante ahora desarrollan varios tipos de cáncer. Plantea una hipótesis para explicar este fenómeno.

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Control químico del cuerpo de los animales: el sistema endocrino

Capítulo 37

Estudio de caso

Esteroides anabólicos: ¿el oro de los tontos?

EL 5 DE JUNIO DE 2003, un informante anónimo anunció a la United States Anti-Doping Agency (USADA, Agencia de Antidopaje de Estados Unidos) que importantes deportistas de las pistas y los campos utilizaban un nuevo esteroide imposible de detectar llamado "The Clear". Como prueba, envió a la USADA una jeringa ya utilizada que, según afirmó, contenía "The Clear", diseñado por el químico Patrick Arnold y fabricado por Victor Conte, propietario de la Bay Area Laboratory Cooperative (BALCO, Cooperativa de Laboratorios del Área de la Bahía). El informante resultó ser Trevor Graham, ex entrenador de los corredores de velocidad ganadores de marcas mundiales Marion Jones y Tim Montgomery, situación irónica que se comentará más adelante.

La USADA envió la jeringa al doctor Don Catlin y su equipo, en el Laboratorio Analítico Olímpico de la UCLA. Catlin y sus colegas analizaron la pequeña cantidad del fármaco que pudieron tomar de la jeringa. Con base en su estructura química, Catlin le dio el nombre de tetrahidrogestrinona (THG). La THG pertenece a una familia de sustancias químicas conocidas como esteroides anabólicos, fármacos que mejoran el desempeño y cuya composición química se parece al de la hormona sexual masculina, la testosterona. Por lo general, los esteroides anabólicos se pueden detectar en la orina meses después de que la persona deja de usarlos. Sin embargo, la THG no podía detectarse; esto se logró hasta que el equipo de Catlin desarrolló una prueba para ello.

A finales de 2003, la prueba de Catlin encontró THG en muestras de varios atletas campeones de campo y pista. A la lanzadora de martillo Melissa Price, al campeón en lanzamiento de bala Kevin Toth y a las corredoras Regina Jacobs y Michelle Collins se les prohibió competir entre dos y cuatro años. La British Olympic Association (Asociación Olímpica Británica) vetó en forma permanente al corredor de velocidad Dwain Chambers de sus equipos olímpicos, aunque se le permitió regresar a otras competencias después de dos años.

Mientras tanto, el escándalo de BALCO siguió extendiéndose. Trevor Graham y Marion Jones fueron arrestados en 2008 por mentir a los investigadores federales en cuanto a BALCO. Jones y otro corredor de velocidad estadounidense, Antonio Pettigrew, confesaron haber utilizado el fármaco durante las Olimpiadas de 2000 y se les retiraron las medallas. Jones y Pettigrew afectaron a inocentes, pues el Comité Olímpico Internacional pidió a sus compañeros de equipos en carreras de relevos ganadores de medallas de oro que las devolvieran. En las Grandes Ligas de Béisbol, el rey de los cuadrangulares, Barry Bonds, también se vio envuelto en el escándalo de BALCO. Bonds fue juzgado en marzo de 2009 por perjurio y obstrucción de la justicia. Sin embargo, el juicio se pospuso debido a las disputas sobre la admisión de algunas evidencias presentadas por la fiscalía.

¿Por qué los atletas consumen esteroides anabólicos y otras hormonas? ¿Sus efectos son solamente beneficiosos, desde el punto de vista de los atletas? Mientras lees este capítulo, observa cuántos efectos diferentes tiene la misma hormona en todo el cuerpo. ¿Por qué los múltiples efectos de los esteroides anabólicos producen riesgos para la salud?

▲ Oro sin brillo: Marion Jones perdió cinco medallas olímpicas por abuso de esteroides.

De un vistazo

Estudio de caso Esteroides anabólicos: ¿el oro de los tontos?

37.1 ¿Cómo se comunican las células en los animales?

Las hormonas locales se extienden a las células blanco cercanas

El sistema circulatorio transporta a las hormonas endocrinas hacia las células blanco en todo el cuerpo

37.2 ¿Cómo funcionan las hormonas en los animales?

Las hormonas actúan al unirse a los receptores localizados en el exterior o interior de las células blanco

Estudio de caso continuación Esteroides anabólicos: ¿el oro de los tontos?

La liberación de hormonas es regulada por mecanismos de retroalimentación

A menudo las hormonas endocrinas de vertebrados e invertebrados tienen mecanismos de acción similares

37.3 ¿Cuáles son las estructuras y las funciones del sistema endocrino de los mamíferos?

Las hormonas del hipotálamo y la glándula hipófisis regulan muchas funciones en todo el cuerpo

Las glándulas tiroides y paratiroides influyen en el metabolismo y los niveles de calcio

El páncreas tiene funciones digestivas y endocrinas

BioFlix™ Homeostasis: Regulating Blood Sugar (disponible en inglés)

Los órganos sexuales producen tanto gametos como hormonas sexuales

Estudio de caso continuación Esteroides anabólicos: ¿el oro de los tontos?

Guardián de la salud: Más cerca de una cura para la diabetes

Las glándulas adrenales secretan hormonas que regulan el metabolismo y las respuestas al estrés

Guardián de la Tierra: Decepción endocrina

La glándula pineal, el timo, los riñones, el corazón, el tubo digestivo y los adipocitos también producen hormonas

Estudio de caso otro vistazo Esteroides anabólicos: ¿el oro de los tontos?

37.1 ¿CÓMO SE COMUNICAN LAS CÉLULAS EN LOS ANIMALES?

Del mismo modo que los jugadores en un equipo de fútbol, las células individuales del cuerpo de un animal deben comunicarse entre sí con el fin de asegurar el funcionamiento apropiado del conjunto. ¿Los músculos de las piernas sólo deben sostener el cuerpo de pie o deben hacer que las piernas corran? ¿El flujo sanguíneo debe dirigirse a los intestinos para la digestión o a los músculos para el movimiento? Éstas y cientos de decisiones más deben tomarse y comunicarse por todo el cuerpo cada minuto. Los métodos de comunicación entre las células se dividen en cuatro amplias categorías: directa, sináptica, paracrina y endocrina (**Tabla 37-1**).

En la comunicación directa, algunos tejidos —como el músculo cardiaco— tienen uniones comunicantes que vinculan en forma directa el interior de las células adyacentes, permitiendo que los iones y las señales eléctricas fluyan entre ellas (*véase* la figura 5-18a y las páginas 623 a 626). Este tipo de comunicación es muy rápida, pero también tiene un alcance muy corto.

En los otros tres tipos de comunicación, las células "transmisoras" liberan mensajeros químicos a través de sus membranas plasmáticas. Luego, estos mensajeros pasan a las células "receptoras" y alteran su fisiología uniéndose a los **receptores**, proteínas especializadas localizadas ya sea en la superficie o en el interior de las células receptoras. Cuando un mensajero se une a un receptor, la célula receptora responde de la manera determinada por el mensajero, el receptor y el tipo de célula. Estas respuestas pueden ser tan variadas como la contracción de un músculo, la secreción de leche en las mujeres que lactan y el transporte activo de la sal por parte de las células en el riñón.

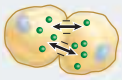
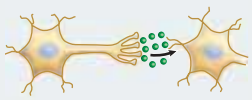
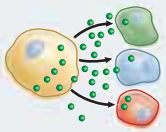
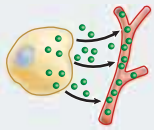
Cada célula tiene docenas de receptores, cada uno capaz de unirse a un mensaje específico y estimular una respuesta en particular. Las células con receptores que se unen a una molécula mensajera y responden a ésta son **células blanco** o **diana** para ese mensajero. Las células que no tienen los receptores correctos no pueden responder al mensajero y no son células blanco. Por tanto, una célula determinada puede ser una célula blanco para algunas moléculas mensajeras pero no para otras, dependiendo de los receptores que tenga.

La comunicación sináptica, paracrina y endocrina difiere en velocidad y distancia. La comunicación sináptica se utiliza en el sistema nervioso. Las señales eléctricas dentro de las células nerviosas envían información a los lugares más lejanos del cuerpo en una fracción de segundo. Luego, la célula nerviosa se comunica con un número reducido de otras células en las uniones conocidas como *sinapsis*. En una sinapsis, una célula nerviosa produce respuestas a partir de una célula blanco mediante la liberación de sustancias químicas conocidas como *neurotransmisores* a través de un espacio diminuto entre el extremo de una célula nerviosa y su blanco. Estas respuestas pueden ser muy breves (como los reflejos) o de larga duración (como el aprendizaje). En el capítulo 38 se estudia con más detalle el sistema nervioso.

Este capítulo se enfocará en la comunicación paracrina y endocrina. En la primera, las células liberan sustancias químicas que se extienden a través del líquido extracelular hasta otras células que se encuentran cerca (en griego, *para* significa "junto"). Por consiguiente, influyen sólo en un pequeño grupo de células, pero lo hacen con rapidez, porque las distancias son muy cortas.

Por otro lado, las hormonas endocrinas se liberan en el torrente sanguíneo, donde potencialmente pueden dar lugar a una respuesta en casi todas las células del cuerpo. Las hormonas endocrinas pueden moverse por todo el cuerpo en el sistema circulatorio en unos cuantos segundos; no con la rapidez con que el sistema nervioso puede enviar mensajes y no lo suficiente para activar el hecho de escapar de un predador, pero sí con bastante rapidez. Las respuestas a las hormonas endocrinas pueden durar desde unos cuantos segundos hasta toda la vida.

Tabla 37-1 Cómo se comunican las células

Comunicación	Mensajeros químicos	Mecanismo de transmisión	Ejemplos
Directa 	Iones, pequeñas moléculas	Movimiento directo a través de las uniones que vinculan el citoplasma de las células adyacentes	Los iones que fluyen entre las células del músculo cardiaco
Sináptica 	Neurotransmisores	Difusión de una neurona a través de un espacio angosto (hendidura sináptica) a una célula que porta los receptores apropiados	Acetilcolina
Paracrina 	Hormonas locales	Difusión por medio del líquido extracelular a las células cercanas o distantes que portan los receptores apropiados	Prostaglandinas
Endocrina 	Hormonas	Transportadas en el torrente sanguíneo hacia las células cercanas o distantes que portan los receptores apropiados	Insulina

Las hormonas locales se extienden a las células blanco cercanas

Muchas células participan en la comunicación paracrina, secretando **hormonas locales** en el líquido extracelular. Las hormonas locales incluyen histamina, liberada como parte de las respuestas alérgicas e inflamatorias, y citocinas, mediante las cuales las células del sistema inmune se comunican entre sí (*véase* el capítulo 36). En general, las hormonas locales sólo tienen acciones de corto alcance, ya sea porque se degradan poco después de su liberación o porque las células cercanas las toman con tal rapidez que no pueden alejarse mucho de las células que las secretan.

Las **prostaglandinas** son ácidos grasos modificados importantes para las hormonas locales secretadas por las células en todo el cuerpo. Las prostaglandinas tienen diversas funciones según el tipo de prostaglandina y la célula blanco. Por ejemplo, durante el nacimiento, las prostaglandinas provocan que el cuello uterino se dilate y ayudan a estimular los músculos del útero para que se contraigan. Las prostaglandinas contribuyen a la inflamación (que ocurre en las articulaciones artríticas) y a las sensaciones de dolor. Los medicamentos como el ácido acetilsalicílico (aspirina), el acetaminofén (Tylenol) y el ibuprofeno proporcionan alivio a estos síntomas al bloquear las enzimas que sintetizan las prostaglandinas.

El sistema circulatorio transporta a las hormonas endocrinas hacia las células blanco en el cuerpo

Las **hormonas endocrinas** son moléculas mensajeras producidas por las **glándulas endocrinas**. Una glándula endocrina puede ser un racimo de células bien definido cuya función principal es la secreción de hormonas, como en el caso de las glándulas tiroides e hipófisis. De manera alterna, una glándula endocrina puede estar conformada de racimos de células, o incluso de células individuales dispersas, integradas en órganos que tienen varias funciones, como el páncreas, el estómago, los ovarios o los testículos. En todos los casos, las células secretoras de una glándula endocrina se encuentran integradas a una red de capilares. Las células secretan sus hormonas en el líquido extracelular que rodea los capilares. Las hormonas se difunden en los capilares y se transportan a todo el cuerpo por el torrente sanguíneo (FIGURA 37-1).

Una hormona en el torrente sanguíneo llega a casi todas las células del cuerpo, pero sólo pueden responder aquellas con receptores capaces de unirse a esa hormona específica. La hormona **oxitocina**, por ejemplo, estimula la contracción de los músculos del útero durante el nacimiento, porque estas células musculares tienen receptores que se unen a la oxitocina. Sin embargo, la oxitocina no hace que la mayor parte de los otros músculos del cuerpo se contraigan porque sus células no tienen los receptores que se requieren. Por tanto, las células uterinas de una mujer contienen células blanco para la oxitocina, mientras que los bíceps no las tienen.

Los cambios inducidos por las hormonas pueden ser prolongados e irreversibles, como en el inicio de la pubertad o en la transformación de una oruga en mariposa. Comúnmente, los cambios son temporales y reversibles, y ayudan a regular los sistemas fisiológicos del cuerpo de los animales en un periodo de segundos a horas.

37.2 ¿CÓMO FUNCIONAN LAS HORMONAS EN LOS ANIMALES?

Las moléculas utilizadas para las hormonas endocrinas de los vertebrados a menudo son evolutivamente ancestrales. La insulina, por ejemplo, se encuentra no sólo en los vertebrados sino también en protistas, hongos y bacterias, aunque se desconoce la función de la insulina en la mayoría de estos organismos. Se han encontrado hormonas tiroideas en invertebrados como gusanos, insectos y moluscos, que no tienen glándula tiroides. Con frecuencia, en los pocos casos en que se sabe cómo funcionan las hormonas en las células de los invertebrados se debe a que los mecanismos son similares a los de los seres humanos y otros vertebrados.

▶ **FIGURA 37-1 Liberación, distribución y recepción de hormonas**

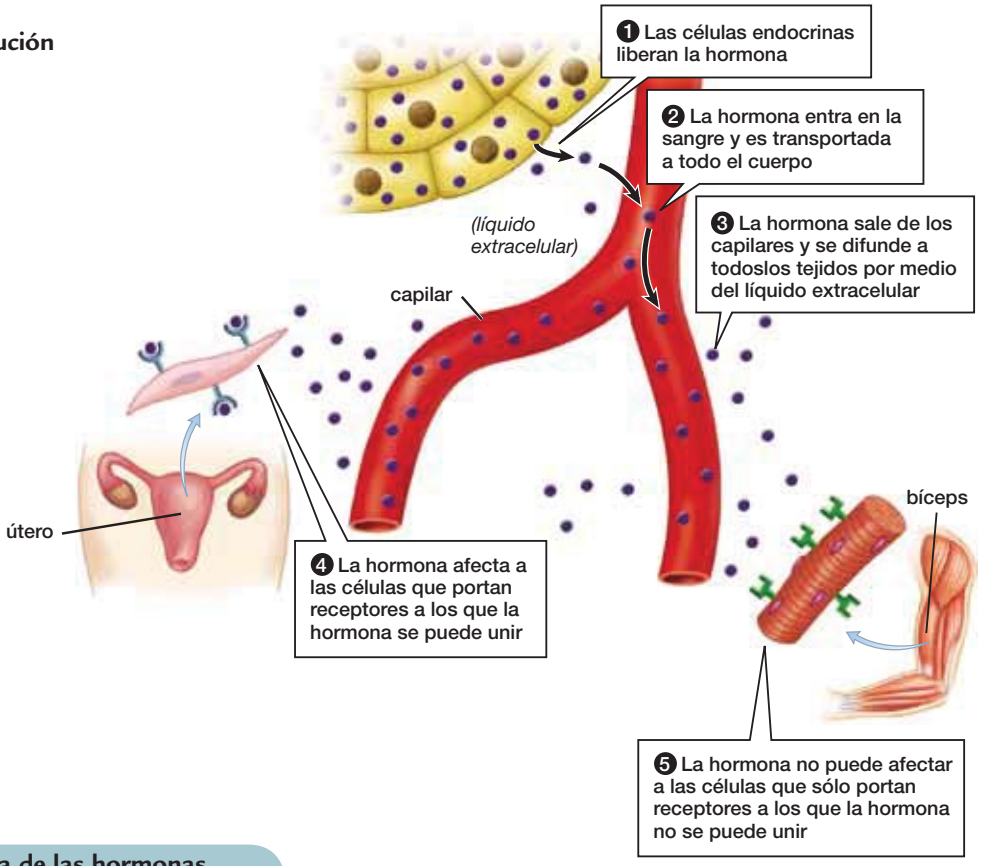

1 Las células endocrinas liberan la hormona
2 La hormona entra en la sangre y es transportada a todo el cuerpo
3 La hormona sale de los capilares y se difunde a todoslos tejidos por medio del líquido extracelular
(líquido extracelular)
capilar
útero
bíceps
4 La hormona afecta a las células que portan receptores a los que la hormona se puede unir
5 La hormona no puede afectar a las células que sólo portan receptores a los que la hormona no se puede unir

Tabla 37-2 La diversidad química de las hormonas de los vertebrados

Tipo de sustancia química	Ejemplos
Péptidos y proteínas (sintetizados a partir de múltiples aminoácidos)	**oxitocina**: Tyr, Cys, Ile, S–S, Gly, Leu, Pro, Cys, Cys, Tyr
Derivados de aminoácidos (sintetizados a partir de uno o dos aminoácidos)	**norepinefrina**: HO, HO, CH–CH$_2$–NH–CH$_3$, OH **tiroxina**: I, I, H, O, CH$_2$–CH–COOH, NH$_2$, I, I
Esteroides (sintetizados a partir del colesterol)	**testosterona**: OH, CH$_3$, CH$_3$, O **estrógeno**: OH, CH$_3$, HO

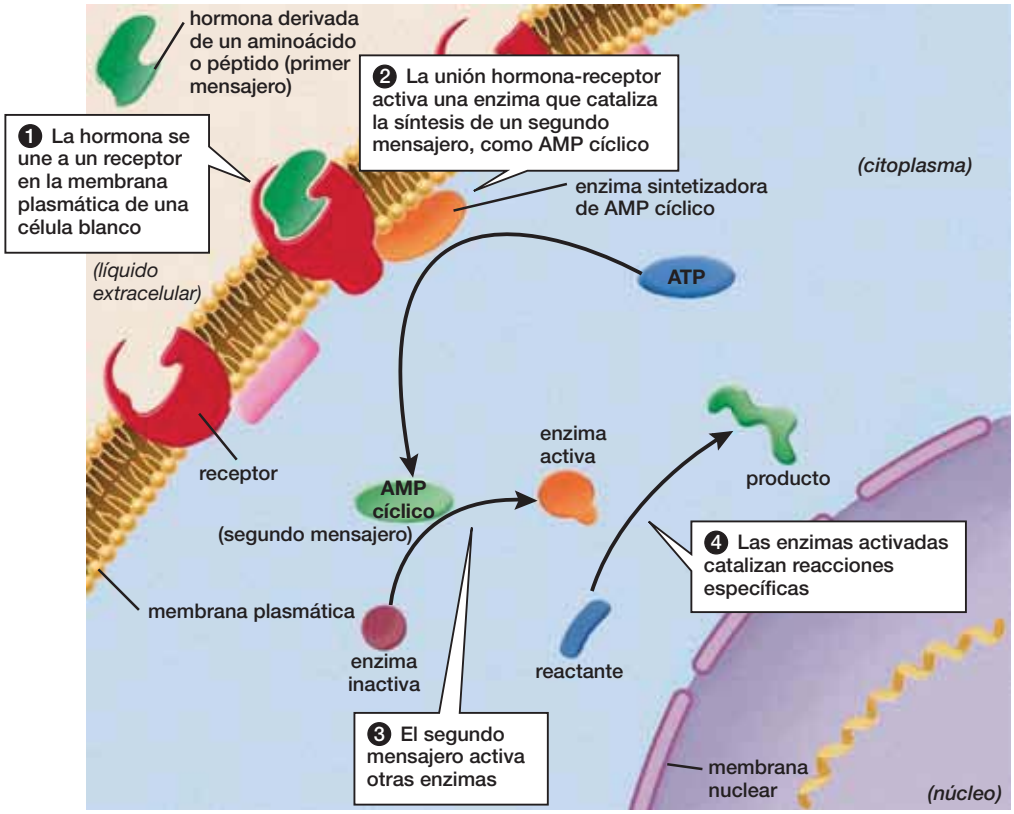
Hay tres clases de hormonas endocrinas en los vertebrados (Tabla 37-2): **hormonas peptídicas**, que son cadenas de aminoácidos; **hormonas derivadas de aminoácidos**, compuestas por uno o dos aminoácidos modificados, y **hormonas esteroides**, sintetizadas del colesterol.

Las hormonas actúan al unirse a los receptores localizados en el exterior o interior de las células blanco

Los receptores para las hormonas se encuentran en dos ubicaciones generales en las células blanco: en la membrana plasmática o dentro de la célula en el citoplasma o el núcleo.

Las hormonas peptídicas y las hormonas derivadas de los aminoácidos casi siempre se unen a los receptores en la superficie de las células blanco

Las hormonas peptídicas y las hormonas derivadas de los aminoácidos son solubles en agua, mas no en los lípidos. Por tanto, estas hormonas no pueden difundirse a través de la bicapa fosfolipídica de la membrana plasmática. La mayoría de estas hormonas se unen a los receptores en la superficie de la membrana plasmática de la célula blanco (FIGURA 37-2 ❶). La unión de la hormona y el receptor activa una enzima que sintetiza una molécula, conocida como **segundo mensajero**, dentro de la célula (FIGURA 37-2 ❷). Un segundo mensajero común es el **adenosín monofosfato cíclico** (**AMP cíclico** o **AMPC**), un nucleótido que regula muchas actividades celulares. El segundo mensajero transfiere la señal del primer mensajero (la hormona) a otras moléculas dentro de la célula, activando a menudo enzimas intracelulares específicas (FIGURA 37-2 ❸), que después inician una cadena de reacciones bioquímicas (FIGURA 37-2 ❹).


hormona derivada de un aminoácido o péptido (primer mensajero)
1 La hormona se une a un receptor en la membrana plasmática de una célula blanco
2 La unión hormona-receptor activa una enzima que cataliza la síntesis de un segundo mensajero, como AMP cíclico
(citoplasma)
enzima sintetizadora de AMP cíclico
(líquido extracelular)
ATP
receptor
AMP cíclico
(segundo mensajero)
enzima activa
producto
4 Las enzimas activadas catalizan reacciones específicas
membrana plasmática
enzima inactiva
reactante
3 El segundo mensajero activa otras enzimas
membrana nuclear
(núcleo)

▲ **FIGURA 37-2 Acciones de las hormonas derivadas de aminoácidos y péptidos en las células blanco** Por lo general, las hormonas peptídicas y las derivadas de aminoácidos estimulan las células blanco al unirse a los receptores en la membrana plasmática, lo que provoca que la célula sintetice una segunda molécula mensajera que inicia una cascada de reacciones bioquímicas intracelulares.

Las reacciones varían dependiendo de la hormona, el segundo mensajero y la célula blanco. Por ejemplo, la epinefrina (también llamada adrenalina) estimula la síntesis del AMP cíclico tanto en las células del músculo cardiaco como en las del hígado. Sin embargo, el aumento en el AMP cíclico actúa de manera diferente en ambos tipos de células. El AMP cíclico provoca que las células del músculo cardiaco se contraigan con más fuerza, mientras que en las células hepáticas activa las enzimas que degradan el glucógeno (un polisacárido similar al almidón) en glucosa. Las células hepáticas responden también a la insulina, pero a través de diferentes receptores y reacciones intracelulares. La insulina activa las enzimas y estimula la transcripción de genes, dando lugar a la eliminación de la glucosa de la sangre y la conversión de ésta en glucógeno.

Las hormonas que se unen a los receptores en la superficie de la célula blanco pueden ejercer efectos rápidos pero de corta duración (casi siempre cuando activan a las enzimas), o efectos más lentos pero más prolongados (usualmente cuando afectan la transcripción de genes).

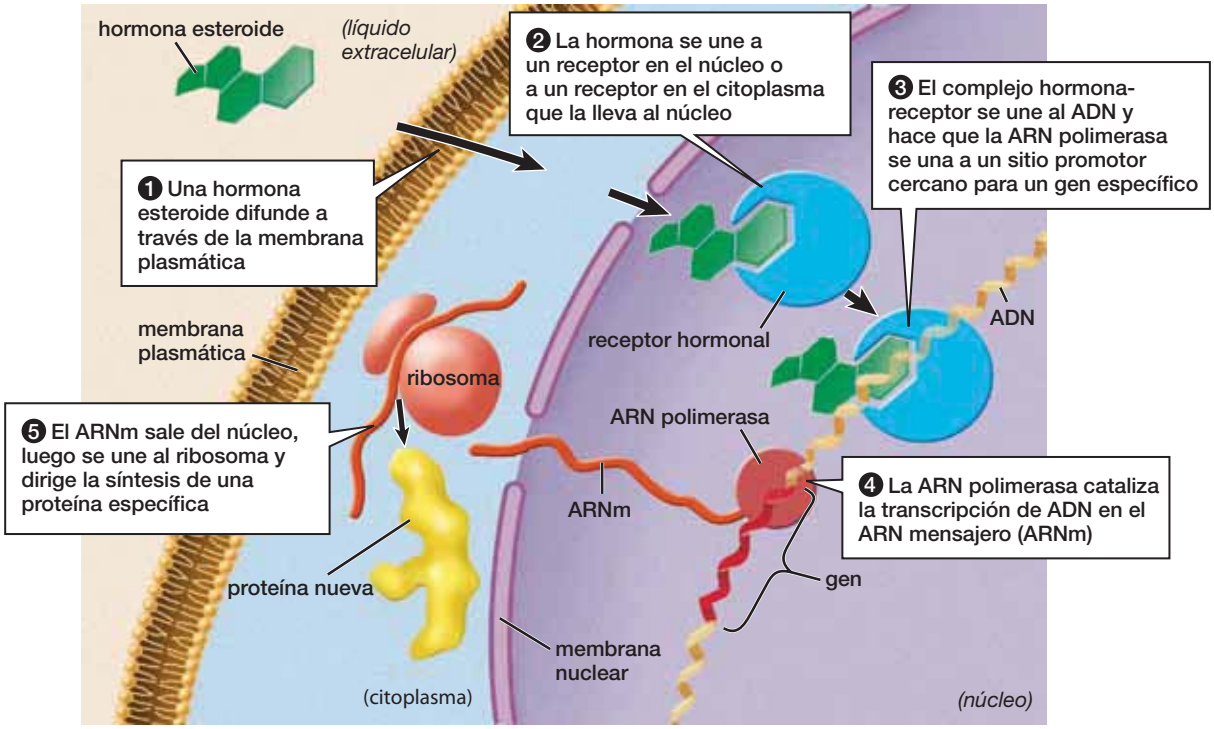
Las hormonas esteroides suelen unir a los receptores dentro de las células blanco

Las hormonas esteroides son solubles en los lípidos. Aunque en ocasiones se unen a los receptores en la superficie de la célula blanco, la mayor parte de la acción de las hormonas esteroides empieza con la difusión hormonal a través de la membrana plasmática (FIGURA 37-3 ❶). Una vez en el interior, estas hormonas se unen a los receptores dentro de las células blanco (FIGURA 37-3 ❷). Los receptores se encuentran en el núcleo o se mueven hacia éste luego de la unión hormonal. Después, el complejo hormona-receptor se une al ADN en la región promotora de genes específicos (FIGURA 37-3 ❸) y estimula la transcripción del ARN (FIGURA 37-3 ❹). El ARNm viaja al citoplasma y dirige la síntesis de las proteínas (FIGURA 37-3 ❺). Por ejemplo, en las gallinas, el estrógeno de una hormona esteroide estimula la transcripción del gen de albúmina, provocando la síntesis de la albúmina (proteína en la clara de huevo), que se encuentra en el huevo como suministro de alimento para el pollo en desarrollo.

Estudio de caso continuación

Esteroides anabólicos: ¿el oro de los tontos?

Los esteroides anabólicos y la testosterona se unen a los mismos receptores intracelulares. Sin embargo, muchos esteroides anabólicos activan estos receptores en concentraciones más bajas que la testosterona. Además, si inyectas testosterona en tu cuerpo, ésta se metaboliza por completo en unas cuantas horas, mientras que algunos esteroides anabólicos permanecen en tu sistema durante semanas. Por tanto, la fuerza y la duración de la acción hormona-receptor en las células blanco puede ser mucho mayor para los esteroides anabólicos que para la testosterona natural.


hormona esteroide
(líquido extracelular)
❷ La hormona se une a un receptor en el núcleo o a un receptor en el citoplasma que la lleva al núcleo
❸ El complejo hormona-receptor se une al ADN y hace que la ARN polimerasa se una a un sitio promotor cercano para un gen específico
❶ Una hormona esteroide difunde a través de la membrana plasmática
membrana plasmática
ribosoma
receptor hormonal
ADN
ARN polimerasa
❺ El ARNm sale del núcleo, luego se une al ribosoma y dirige la síntesis de una proteína específica
ARNm
❹ La ARN polimerasa cataliza la transcripción de ADN en el ARN mensajero (ARNm)
proteína nueva
gen
membrana nuclear
(citoplasma)
(núcleo)

▲ **FIGURA 37-3 Acción de las hormonas esteroides sobre las células blanco** A menudo, las hormonas esteroides estimulan las células blanco al unirse a los receptores intracelulares, lo que crea un complejo hormona-receptor que activa la transcripción de genes y, con el tiempo, da como resultado la síntesis de proteínas específicas nuevas o en mayor cantidad.

Aunque no es esteroide, la hormona tiroidea también actúa de modo intracelular. En lugar de limitarse a difundirse a través de la membrana plasmática, la hormona tiroidea se transporta de manera activa a muchos tipos de células. Una vez dentro de la célula, esta hormona se une a receptores intracelulares y activa la transcripción de genes específicos.

Las hormonas que se unen a receptores intracelulares pueden tardar varios minutos e incluso días en ejercer todos sus efectos.

La liberación de hormonas es regulada por mecanismos de retroalimentación

La liberación de la mayoría de las hormonas se controla mediante retroalimentación negativa. Como recuerdas del capítulo 31, la **retroalimentación negativa** es una respuesta a un cambio que tiende a contrarrestar éste y a restaurar el sistema a su condición original. Por ejemplo, supongamos que corriste varios kilómetros en un día soleado y cálido y que perdiste casi un litro de agua a través de la transpiración. En respuesta a la pérdida de agua del torrente sanguíneo, la glándula hipófisis libera una hormona antidiurética (ADH), que hace que los riñones reabsorban agua y produzcan orina muy concentrada (*véanse* las páginas 683 a 686 y la sección 37.3). No obstante, si llegas a casa y bebes casi dos litros de agua, reemplazarás más agua de la que perdiste al sudar. Si tu cuerpo retuviera esta agua adicional, tu presión sanguínea podría elevarse y dañar tu corazón. No obstante, la retroalimentación negativa actúa para restablecer la condición original asegurando que la secreción de ADH termine cuando el contenido de agua de tu sangre regrese a la normalidad, conforme tus riñones eliminen el exceso de agua. Busca otros ejemplos de retroalimentación negativa a lo largo de este capítulo.

En algunos casos, la liberación hormonal se controla de manera temporal por **retroalimentación positiva**, en la cual la respuesta a un cambio aporta una mejoría a este mismo. Por ejemplo, las contracciones del útero al inicio del parto empujan la cabeza del bebé contra el cuello (el aro de tejido conectivo entre el útero y la vagina), lo que provoca que éste se dilate. La dilatación del cuello envía señales nerviosas al cerebro de la madre, lo que a su vez provoca la liberación de oxitocina. La oxitocina estimula las contracciones continuas de los músculos uterinos, empujando al bebé con mayor fuerza contra el cuello, que se dilata todavía más, y provoca la liberación de mayor cantidad de oxitocina. Sin embargo, la retroalimentación positiva no puede continuar en forma indefinida. En el parto, la retroalimentación positiva entre la liberación de oxitocina y las contracciones uterinas termina al nacer el infante. Tras el parto, el cuello ya no se dilata, de modo que se detiene la liberación de oxitocina.

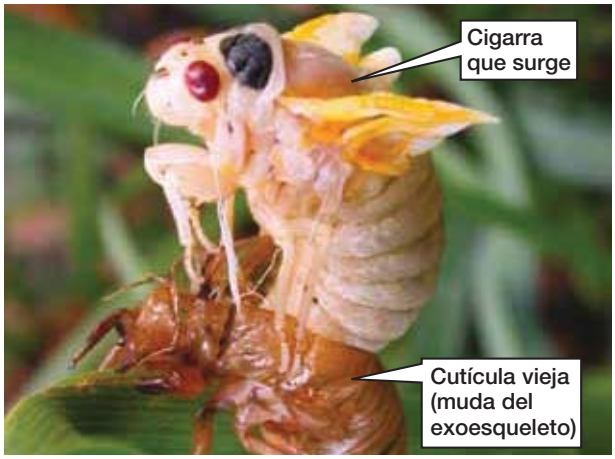
A menudo las hormonas endocrinas de vertebrados e invertebrados tienen mecanismos de acción similares

Los invertebrados tienen hormonas peptídicas y hormonas esteroides, así como algunas que pertenecen a clases químicas totalmente diferentes. En muchos casos, las hormonas de los invertebrados desencadenan mecanismos de señal similares a los utilizados por los vertebrados.

La muda de los insectos se controla por una hormona esteroide

Los insectos cuentan con el soporte de un esqueleto externo compuesto por una cutícula rígida que deben mudar en forma perió-

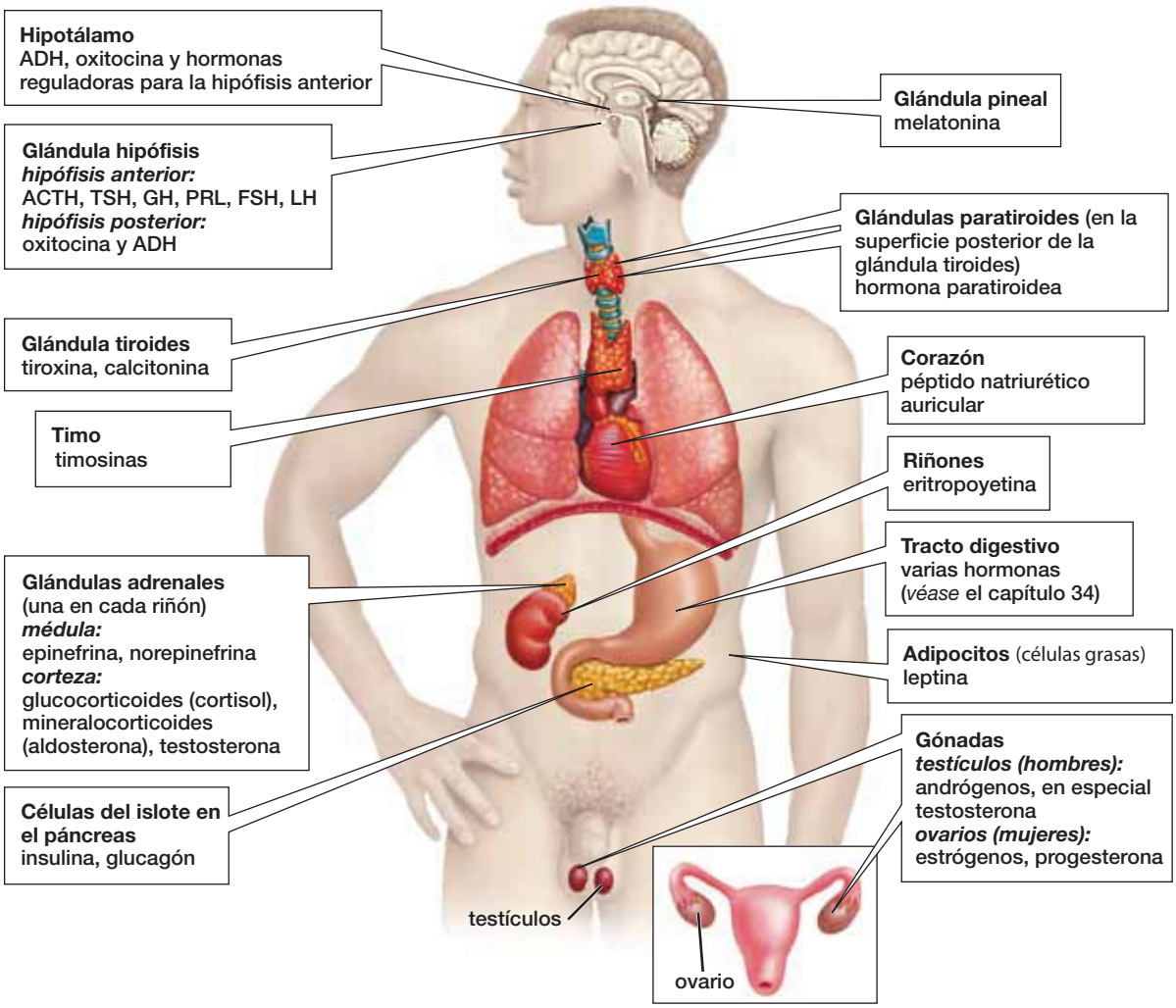
dica para poder crecer. La muda se controla mediante la hormona esteroide **ecdisona** u hormona de la muda. Conforme la cutícula vieja se aprieta, las células sensoriales estimulan la liberación de otra hormona que provoca la secreción de ecdisona. Al igual que muchas hormonas esteroides de los vertebrados, la ecdisona actúa sobre los receptores localizados dentro del núcleo y afecta la transcripción de genes, lo cual inicia un proceso complejo en el que las células epiteliales se separan de la vieja cutícula y secretan una nueva cutícula suave debajo de ésta. Luego, el insecto expande su cuerpo y se llena de aire. Esto abre la cutícula vieja y estira la nueva para ajustarse al crecimiento futuro. Cuando el insecto emerge, deja atrás una cutícula con su forma (exuvia) (FIGURA 37-4). Los investigadores han aprovechado el conocimiento de este proceso para desarrollar pesticidas que se unen a los receptores de ecdisona, los estimulan y provocan que las larvas de insectos muden de manera prematura y mueran.



▲ FIGURA 37-4 **Muda de los insectos** Una cigarra surge del exoesqueleto que desechó.

37.3 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS Y LAS FUNCIONES DEL SISTEMA ENDOCRINO DE LOS MAMÍFEROS?

El **sistema endocrino** de los mamíferos consiste en hormonas endocrinas y las glándulas que las producen. En las secciones siguientes se abordan específicamente las funciones de las principales glándulas y órganos endocrinos: el complejo hipotálamo-hipófisis, la glándula tiroides, el páncreas, los órganos sexuales y las glándulas adrenales. Éstos y otros órganos secretores de hormonas se presentan en la FIGURA 37-5 y en la Tabla 37-3.



▲ FIGURA 37-5 **Las principales glándulas endocrinas en los mamíferos y sus hormonas**

Tabla 37-3 Principales glándulas endocrinas y hormonas en los mamíferos

Glándula endocrina	Hormona	Tipo de sustancia química	Función principal
Hipotálamo (a la hipófisis anterior)	Liberación e inhibición de hormonas (por lo menos siete)	Péptidos	Las hormonas secretadas estimulan la liberación de hormonas de la hipófisis anterior; la inhibición de las hormonas inhibe la liberación de hormonas de la hipófisis anterior
Hipófisis anterior	Hormona folículo estimulante (FSH)	Péptido	Mujeres: estimula el crecimiento de folículos en el ovario, la secreción de estrógeno y quizá la ovulación Hombres: estimula el desarrollo de espermatozoides
	Hormona luteinizante (LH)	Péptido	Mujeres: estimula la ovulación, el crecimiento del cuerpo lúteo y la secreción de estrógeno y progesterona Hombres: estimula la secreción de testosterona
	Hormona estimulante de la tiroides (TSH)	Péptido	Estimula la tiroides para que libere tiroxina
	Hormona adrenocorticotrópica (ACTH)	Péptido	Estimula la corteza adrenal para liberar hormonas, en especial glucocorticoides como cortisol
	Prolactina (PRL)	Péptido	Estimula la síntesis de la leche en las glándulas mamarias y la secreción de la misma
	Hormona del crecimiento (GH)	Péptido	Estimula el crecimiento, la síntesis de proteínas y el metabolismo de las grasas; inhibe el metabolismo de los carbohidratos
Hipotálamo (vía hipófisis posterior)	Hormona antidiurética (ADH)	Péptido	Promueve la reabsorción de agua de los riñones; comprime las arteriolas
	Oxitocina	Péptido	Mujeres: estimula la contracción de los músculos uterinos durante el parto, la secreción de leche y las conductas maternales Hombres: puede facilitar la eyaculación de esperma
Tiroides	Tiroxina	Derivada de aminoácidos	Aumenta el ritmo metabólico de la mayoría de las células del cuerpo; aumenta la temperatura corporal; regula el crecimiento y el desarrollo
	Calcitonina	Péptido	Inhibe la liberación de calcio de los huesos; reduce la concentración de calcio en la sangre
Paratiroides	Hormona paratiroidea	Péptido	Aumenta el calcio en la sangre al estimular la liberación de calcio de los huesos, la absorción por los intestinos y la reabsorción por los riñones
Páncreas	Insulina	Péptido	Reduce los niveles de glucosa en la sangre al aumentar el consumo de glucosa en las células y convertir la glucosa en glucógeno, sobre todo en el hígado; regula el metabolismo de las grasas
	Glucagón	Péptido	Convierte el glucógeno en glucosa, lo que eleva los niveles de glucosa en la sangre
Testículos[1]	Testosterona	Esteroide	Estimula el desarrollo de los órganos genitales y los caracteres sexuales secundarios en los hombres; estimula el desarrollo de espermatozoides
Ovarios[1]	Estrógeno	Esteroide	Provoca el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios en las mujeres y la maduración de óvulos; promueve el desarrollo del recubrimiento uterino
	Progesterona	Esteroide	Estimula el desarrollo del recubrimiento uterino y la formación de la placenta
Corteza adrenal	Glucocorticoides (cortisol)	Esteroide	Aumenta el azúcar en la sangre; regula el metabolismo de los carbohidratos y las grasas; tiene efectos antiinflamatorios
Médula adrenal	Epinefrina (adrenalina) y norepinefrina (noradrenalina)	Derivada de aminoácidos	Aumenta los niveles de glucosa y de ácidos grasos en la sangre; incrementa la tasa metabólica; aumenta la velocidad y la fuerza de las contracciones del corazón; comprime los vasos sanguíneos
	Mineralocorticoides (aldosterona)	Esteroide	Aumenta la reabsorción de la sal en el riñón
	Testosterona	Esteroide	Provoca la masculinización de los rasgos corporales y el crecimiento
Otras fuentes de hormonas			
Glándula pineal	Melatonina	Derivada de aminoácidos	Regula los ciclos reproductivos temporales y los ciclos de sueño-vigilia; puede regular el inicio de la pubertad
Timo	Timosina	Péptido	Estimula la maduración de las células T del sistema inmune
Riñón	Eritropoyetina	Péptido	Estimula la síntesis de glóbulos rojos en la médula ósea
	Renina	Péptido	Actúa sobre las proteínas de la sangre para producir una hormona (angiotensina) que regula la presión sanguínea
Tracto digestivo[2]	Secretina, gastrina, colecistoquinina y otras	Péptidos	Controla la secreción de moco, enzimas y sales en el tubo digestivo; regula la peristalsis
Corazón	Péptido natriurético auricular (ANP)	Péptido	Aumenta la excreción de sal y agua por parte de los riñones; baja la presión sanguínea
Adipocitos (células grasas)	Leptina	Péptido	Regula el apetito; estimula la función inmune; promueve el crecimiento de los vasos sanguíneos; se requiere para el inicio de la pubertad

[1] *Véanse* los capítulos 41 y 42.

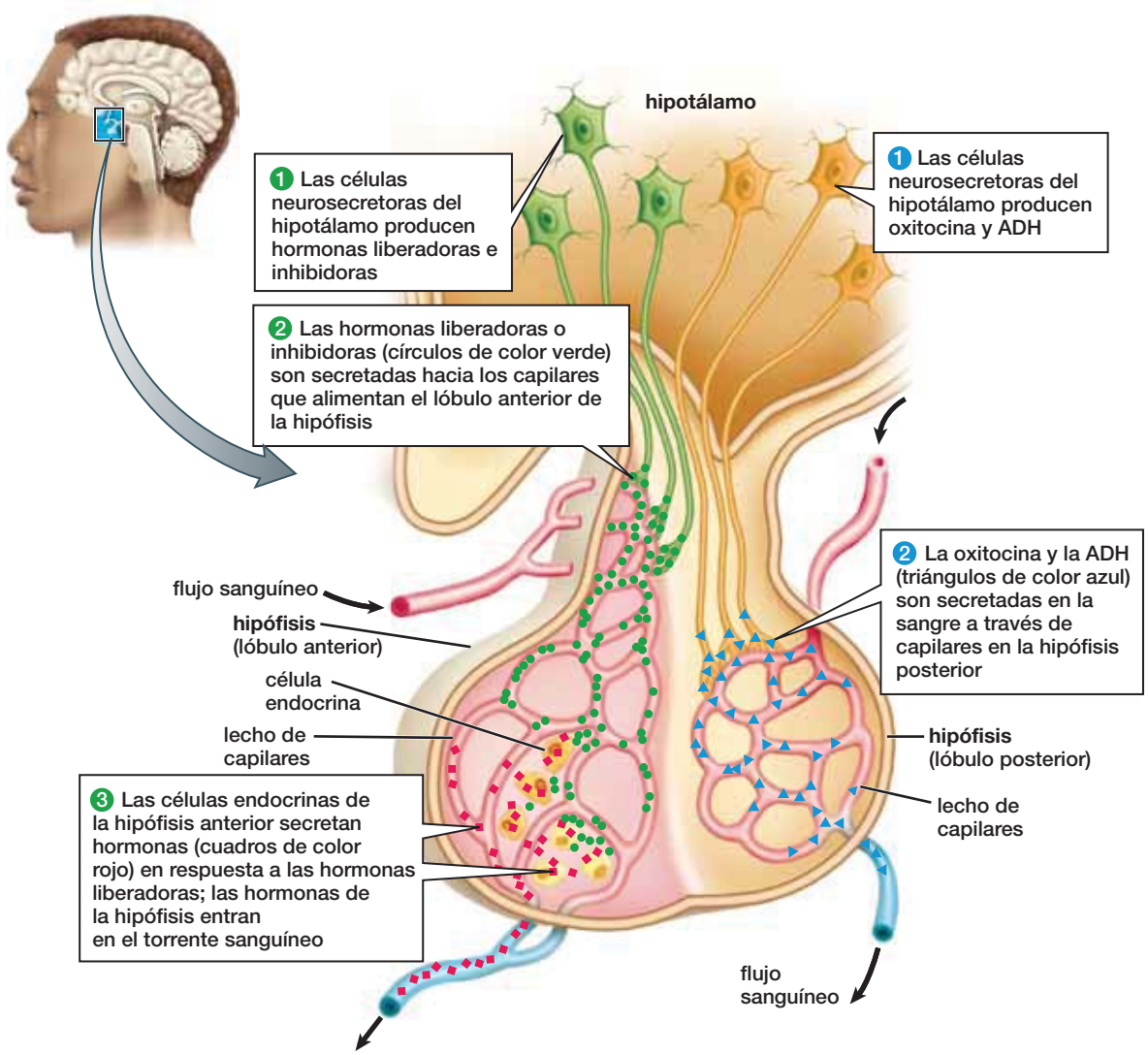
[2] *Véase* el capítulo 34.

Las hormonas del hipotálamo y la glándula hipófisis regulan muchas funciones en todo el cuerpo

El hipotálamo y la glándula hipófisis coordinan la acción de diversos sistemas hormonales clave. El **hipotálamo** es una parte del cerebro que contiene racimos de células nerviosas especializadas llamadas células neurosecretoras. Las **células neurosecretoras** sintetizan las hormonas peptídicas, las almacenan y las liberan al estimularlas. La **glándula hipófisis** es del tamaño de un chícharo que conecta al hipotálamo mediante un tallo; consta de dos partes diferentes: la **hipófisis anterior** y la **hipófisis posterior** (FIGURA 37-6). La hipófisis anterior es la verdadera glándula endocrina, compuesta por varios tipos de células secretoras de hormonas envueltas en una red de capilares. En cambio, la hipófisis posterior está conformada principalmente de un lecho de capilares y de las terminaciones de las células neurosecretoras cuyos cuerpos celulares están en el hipotálamo. Este último controla la liberación de hormonas de ambas partes de la hipófisis.

Las hormonas hipotalámicas controlan la liberación de hormonas en la hipófisis anterior

Las células neurosecretoras del hipotálamo producen al menos siete hormonas que regulan la liberación de hormonas de la hipófisis anterior (FIGURA 37-6 paso verde ❶). Estas hormonas hipotalámicas se conocen como **hormonas liberadoras** u **hormonas inhibidoras**, dependiendo de si estimulan o inhiben, respectivamente, la liberación de una hormona hipofisaria en particular. Las hormonas liberadoras e inhibidoras se secretan en un lecho de capilares en el tallo que conecta al hipotálamo con la hipófisis, y viajan una distancia corta a través de vasos sanguíneos hasta un segundo lecho de capilares que rodea a las células endocrinas de la hipófisis anterior (FIGURA 37-6 paso verde ❷). Ahí, se extienden hacia fuera de los capilares y se unen a los receptores en la superficie de las células endocrinas de la hipófisis. Algunas de estas hormonas hipotalámicas, como la hormona del crecimiento, estimulan la liberación de hormonas hipofisarias (FIGURA 37-6 paso verde ❸), mientras que otras la inhiben.


hipotálamo
1 Las células neurosecretoras del hipotálamo producen hormonas liberadoras e inhibidoras
1 Las células neurosecretoras del hipotálamo producen oxitocina y ADH
2 Las hormonas liberadoras o inhibidoras (círculos de color verde) son secretadas hacia los capilares que alimentan el lóbulo anterior de la hipófisis
2 La oxitocina y la ADH (triángulos de color azul) son secretadas en la sangre a través de capilares en la hipófisis posterior
flujo sanguíneo
hipófisis (lóbulo anterior)
célula endocrina
lecho de capilares
hipófisis (lóbulo posterior)
lecho de capilares
3 Las células endocrinas de la hipófisis anterior secretan hormonas (cuadros de color rojo) en respuesta a las hormonas liberadoras; las hormonas de la hipófisis entran en el torrente sanguíneo
flujo sanguíneo

▲ FIGURA 37-6 **El eje hipotálamo-hipófisis** El lado izquierdo del diagrama (números en círculos verdes) muestra la relación entre el hipotálamo y la hipófisis anterior, y el lado derecho (números en círculos azules) muestra la relación entre el hipotálamo y la hipófisis posterior. Las hormonas liberadoras aparecen como círculos verdes, las hormonas de la hipófisis anterior como cuadros rojos, y las hormonas del hipotálamo y la hipófisis posterior como triángulos azules.

La hipófisis anterior produce y libera varias hormonas

La hipófisis anterior produce varias hormonas peptídicas. Cuatro de éstas regulan la producción de hormonas en otras glándulas endocrinas. La **hormona folículo estimulante (FSH)** y la **hormona luteinizante (LH)** estimulan la producción de espermatozoides y testosterona en los hombres, y de óvulos, estrógeno y progesterona en las mujeres. En el capítulo 41 se estudian las funciones de la FSH y la LH. La **hormona estimulante de la tiroides (TSH)** estimula a la glándula tiroides para liberar sus hormonas, y la **hormona adrenocorticotrópica** (**ACTH**; "hormona que estimula la corteza adrenal") provoca la liberación de la hormona cortisol de la corteza adrenal. Los efectos de la tiroides y las hormonas de la corteza suprarrenal se analizan más adelante en este capítulo.

El resto de las hormonas de la hipófisis anterior no actúan sobre otras glándulas endocrinas. La **prolactina**, en combinación con otras hormonas, estimula el desarrollo de glándulas mamarias productoras de leche en los senos durante el embarazo. La **hormona del crecimiento** actúa sobre casi todas las células del cuerpo que incrementan la síntesis proteínica, promueven el uso de grasas para la energía y regulan el metabolismo de los carbohidratos. Durante la niñez, la hormona del crecimiento estimula el crecimiento de los huesos, lo que influye en la estatura final del adulto. Gran parte de la variación normal en la estatura de los seres humanos se debe a diferencias en la secreción de la hormona del crecimiento en la hipófisis anterior. Una insuficiencia de la hormona de crecimiento —o receptores defectuosos para ella— provoca algunos casos de enanismo, y el exceso puede causar gigantismo (FIGURA 37-7).

Un avance importante en el tratamiento del enanismo hipofisario ocurrió en 1981, cuando biólogos moleculares insertaron con éxito un gen para el crecimiento humano en bacterias, las cuales produjeron grandes cantidades de la hormona. Anteriormente, la principal fuente comercial de la hormona del crecimiento eran cadáveres humanos, de los cuales se extraían cantidades diminutas a un costo muy elevado. Gracias a la nueva fuente más económica, niños con glándulas hipofisarias poco activas, quienes antes habrían sido demasiado bajitos, pueden lograr una estatura normal.

La hipófisis posterior libera hormonas sintetizadas por células en el hipotálamo

El hipotálamo contiene dos tipos de células neurosecretoras que producen fibras delgadas, llamadas axones, en la hipófisis posterior (FIGURA 37-6 paso azul ❶). Estos axones terminan en un lecho de capilares donde liberan hormonas que después se transportan en el torrente sanguíneo al resto del cuerpo (FIGURA 37-6 paso azul ❷). Estas células neurosecretoras sintetizan y liberan: la hormona antidiurética (ADH) y la oxitocina.

La **hormona antidiurética** (**ADH**; literalmente, "una hormona que reduce la necesidad de orinar") ayuda a prevenir la deshidratación. Como aprendiste en el capítulo 35, la ADH aumenta la permeabilidad al agua de los conductos colectores de las nefronas en el riñón, provocando la reabsorción de mayor cantidad de agua de la orina y su regreso al torrente sanguíneo (*véanse* las páginas 683-686). De manera interesante, el alcohol inhibe la liberación de la ADH y aumenta la cantidad de orina. Por tanto, la gente que consume bebidas con alto contenido de alcohol puede perder más agua de la que consume y deshidratarse. De hecho, la deshidratación contribuye al dolor de cabeza y las sensaciones desagradables conocidas como resaca.

▲ **FIGURA 37-7 Cuando la hipófisis anterior funciona mal** El funcionamiento inadecuado de la hipófisis anterior puede producir demasiada o muy poca hormona del crecimiento. La producción muy baja da lugar a enanismo y la producción excesiva provoca gigantismo.

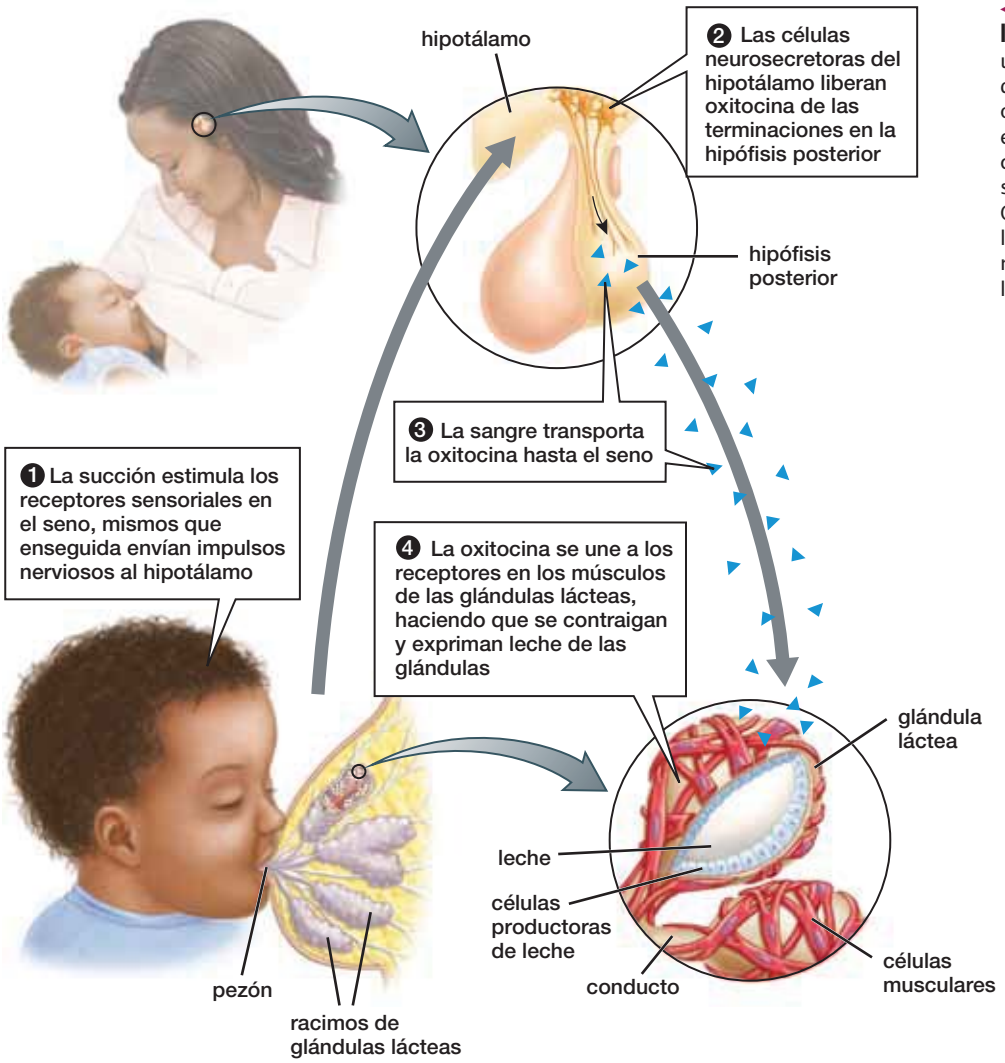
PREGUNTA ¿Por qué es más fácil de tratar el enanismo que el gigantismo?

Como se describió antes, la oxitocina provoca las contracciones de los músculos del útero durante el nacimiento. Asimismo, dispara el "reflejo de bajada de la leche" en las madres que lactan, haciendo que el tejido muscular dentro de las glándulas mamarias de los senos se contraiga en respuesta a la estimulación del infante que succiona. Esta contracción hace que la leche salga de las glándulas lácteas, que tienen forma de bolsas, hacia los pezones (FIGURA 37-8).

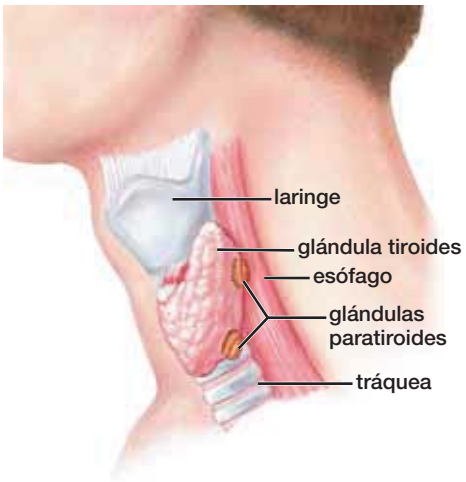
La oxitocina actúa también directamente en el cerebro, lo que provoca efectos conductuales. En las ratas, por ejemplo, la inyección de oxitocina en el cerebro hace que las hembras vírgenes muestren comportamientos maternales, como la construcción de un nido, lamer las crías de otras ratas y recuperar las crías extraviadas. La inyección de oxitocina en el cerebro de ovejas hembras vírgenes provoca comportamientos maternales similares. En los seres humanos (tanto hombres como mujeres), la oxitocina puede desempeñar un papel importante en las emociones, incluidas la confianza y el amor romántico y materno (*véase* el Estudio de caso: "¿Cómo te amo?", en el capítulo 38).

Las glándulas tiroides y paratiroides influyen en el metabolismo y los niveles de calcio

Situada en la parte frontal del cuello, justo debajo de la laringe, la **glándula tiroides** (FIGURA 37-9) produce dos hormonas: tiroxina y calcitonina. La **glándula paratiroides** consiste en dos pares de discos pequeños de células endocrinas: un par a cada lado de la parte posterior de la glándula tiroides. Estas células liberan la hormona paratiroidea.


hipotálamo
❷ Las células neurosecretoras del hipotálamo liberan oxitocina de las terminaciones en la hipófisis posterior
hipófisis posterior
❸ La sangre transporta la oxitocina hasta el seno
❶ La succión estimula los receptores sensoriales en el seno, mismos que enseguida envían impulsos nerviosos al hipotálamo
❹ La oxitocina se une a los receptores en los músculos de las glándulas lácteas, haciendo que se contraigan y expriman leche de las glándulas
glándula láctea
leche
células productoras de leche
conducto
células musculares
pezón
racimos de glándulas lácteas

◀ **FIGURA 37-8 Las hormonas y la lactancia** La retroalimentación entre un infante y su madre regula el control de la bajada de la leche mediante la oxitocina durante la lactancia. El ciclo empieza con la succión del infante y continúa hasta que éste se encuentra satisfecho y deja de succionar. Cuando ya no se estimula el pezón, la liberación de oxitocina se detiene, los músculos se relajan y cesa el flujo de leche.



▲ **FIGURA 37-9 Las glándulas tiroides y paratiroides** La glándula tiroides cubre la parte frontal de la laringe en el cuello. Las diminutas glándulas paratiroides se encuentran en la parte posterior de la tiroides.

La tiroxina influye en el metabolismo de la energía

La **tiroxina**, u hormona tiroidea, es un derivado de aminoácidos que contiene yodo. La tiroxina funciona al unirse a receptores intracelulares que regulan la actividad genética. Mediante la estimulación de la síntesis de las enzimas que degradan la glucosa y proporcionan energía, y quizá por acciones directas sobre las mitocondrias, la hormona tiroidea eleva el índice metabólico de muchas células del cuerpo. En los adultos, los niveles de tiroxina determinan la tasa metabólica celular en reposo. Los niveles normales de tiroxina se requieren para el estado de alerta mental. La tiroxina baja provoca el desánimo mental y físico en la gente; quien se encuentra en estas circunstancias puede perder el apetito pero seguir subiendo de peso, y volverse menos tolerante al frío (el cuerpo genera menos calor cuando la tasa metabólica es baja). La tiroxina en exceso da lugar a inquietud e irritabilidad, mayor apetito e intolerancia al calor.

En los animales jóvenes, incluidos los seres humanos, la tiroxina ayuda a regular el crecimiento al estimular la tasa metabólica y el desarrollo del sistema nervioso. La secreción insuficiente de la hormona tiroidea a una edad temprana puede provocar cretinismo, una condición que se caracteriza por retraso tanto mental como del desarrollo físico. Por suerte, el diagnóstico oportuno y la suplementación de tiroxina pueden revertir esta condición.

▲ **FIGURA 37-10 Bocio** Una dieta deficiente en yodo a menudo provoca el agrandamiento de la glándula tiroides. El bocio se observa raras veces en países desarrollados, pero es muy común en países menos desarrollados cuya población carece de sal yodada en su dieta.

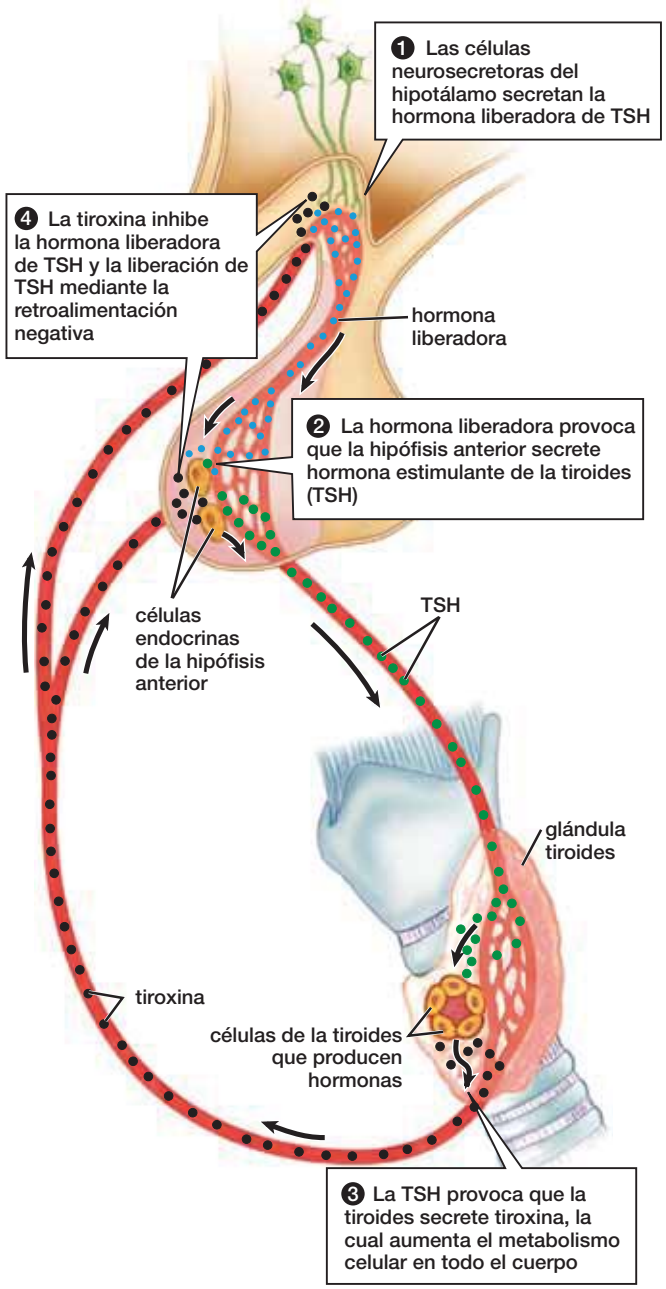
Una dieta deficiente en yodo puede reducir la producción de tiroxina y desencadenar una retroalimentación que intente restablecer los niveles normales de la hormona aumentando el número de células productoras de tiroxina. La glándula tiroides se agranda y puede formar un bulto en el cuello, condición que se conoce como **bocio** (FIGURA 37-10). Incluso una deficiencia menor de yodo, que se encuentre muy por debajo del déficit requerido para producir el bocio, puede causar una síntesis inadecuada de la tiroxina. En todo el mundo, cientos de millones de personas, casi por completo en los países menos desarrollados, llevan dietas deficientes en yodo. La deficiencia de yodo en mujeres embarazadas y niños pequeños es la principal causa prevenible de retraso mental. La sal yodada es una solución simple y económica para la deficiencia de yodo, a un costo menor a dos dólares por tonelada de sal.

El hipotálamo y la hipófisis anterior controlan la liberación de tiroxina

Los niveles de tiroxina en el torrente sanguíneo se controlan con circuitos de retroalimentación negativa. La producción de tiroxina es activada por la hormona estimulante de la tiroides (TSH), producida por la hipófisis anterior, la cual, a su vez, es estimulada por la hormona liberadora de TSH producida por las células neurosecretoras en el hipotálamo (FIGURA 37-11 ❶) viaja hasta la hipófisis anterior y provoca la liberación de TSH (FIGURA 37-11 ❷). La TSH viaja en el torrente sanguíneo hasta la tiroides y estimula la liberación de tiroxina (FIGURA 37-11 ❸). Tanto la secreción de la hormona liberadora de TSH como la TSH son reguladas por retroalimentación negativa (FIGURA 37-11 ❹); los niveles adecuados de tiroxina que circulan en el torrente sanguíneo inhiben la secreción tanto de la hormona liberadora de TSH desde el hipotálamo como de la TSH proveniente de la hipófisis anterior, inhibiendo así mayor liberación de tiroxina por parte de la glándula tiroides.

La tiroxina tiene diversos efectos en distintos vertebrados

La tiroxina regula muchas funciones adicionales en los vertebrados no humanos. Por ejemplo, en los anfibios, la tiroxina tiene el dramático efecto de disparar la metamorfosis. En 1912, en una de las primeras demostraciones de la acción de cualquier hormona, a unos renacuajos se les alimentó con tiroides de caballo molida. Como resultado, los renacuajos tuvieron una metamorfosis prematura convirtiéndose en ranas adultas en miniatura. La tiroxina regula también el cambio de piel estacional de la mayoría de los vertebrados. En animales como serpientes, aves y hasta perros, la producción de tiroxina estimula el cambio de piel, plumas o pelo.


❶ Las células neurosecretoras del hipotálamo secretan la hormona liberadora de TSH
❹ La tiroxina inhibe la hormona liberadora de TSH y la liberación de TSH mediante la retroalimentación negativa
hormona liberadora
❷ La hormona liberadora provoca que la hipófisis anterior secrete hormona estimulante de la tiroides (TSH)
células endocrinas de la hipófisis anterior
TSH
glándula tiroides
tiroxina
células de la tiroides que producen hormonas
❸ La TSH provoca que la tiroides secrete tiroxina, la cual aumenta el metabolismo celular en todo el cuerpo

▲ **FIGURA 37-11 Retroalimentación negativa en la función de la glándula tiroides** La concentración de tiroxina en el torrente sanguíneo regula la secreción de la hormona liberadora de TSH y de la TSH mediante la retroalimentación negativa.

PREGUNTA Una prueba común de la función de la glándula tiroides consiste en medir la cantidad de la hormona estimuladora de la tiroides que circula en la sangre. ¿Cuál sería tu hipótesis si encontraras un nivel de TSH anormalmente alto?

La hormona paratiroidea y la calcitonina regulan el metabolismo del calcio

La concentración apropiada de calcio es esencial para la función de nervios y músculos. La **hormona paratiroidea** de la glándula paratiroides y la **calcitonina** de la tiroides funcionan en combinación para mantener niveles de calcio casi constantes en la sangre y los líquidos corporales. El esqueleto sirve como un "banco" en el cual es posible depositar o retirar calcio, según sea necesario. Si los niveles de calcio en la sangre bajan, la hormona paratiroidea hace que los huesos liberen calcio; asimismo, hace que los riñones reabsorban más calcio durante la producción de orina y que devuelvan el calcio a la sangre. El aumento de calcio en la sangre inhibe la liberación de hormona paratiroidea en un circuito de retroalimentación negativa.

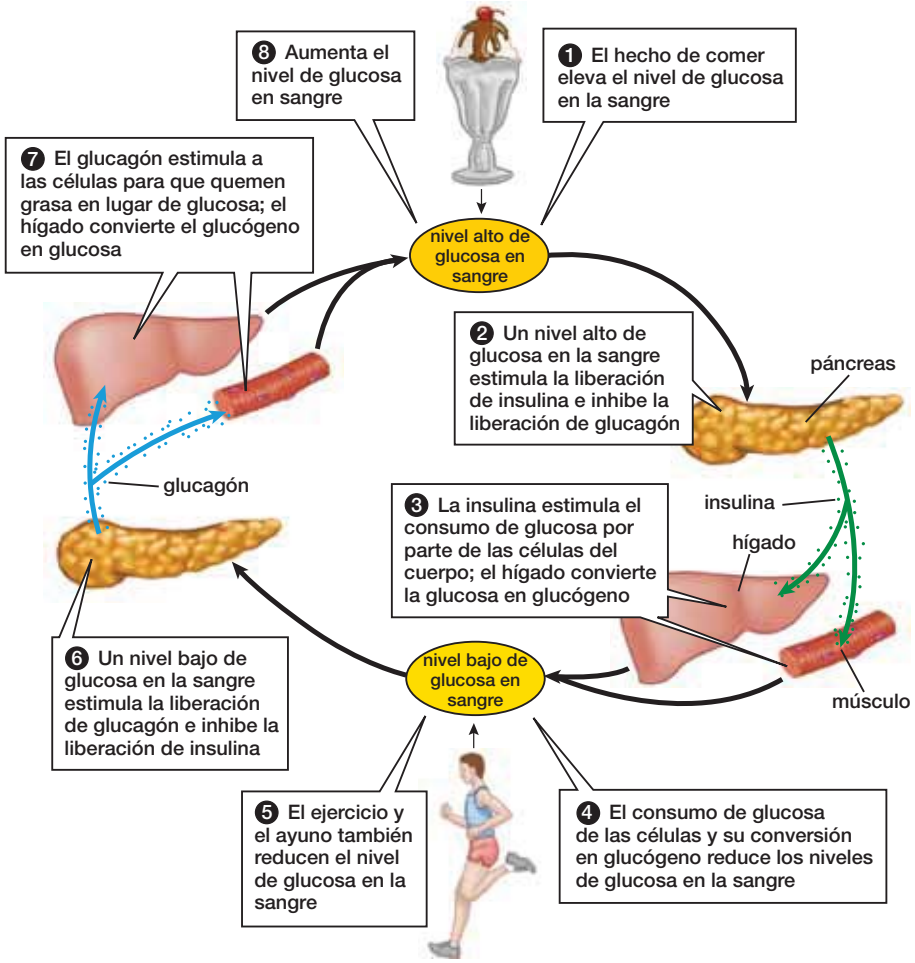
Si el calcio en la sangre es muy alto, la tiroides libera calcitonina, que inhibe la liberación de calcio de los huesos. En la mayoría de los vertebrados, la calcitonina es importante en la regulación de las concentraciones de calcio en la sangre e incluso puede promover el crecimiento óseo. Sin embargo, en los seres humanos las acciones de la calcitonina parecen ser menores en comparación con las de la hormona paratiroidea.

El páncreas tiene funciones digestivas y endocrinas

El **páncreas** produce tanto secreciones digestivas como hormonas. Como se describió en el capítulo 34, el páncreas produce bicarbonato y varias enzimas que son liberadas en el intestino delgado para propiciar la digestión de los alimentos (*véase* la página 668). La parte endocrina del páncreas consiste en racimos de **células de islote**. Cada célula de islote produce una de dos hormonas peptídicas: **insulina** o **glucagón**.

La insulina y el glucagón controlan los niveles de glucosa en la sangre

La insulina y el glucagón funcionan en forma opuesta para regular el metabolismo de carbohidratos y lípidos: la insulina reduce el nivel de glucosa en la sangre, mientras que el glucagón lo aumenta (FIGURA 37-12). Juntas, las dos hormonas ayudan a mantener el nivel de glucosa en la sangre casi constante. Cuando el nivel de glucosa en la sangre se incrementa (por ejemplo, después de comer; FIGURA 37-12 ❶), el páncreas libera insulina (FIGURA 37-12 ❷). La insulina hace que las células del cuerpo absorban glucosa (FIGURA 37-12 ❸) y que la metabolicen para producir energía o convertirla en grasa o glucógeno (un polímero de la glucosa que se almacena en el hígado y los músculos esqueléticos). Cuando los niveles de glucosa en la sangre bajan (como cuando no desayunas o participas en una carrera de 10 kilómetros; FIGURA 37-12 ❹ y ❺), se inhibe la secreción de insulina y se estimula la secreción de glucagón (FIGURA 37-12 ❻). El glucagón activa una enzima en el hígado que degrada el glucógeno, liberando glucosa en la sangre (FIGURA 37-12 ❼). El glucagón también promueve la degradación de las grasas, lo cual libera ácidos grasos que se pueden metabolizar para producir energía. Estas acciones incrementan los niveles de glucosa en la sangre (FIGURA 37-12 ❽), lo que inhibe la secreción de glucagón. Si los niveles de glucosa en la sangre se elevan demasiado, se secreta insulina otra vez.


❽ Aumenta el nivel de glucosa en sangre
❶ El hecho de comer eleva el nivel de glucosa en la sangre
❼ El glucagón estimula a las células para que quemen grasa en lugar de glucosa; el hígado convierte el glucógeno en glucosa
nivel alto de glucosa en sangre
❷ Un nivel alto de glucosa en la sangre estimula la liberación de insulina e inhibe la liberación de glucagón
páncreas
glucagón
insulina
❸ La insulina estimula el consumo de glucosa por parte de las células del cuerpo; el hígado convierte la glucosa en glucógeno
hígado
músculo
❻ Un nivel bajo de glucosa en la sangre estimula la liberación de glucagón e inhibe la liberación de insulina
nivel bajo de glucosa en sangre
❺ El ejercicio y el ayuno también reducen el nivel de glucosa en la sangre
❹ El consumo de glucosa de las células y su conversión en glucógeno reduce los niveles de glucosa en la sangre

◀ FIGURA 37-12 El páncreas controla los niveles de glucosa en sangre Los islotes pancreáticos contienen dos poblaciones de células productoras de hormonas: una produce insulina (flechas verdes); la otra produce glucagón (flechas azules). Estas dos hormonas cooperan en un circuito de retroalimentación negativa en dos partes para controlar las concentraciones de glucosa en sangre (flechas negras).

PREGUNTA ¿Cómo se verá afectado el nivel de glucosa en la sangre de una persona que nació con una mutación que evita que los receptores de glucagón se unan al glucagón?

BioFlix™ Homeostasis: Regulating Blood Sugar (disponible en inglés)

La diabetes es el resultado del mal funcionamiento del sistema de control de la insulina

La falta de producción de insulina o el hecho de que las células blanco no respondan a la insulina da como resultado **diabetes mellitus**. En cualquiera de los casos, los niveles de glucosa en la sangre son altos y fluctúan con el consumo de alimentos. Como muchas células del cuerpo no pueden absorber la glucosa a menos que las estimule la insulina, dependen en gran medida de las grasas como fuente de energía alternativa. Esto da lugar a que altos niveles de lípidos, incluido el colesterol, circulen en la sangre. La diabetes grave provoca que se acumulen depósitos de grasa en los vasos sanguíneos, lo que predispone a los individuos a una presión arterial alta y a enfermedades cardiacas; más de 75% de los diabéticos mueren de una enfermedad cardiovascular. Los depósitos de grasa en los pequeños vasos sanguíneos de los riñones y la retina del ojo pueden provocar falla renal y ceguera, respectivamente. La terapia de reemplazo de la insulina mejora en gran medida la salud de los diabéticos, pero requiere pruebas de sangre e inyecciones de insulina todos los días, y no consigue imitar del todo el control natural del metabolismo energético. Los avances en el tratamiento de la diabetes que ayudan a eliminar la incomodidad diaria de las pruebas y la administración de insulina, así como a mejorar la salud general del paciente, se describen en "Guardián de la salud: Más cerca de una cura para la diabetes".

Los órganos sexuales producen tanto gametos como hormonas sexuales

Los órganos sexuales hacen mucho más que sólo producir espermatozoides u óvulos. Los **testículos** en los hombres y los **ovarios** en las mujeres también son órganos endocrinos importantes (*véase* la figura 37-5). Los testículos secretan varias hormonas esteroides, conocidas de manera colectiva como **andrógenos**, siendo la más importante de ellas la **testosterona**. Los ovarios secretan dos tipos de hormonas esteroides: **estrógeno** y **progesterona**. Aunque hay un aumento en la producción de hormonas durante la pubertad, las hormonas sexuales están presentes a partir de la etapa fetal en adelante. Influyen en el desarrollo en ambos sexos, y afectan el comportamiento y la función cerebral durante toda la vida. Las funciones de las hormonas sexuales en la producción de espermatozoides y óvulos, el ciclo menstrual, el embarazo y el desarrollo se analizan en los capítulos 41 y 42.

Los niveles de hormonas sexuales aumentan durante la pubertad

Las hormonas sexuales desempeñan un papel importante en la pubertad, la etapa de la vida durante la cual los sistemas reproductores de ambos sexos maduran y se vuelven funcionales. La pubertad empieza cuando, por razones que todavía no entendemos totalmente, el hipotálamo comienza a secretar cantidades cada vez mayores de hormonas liberadoras, que a su vez estimulan la hipófisis anterior para secretar mayor cantidad de hormona luteinizante (LH) y de hormona folículo estimulante (FSH). La LH y la FSH estimulan a las células blanco en los testículos o en los ovarios para producir niveles más elevados de hormonas sexuales.

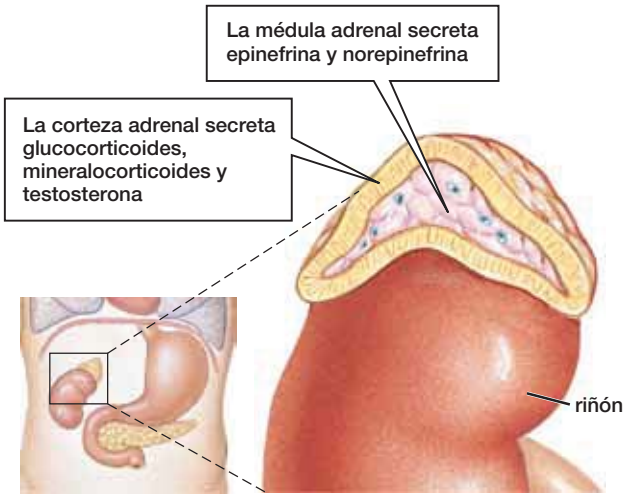
El incremento resultante en las hormonas sexuales que circulan en la sangre afecta con el tiempo a los tejidos de todo el cuerpo que contienen los receptores apropiados. Ambos sexos desarrollan vello púbico y en las axilas. La testosterona, secretada por los testículos en los hombres, estimula el desarrollo de las características sexuales masculinas secundarias, que incluyen vello corporal y facial, hombros anchos, y crecimiento muscular. La testosterona promueve también la producción de espermatozoides. El estrógeno de los ovarios en las mujeres estimula el desarrollo de los senos y la maduración del sistema reproductor femenino, incluida la producción de óvulos. La progesterona prepara el tracto reproductor para recibir y nutrir al cigoto fertilizado.

Estudios hechos en una gran variedad de animales, así como en algunos seres humanos, revelan que los contaminantes ambientales provenientes de las actividades agrícolas e industriales pueden interrumpir las señales hormonales. Estas "interrupciones endocrinas" a menudo sustituyen o bloquean las acciones de las hormonas sexuales, en ocasiones con efectos devastadores, como se describe en "Guardián de la Tierra: Decepción endocrina", en la página 728.

Estudio de caso continuación

Esteroides anabólicos: ¿el oro de los tontos?

Para los atletas, el punto de los esteroides anabólicos es imitar las acciones de formación de músculos que tiene la testosterona, sólo que en mayor grado. Sin embargo, tanto en hombres como en mujeres la testosterona —sobre todo en grandes cantidades— afecta también la fisiología reproductiva, el metabolismo del colesterol, el crecimiento de huesos y cabello, el estado de ánimo y el comportamiento. Los esteroides anabólicos ilustran un problema al que se enfrentan los practicantes de la medicina desde la época de Hipócrates: es muy difícil encontrar un medicamento que sólo haga una cosa. En "Estudio de caso otro vistazo: Esteroides anabólicos: ¿el oro de los tontos?", al final del capítulo, se describen algunos de los efectos secundarios comunes de los esteroides anabólicos.


La médula adrenal secreta epinefrina y norepinefrina
La corteza adrenal secreta glucocorticoides, mineralocorticoides y testosterona
riñón

▲ **FIGURA 37-13 Las glándulas adrenales** Arriba de cada riñón se encuentra una glándula adrenal, compuesta por una corteza externa y una médula interna.

Guardián de la salud

Más cerca de una cura para la diabetes

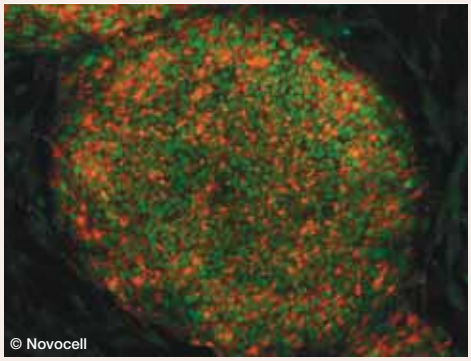
El tipo de diabetes más grave, tipo 1, ocurre cuando el sistema inmune de una persona ataca y mata las células de islote productoras de insulina en el páncreas. Esta forma de diabetes por lo regular ocurre en etapas tempranas de la vida, dando inicio a un régimen de pruebas de sangre e inyecciones de insulina diarias que dura toda la vida. Para los millones de personas que padecen esta forma de diabetes, investigaciones recientes ofrecen una esperanza real.

En 1999, investigadores dirigidos por James Shapiro de la Universidad de Alberta, Canadá, aislaron células de islote de donadores de cerebros muertos y las inyectaron en las venas que llevaban al hígado de siete pacientes con diabetes tipo 1. Algunas de las células de islote formaron colonias en el hígado de los pacientes y empezaron a secretar insulina. Pronto, los siete pacientes se volvieron totalmente independientes de las inyecciones de insulina durante por lo menos un año. Por desgracia, los receptores deben tomar medicamentos inmunosupresores para evitar que su sistema inmune rechace las células de islote donadas.

La supresión inmune es un peligro importante para la salud de los receptores. Además, los donadores de células de islote son muy escasos en comparación con los millones de diabéticos tipo 1 que hay. Los investigadores de Novocell, una empresa de biotecnología en San Diego, California, han logrado importantes avances hacia la solución de estos dos problemas.

Primero, encapsularon células de islote de donadores cadavéricos en polietilenglicol (PEG), un polímero inerte el cual se ha demostrado que es seguro usar en seres humanos. Luego, inyectaron las células justo debajo de la piel de voluntarios humanos y se dieron cuenta de que las moléculas muy pequeñas, como la glucosa y la insulina, podían difundirse hacia dentro y hacia fuera de las cápsulas de PEG, pero las células inmunes y los anticuerpos no podían entrar ni atacar a las células de islote trasplantadas. Por tanto, no se necesitaban los inmunosupresores.

Esta tecnología no resuelve todavía el problema de una escasez de células de islote trasplantables. Sin embargo, el equipo de Novocell encontró una forma de hacer que las células madre de embriones (ES, por sus siglas en inglés) humanos (FIGURA E37-1) se diferencien de las células secretoras de insulina. Las células madre tienen el potencial de generar más células de manera continua, de modo que, algún día, la línea adecuada de células madre podría producir un suministro virtualmente ilimitado de



▲ **FIGURA E37-1 ¿Una cura potencial para la diabetes?** Pronto será posible transformar células madre de embriones humanos como éstas en células de islote pancreáticas totalmente funcionales.

células trasplantables tipo islote. Por desgracia, las células derivadas de ES de Novocell no imitan por completo a las células de islote funcionales. Usualmente, las células de islote forman parte de un circuito de retroalimentación negativa; una cantidad excesiva de glucosa en la sangre provoca que las células de islote secreten gran cantidad de insulina, lo que estimula a otras células del cuerpo para que absorban la glucosa. Esto, a su vez, reduce la concentración de glucosa en la sangre, de modo que las células de islote hacen más lenta su secreción de insulina (*véase* la figura 37-12). En contraste, las células madre diferenciadas de Novocell se comportaban como células de islote en fetos; esto es, producían insulina pero no la liberaban en respuesta a la glucosa.

Con la esperanza de que la diferenciación en animales intactos funcionara mejor que en una placa de cultivo, el equipo de Novocell hizo la prueba de implantar en ratones células derivadas de ES humanos sin diferenciar por completo. Como era de esperarse, los ratones transformaron las células en células de islote funcionales, las cuales liberan insulina en respuesta a la glucosa.

Todavía quedan muchos obstáculos por superar, e investigadores y médicos advierten con razón que estos tratamientos se encuentran a varios años de distancia de la práctica médica. No obstante, las células de islote derivadas de ES encapsuladas, algún día podrían constituir un remedio mágico contra la diabetes tipo 1.

Las glándulas adrenales secretan hormonas que regulan el metabolismo y las respuestas al estrés

Las **glándulas adrenales** (término de origen latín que significa "sobre el riñón") constan de dos partes muy diferentes: la corteza adrenal y la médula adrenal (FIGURA 37-13).

La corteza adrenal produce hormonas esteroides

La capa externa de la glándula adrenal forma la **corteza adrenal**. La corteza secreta tres tipos de hormonas esteroides: glucocorticoides, mineralocorticoides y pequeñas cantidades de testosterona. Como su nombre lo dice, los **glucocorticoides** ayudan a controlar el metabolismo de la glucosa, mientras que los **mineralocorticoides** regulan el metabolismo de la sal.

La liberación de glucocorticoides es estimulada por la hormona adrenocorticoide (ACTH) proveniente de la hipófisis anterior, que a su vez se estimula a través de las hormonas que libera el hipotálamo. Los glucocorticoides se liberan en respuesta a estímulos como estrés, traumatismos o exposición a temperaturas extremas. El **cortisol** es, por mucho, el glucocorticoide más abundante. Aumenta los niveles de glucosa en la sangre al estimular la producción de la misma, inhibe el consumo de glucosa por parte de las células musculares y promueve el uso de las grasas para la energía.

Tal vez sabes que en el metabolismo de la glucosa participan varias hormonas diferentes: tiroxina, insulina, glucagón, epinefrina y los glucocorticoides. ¿Por qué? Quizá la razón sea una necesidad metabólica del cerebro. Aunque la mayoría de las células del cuerpo pueden producir energía a partir de las grasas y las proteínas, así como de los carbohidratos, las células del cerebro sólo pueden metabolizar glucosa. Por tanto, los niveles de glucosa en la sangre no pueden bajar demasiado, pues las células

Guardián de la Tierra

Decepción endocrina

En décadas recientes, los investigadores han descubierto que algunos compuestos orgánicos sintéticos que entran en el ambiente, en especial en ecosistemas acuáticos como arroyos y lagos, pueden imitar o bloquear las acciones de ciertas hormonas, con mayor frecuencia estrógeno, testosterona o tiroxina. Estos **interruptores endocrinos** incluyen pesticidas (DDT), herbicidas (atrazina), plásticos (bisfenol A, ftalatos), retardadores de la combustión (éteres difenil polibrominados o PBDE), detergentes (etoxilatos alquilfenoles), bloqueadores solares (oxibenzona) y bifeniles policlorinados (PCB, utilizados en selladores, pinturas, y líquidos aislantes en transformadores eléctricos). Quizá el interruptor endocrino más potente en el ambiente es el etinilestradiol, un estrógeno sintético que se encuentra con frecuencia en las píldoras anticonceptivas.

En la forma más común de interrupción endocrina, un compuesto químico sintético entra en las células y se une a los receptores de estrógeno. La sobreactivación de los receptores de estrógeno, el momento inadecuado de la activación de los receptores o la activación en los machos interrumpe el desarrollo. En gran variedad de animales, los interruptores endocrinos ejercen efectos dañinos, que incluyen la feminización de los machos, la masculinización de las hembras, cáncer reproductor, órganos sexuales con malformaciones, niveles alterados de hormonas en la sangre y reducción de la fertilidad. No resulta sorprendente que la feminización de los machos (como la presencia de testículos anormales y, en ocasiones, incluso la producción anormal de espermatozoides) sea el efecto más común de los interruptores endocrinos estrogénicos.

En uno de los casos más conocidos, el derrame de pesticidas cerca del Lago Apopka, en Florida, contaminó el agua del lago con grandes cantidades de varios interruptores endocrinos, incluido DDT y sus principales productos de descomposición. Los biólogos de la vida salvaje notaron una reducción alarmante en la población de lagartos en el lago. Muchos huevos no llegaban a incubarse. Los machos tenían altos niveles de estrógeno, bajos niveles de testosterona, penes más pequeños y testículos anormales. Las hembras tenían niveles de estrógeno excepcionalmente altos y ovarios anormales.

Aunque alarmante, la situación en el Lago Apopka fue el resultado de una exposición masiva a interruptores endocrinos. Las dosis más bajas que es probable encontrar en agua limpia, ¿también tienen efectos dañinos? De hecho, podría ser que así fuera. Los científicos tomaron muestras de una carpa común en Boulder Creek, que pasa por Boulder, Colorado (FIGURA E37-2). Descubrieron que corriente abajo del drenaje de la ciudad, más de 80% de los peces eran hembras, mientras que corriente arriba, la mitad eran machos y la otra mitad eran hembras. En estudios de laboratorio, los peces macho expuestos al agua que fluía de la planta de tratamiento se feminizaban con rapidez, probando aún más la responsabilidad que tienen las aguas de desecho en el daño. En 2007, la ciudad de Boulder modernizó su planta de tratamiento de aguas negras, con la esperanza de eliminar la mayor parte de los interruptores endocrinos.

▲ **FIGURA E37-2 Boulder Creek** Aunque Boulder Creek difícilmente parece contaminado, contiene sustancias químicas que afectan los sistemas reproductores de los peces.

¿Los interruptores endocrinos son dañinos para las personas? Algunos, como los PCB, ciertamente lo son. Otros quizá son dañinos en altas concentraciones. Los debates entre toxicólogos, biólogos reproductivos, la industria y los reguladores gubernamentales se enfocan en varias preguntas: ¿qué concentraciones se necesitan para observar efectos en seres humanos? ¿Tales concentraciones ocurren en los seres humanos? ¿La mezcla de varios interruptores endocrinos, todos en concentraciones muy bajas, aumenta los efectos dañinos? ¿Cómo se puede probar de manera definitiva la seguridad o el peligro, en vista de que no es posible realizar experimentos con seres humanos?

Algunos interruptores endocrinos conocidos, como el DDT y los PCB, están prohibidos en muchos países. Para el caso de los interruptores endocrinos cuyo daño no se han podido comprobar, la situación es más incierta. En 2008, Canadá prohibió el uso de bisfenol A en biberones de plástico. En 2010, la Food and Drug Administration (FDA, Administración de Alimentos y Medicamentos) de Estados Unidos, aunque no prohibió el BPA, recomendó a los padres limitar el uso de los productos para bebé que contuvieran este compuesto. Mientras tanto, el fabricante de biberones Nalgene dejará de utilizar el bisfenol A, y Wal-Mart dejará de vender biberones que lo contengan. La gente no ha llegado a un acuerdo en cuanto a si las acciones emprendidas por Canadá, Nalgene y Wal-Mart se basan en evidencias científicas comprobadas, en la opinión pública o en el "principio de precaución", pero el peso de la prueba recae en aquellos que afirman que el producto es seguro.

En la actualidad estos debates se publican en la prensa, de modo que puedes seguir los argumentos en periódicos, Internet o revistas como *Scientific American, Science News* o *New Scientist*.

¿Te has preguntado...

por qué es común que te enfermes cuando estás estresado?

Además de sus efectos sobre el metabolismo de la glucosa, la hormona cortisol inhibe también la respuesta inmune. Si sueles enfermarte durante la semana de exámenes finales, la liberación de cortisol inducida por el estrés puede ser la responsable. Aunque los exámenes finales normalmente no ponen en peligro la vida, muchas otras tensiones, como encontrar suficiente alimento o enfrentar a los depredadores, sí lo hacen. Como la activación del sistema inmune requiere gran cantidad de energía y hace que las personas y otros mamíferos se sientan fatigados, la supresión de las respuestas inmunes a favor del manejo de las tensiones inmediatas puede salvar la vida de un animal.

cerebrales podrían morir de inanición en poco tiempo dando lugar a la pérdida de conciencia y tal vez a la muerte.

Las hormonas mineralocorticoides regulan el contenido de minerales (sales) en la sangre. El mineralocorticoide más importante es la **aldosterona**, que ayuda a controlar las concentraciones de sodio. Los iones sodio son los iones positivos más abundantes en la sangre y el líquido extracelular. El gradiente de iones sodio a través de las membranas plasmáticas (alto en el líquido extracelular, bajo en el citoplasma) es crucial para muchos procesos celulares, que incluyen la producción de señales eléctricas por parte de las células nerviosas. Si el sodio en la sangre baja, la corteza adrenal libera aldosterona, que hace que los riñones y las glándulas sudoríparas retengan sodio. Cuando la sal y otras fuentes de sodio en la dieta —combinadas con la conservación de sodio inducida por la aldosterona— recuperan las concentraciones de sodio en la sangre a los niveles normales, se interrumpe la secreción de aldosterona; otro ejemplo de retroalimentación negativa.

Tanto en mujeres como en hombres, la corteza adrenal produce también la hormona sexual masculina testosterona, aunque en los ovarios en cantidades mucho más bajas que en los testículos. Los tumores de la corteza adrenal pueden dar lugar a una liberación de testosterona en exceso y provocar la masculinización de las mujeres. Muchas de las "damas barbadas" que alguna vez aparecieron en los circos quizá padecían dicha condición.

La médula adrenal produce hormonas derivadas de aminoácidos

La **médula adrenal,** que se localiza en el centro de cada glándula adrenal, produce dos hormonas en respuesta al estrés o al ejercicio: **epinefrina** y una cantidad menor de **norepinefrina** (conocidas también como adrenalina y noradrenalina, respectivamente). Estas hormonas preparan el cuerpo para una acción de emergencia. Aumentan los ritmos cardiaco y respiratorio, suben la presión sanguínea, hacen que aumenten los niveles de glucosa en la sangre y dirigen el flujo sanguíneo lejos del tracto digestivo, llevándolo hacia el cerebro y los músculos. Asimismo, hacen que las vías aéreas a los pulmones se expandan, lo cual permite que volúmenes más altos de aire entren y salgan de los pulmones. Por esta razón, la epinefrina se administra con frecuencia a los asmáticos, cuyos pasajes de aire se comprimen durante un ataque de asma.

Embriológicamente, la médula adrenal forma parte del sistema nervioso. Es activada por el sistema nervioso simpático, que prepara al cuerpo para "pelear o huir". En el capítulo 38 se analiza el sistema nervioso simpático.

La glándula pineal, el timo, los riñones, el corazón, el tracto digestivo y los adipocitos también producen hormonas

La **glándula pineal** se localiza entre los dos hemisferios del cerebro (*véase* la figura 37-5). La glándula pineal produce la hormona **melatonina**, derivada de un aminoácido. La melatonina se secreta a diario, y la forma en que se regula en los mamíferos es por la luz al entrar en los ojos. En algunos vertebrados, como la rana, la glándula pineal misma contiene células fotosensibles. El cráneo sobre ella es delgado, de modo que la glándula puede detectar la luz del Sol y, por tanto, la duración del día. Al responder a la duración del día característica de las distintas estaciones del año, la glándula pineal parece regular los ciclos reproductivos estacionales de muchos animales.

A pesar de años de investigación, todavía no se conoce bien la función de la melatonina y de la glándula pineal en los seres humanos. En los niños, la melatonina de la glándula pineal quizá suprime el inicio de la pubertad, pero el mecanismo sigue siendo desconocido. La secreción de melatonina de la glándula pineal puede influir en los ciclos de sueño y vigilia. La oscuridad aumenta la producción de melatonina y la luz brillante la inhibe, y hay algunas evidencias de que la secreción de melatonina por la noche promueve el sueño. Como consecuencia, en ocasiones la melatonina se utiliza como auxiliar para dormir cuando es apropiado y para recuperarse del cambio de horario al viajar, aunque no todos los expertos están de acuerdo en esta afirmación.

El **timo** se localiza en la cavidad torácica detrás del esternón (*véase* la figura 37-5). El timo produce la hormona **timosina**, que estimula el desarrollo de glóbulos blancos especializados (células T) que desempeñan funciones cruciales en la respuesta inmune (*véase* el capítulo 36). El timo es grande en los infantes pero, bajo la influencia de las hormonas sexuales, reduce su tamaño después de la pubertad. Como resultado, la gente de edad avanzada produce menos células T nuevas que los adolescentes y, por tanto, es más susceptible a nuevas enfermedades.

Los riñones producen **eritropoyetina**, una hormona peptídica liberada cuando el contenido de oxígeno en la sangre es bajo. La eritropoyetina estimula a la médula ósea para aumentar la producción de glóbulos rojos (*véase* la página 628). Los riñones producen también una enzima llamada **renina** en respuesta a la baja presión sanguínea; por ejemplo, después de una hemorragia profusa causada por una herida. La renina cataliza la producción de la hormona **angiotensina** de las proteínas en la sangre. La angiotensina eleva la presión sanguínea al comprimir las arteriolas; asimismo, estimula la liberación de aldosterona por parte de la corteza adrenal y hace que los riñones regresen sodio a la sangre. Una concentración más alta de sal atrae y retiene agua, lo que aumenta el volumen y la presión de la sangre.

El estómago y el intestino delgado producen gran variedad de hormonas peptídicas que ayudan a regular la digestión; entre ellas, gastrina, grelina, secretina, colecistoquinina y muchas otras, algunas de las cuales se estudiaron en el capítulo 34 (*véase* la página 672).

Incluso el corazón libera una hormona. Si el volumen de sangre se vuelve demasiado alto (por ejemplo, si bebes mucha agua), las aurículas se llenan en exceso, lo que estira las paredes y estimula la liberación de **péptido natriurético auricular (ANP)**. Éste inhibe la liberación de ADH y aldosterona y aumenta la excreción de sodio. Al reducir la reabsorción de agua y sal por parte de los riñones, el ANP ayuda a bajar el volumen de sangre.

Por último, ¿quién hubiera pensado que la grasa podía ser un órgano endocrino? En 1995, Jeffrey Friedman y sus colegas en la

Universidad Rockefeller descubrieron la hormona peptídica **leptina**, la cual es liberada por las células llamadas adipocitos (de grasa). Los ratones genéticamente modificados para carecer del gen para la leptina se volvieron obesos (FIGURA 37-14), y las inyecciones de leptina hicieron que bajaran de peso. Los investigadores presentaron la hipótesis de que, mediante la liberación de leptina, el tejido graso "indica" al cuerpo cuánta grasa tiene almacenada y, por ende, cuánto debe comer: si los ratones ya tienen mucha grasa almacenada, los niveles elevados de leptina harán que coman menos. Por desgracia, los ensayos con la leptina como auxiliar para bajar de peso en seres humanos no han sido alentadores. Muchas personas obesas tienen altos niveles de leptina pero parecen ser relativamente insensibles a ella. No obstante, los investigadores han descubierto otras funciones de la leptina, que parece estimular el crecimiento de nuevos capilares y acelerar la curación de las heridas. Asimismo, estimula el sistema inmune y es necesaria para el inicio de la pubertad y el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios.

▲ **FIGURA 37-14 La leptina ayuda a regular la grasa corporal** El ratón de la izquierda se modificó genéticamente para carecer del gen de la hormona leptina.

Muchas otras células del cuerpo también producen hormonas, y seguramente todavía quedan por descubrir más hormonas.

Estudio de caso otro vistazo

Esteroides anabólicos: ¿el oro de los tontos?

Al igual que la testosterona natural, los esteroides anabólicos ayudan a incrementar la masa muscular. Sin embargo, estas hormonas en forma natural casi siempre están presentes en pequeñas cantidades. El hecho de tomar dosis relativamente altas —sobre todo de las hormonas sintéticas, que con frecuencia son más potentes y de mayor duración que las naturales a las que imitan— puede significar problemas. Aun cuando nunca los descubran y no pierdan sus medallas, los deportistas que abusan de los esteroides corren el riesgo de perder la salud. Como es obvio, nadie hace pruebas clínicas sobre fármacos secretos ilegales, de modo que los efectos secundarios de los esteroides anabólicos a menudo son inciertos. Sin embargo, el National Institute on Drug Abuse (Instituto Nacional de Abuso de Fármacos) y la US Anti-Doping Agency (Agencia de Antidopaje de Estados Unidos) mencionan muchos ejemplos dañinos.

En ambos sexos, los esteroides anabólicos provocan acné y pueden suprimir el sistema inmune. Los cambios de humor y la agresividad repentina son tan comunes que han dado lugar al término "furia por esteroides". Además están asociados a aumentos en la presión sanguínea y reducciones en la forma "buena" del colesterol (HDL), ambos factores de riesgo para ataques al corazón e infartos. Tambiéns pueden ocasionar que el crecimiento óseo se interrumpa de manera prematura, de modo que es probable que los jóvenes que abusan de los esteroides nunca alcancen toda su estatura potencial.

En los hombres, los esteroides anabólicos crean un efecto de retroalimentación negativa que reduce la producción natural de testosterona. Engañada por estas imitaciones de la testosterona, la hipófisis anterior libera cantidades más bajas de las hormonas necesarias para el desarrollo de los testículos y la producción de espermatozoides, de modo que con frecuencia los testículos se encogen y los conteos de espermatozoides bajan. Por último, los hombres producen enzimas que convierten algunos esteroides anabólicos en estrógeno, lo que podría provocar el desarrollo parcial de los senos.

En las mujeres, los esteroides anabólicos promueven cambios corporales que les da apariencia masculina; entre ellos: agravamiento de la voz, aumento del vello facial, e incluso calvicie con un patrón de hombre. Las hormonas similares a la testosterona también interfieren con el desarrollo del óvulo y la ovulación, provocando a menudo irregularidades en el ciclo menstrual.

Considera esto

Algunos atletas dicen que con gusto se arriesgarían a sufrir un daño a largo plazo en su cuerpo con tal de ganar el oro olímpico. Algunos comentaristas creen que siempre van a existir deportistas exitosos que abusen de las drogas sin ser detectados. Por tanto, sugieren que en los deportes profesionales debería estar permitido que todos utilicen las drogas que quieran para nivelar el campo de juego; si los atletas quieren arruinar su salud, es su problema. Pero, ¿qué sucede con los deportistas en el bachillerato? Con base en una encuesta realizada en 2007, el National Institute on Drug Abuse (Instituto Nacional de Abuso de Fármacos) llegó a la conclusión de que alrededor de 2.3% de los estudiantes del último año de bachillerato en Estados Unidos utilizaron esteroides anabólicos el año anterior. Una encuesta a deportistas de bachillerato del sur de California descubrió que sólo 1% admitió usar esteroides, pero 15% piensa que sus compañeros de equipo los usan. Algunos de estos estudiantes tienen sólo 14 o 15 años de edad y su cuerpo sigue desarrollándose con rapidez. ¿Deberían realizarse análisis para la detección de drogas en los deportes de nivel bachillerato para proteger la salud de los atletas?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

37.1 ¿Cómo se comunican las células en los animales?

Dentro de los organismos multicelulares, la comunicación entre las células ocurre a través de uniones que vinculan directamente a las células, por medio de la difusión de sustancias químicas a las células cercanas (hormonas locales como prostaglandinas y neurotransmisores secretados por las células nerviosas) y mediante la transportación de sustancias químicas en el torrente sanguíneo (hormonas endocrinas). Los mensajeros químicos extracelulares actúan de manera selectiva sobre las células blanco que portan receptores específicos para las sustancias químicas. Las hormonas endocrinas de los vertebrados son producidas por glándulas integradas en las capas de capilares. Las hormonas son secretadas

en el líquido extracelular, se difunden a los capilares y luego son transportadas en el torrente sanguíneo a otras partes del cuerpo.

37.2 ¿Cómo funcionan las hormonas en los animales?

Las hormonas de los vertebrados se dividen en tres clases: hormonas peptídicas, hormonas derivadas de aminoácidos y hormonas esteroides. La mayoría de las hormonas actúan sobre sus células blanco en una de dos maneras: (1) Las hormonas peptídicas y las hormonas derivadas de aminoácidos se unen a los receptores en la superficie de las células blanco y activan a un segundo mensajero intracelular, como AMP cíclico, que altera el metabolismo celular. (2) Las hormonas esteroides por lo regular se extienden a través de las membranas plasmáticas de sus células blanco y se unen a los receptores en el citoplasma o el núcleo. El complejo hormona-receptor promueve la transcripción de genes específicos dentro del núcleo. Las hormonas tiroideas son transportadas a través de la membrana plasmática hacia el interior de las células, donde se unen a los receptores e influyen en la transcripción de genes. Las hormonas en los invertebrados incluyen péptidos y esteroides, así como algunas moléculas no encontradas en los vertebrados. Sus mecanismos de acción son similares a los de las hormonas en los vertebrados.

La acción hormonal casi siempre está regulada mediante retroalimentación negativa, proceso en el que una hormona provoca cambios que inhiben una mayor secreción de esa hormona. En casos muy raros, como el nacimiento, la liberación hormonal puede estar controlada temporalmente por retroalimentación positiva; pero en todos los casos conocidos, la liberación de las hormonas se interrumpe eventualmente.

37.3 ¿Cuáles son las estructuras y las funciones del sistema endocrino de los mamíferos?

Las principales glándulas endocrinas del cuerpo humano son el eje hipotálamo-hipófisis, la tiroides y las glándulas paratiroideas, el páncreas, los órganos sexuales, y las glándulas adrenales. Las hormonas liberadas por estas glándulas y sus acciones se encuentran resumidas en la tabla 37-3. Otras estructuras que producen hormonas son la glándula pineal, el timo, los riñones, el tracto digestivo, el corazón y los adipocitos (células grasas).

BioFlix™ Homeostasis: Regulating Blood Sugar (disponible en inglés)

Términos clave

adenosín monofosfato cíclico (AMP cíclico) *716*
aldosterona *729*
andrógeno *726*
angiotensina *729*
bocio *724*
calcitonina *725*
célula blanco *714*
célula de islote *725*
célula neurosecretora *721*
corteza adrenal *727*
cortisol *727*
diabetes mellitus *726*
ecdisona *719*
epinefrina (adrenalina) *729*
eritropoyetina *729*
estrógeno *726*
glándula adrenal *727*
glándula endocrina *715*
glándula hipófisis *721*
glándula paratiroides *722*
glándula pineal *729*
glándula tiroides *722*
glucagón *725*
glucocorticoide *727*
hipófisis anterior *721*
hipófisis posterior *721*
hipotálamo *721*
hormona adrenocorticotrópica (ACTH) *722*
hormona antidiurética (ADH) *722*
hormona del crecimiento *722*
hormona derivada de aminoácidos *716*
hormona endocrina *715*
hormona esteroide *716*
hormona estimulante de la tiroides (TSH) *722*
hormona folículo estimulante (FSH) *722*
hormona inhibidora *721*
hormona liberadora *721*
hormona local *715*
hormona luteinizante (LH) *722*
hormona paratiroidea *725*
hormona peptídica *716*
insulina *725*
interruptor endocrino *728*
leptina *730*
médula adrenal *729*
melatonina *729*
mineralocorticoides *727*
norepinefrina (noradrenalina) *729*
ovarios *726*
oxitocina *715*
páncreas *725*
péptido natriurético auricular (ANP) *729*
progesterona *726*
prolactina *722*
prostaglandina *715*
receptor *714*
renina *729*
retroalimentación negativa *718*
retroalimentación positiva *718*
segundo mensajero *716*
sistema endocrino *719*
testículos *726*
testosterona *726*
timo *729*
timosina *729*
tiroxina *723*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Las hormonas son moléculas liberadas por células que forman parte de_____. Estas células están integradas en las capas de capilares, de modo que las hormonas entran en el torrente sanguíneo y se mueven por todo el cuerpo. Sólo las células específicas del cuerpo, llamadas _____, pueden responder a una hormona determinada, porque sólo estas células portan proteínas, conocidas como _____, que pueden unirse a la hormona.
2. La mayor parte de las hormonas pertenecen a tres clases químicas: _____, _____y _____. Las hormonas _____ y _____ son solubles en agua y se unen a los receptores en la superficie de las células. Por lo general estimulan la síntesis de las moléculas intracelulares llamadas _____, que activan a las enzimas y cambian el metabolismo celular. Las hormonas _____ son solubles en lípidos y se unen a los receptores en el citoplasma o el núcleo. Por lo regular, el complejo hormona-receptor se une al ADN y provoca _____.
3. Una parte del cerebro llamada _____ controla la actividad de la glándula hipófisis. Células nerviosas especializadas en esta área del cerebro, llamadas _____, liberan las hormonas _____ o _____ de las terminaciones de sus axones en el lóbulo posterior de la hipófisis.
4. Las principales hormonas producidas por la glándula hipófisis anterior son (en cualquier orden): _____, _____, _____, _____, _____ y _____.
5. El páncreas libera la hormona_____ cuando los niveles de glucosa en sangre son demasiado altos; esto provoca que muchas células del cuerpo absorban glucosa. Cuando el páncreas produce muy poca cantidad de esta hormona, o las células del cuerpo no pueden responder a ella, se presenta un trastorno conocido como _____. La hormona _____

es liberada cuando los niveles de glucosa bajan demasiado; esto hace que el hígado desdoble una molécula similar al almidón que tiene almacenada, llamada _____, que libera glucosa en la sangre.

6. Los órganos sexuales masculinos, conocidos como_____, secretan la hormona sexual _____. Los órganos sexuales femeninos, llamados _____, liberan dos hormonas: _____ y _____.
7. La corteza adrenal libera tres tipos principales de hormonas esteroides: _____, _____ y _____. La médula adrenal libera las hormonas derivadas de aminoácidos: _____ y _____.

Preguntas de repaso

1. ¿Cuáles son los tres tipos de moléculas utilizadas como hormonas endocrinas en los vertebrados? Menciona un ejemplo de cada una.
2. ¿Qué clase química de hormonas normalmente se une a los receptores en las membranas de las células blanco? ¿Qué eventos celulares se presentan después?
3. ¿Qué clase química de hormonas casi siempre se une a los receptores dentro de las células blanco? ¿Qué eventos celulares se presentan después?
4. Haz un diagrama con el proceso de la retroalimentación negativa y menciona un ejemplo de retroalimentación negativa en el control de la acción hormonal.
5. ¿Cuáles son las glándulas endocrinas principales en el cuerpo humano y dónde están localizadas?
6. Describe la estructura y función del eje hipotálamo-hipófisis. Detalla de qué manera las hormonas liberadoras regulan la secreción de hormonas por parte de las células de la hipófisis anterior. Menciona las hormonas de la hipófisis anterior y la función de cada una.
7. Describe de qué manera las hormonas del páncreas actúan juntas para regular la concentración de glucosa en la sangre.
8. Compara la corteza adrenal y la médula adrenal respondiendo las preguntas siguientes: ¿en dónde se localizan dentro de la glándula adrenal? ¿Qué hormonas producen? ¿A qué órganos se dirigen sus hormonas?

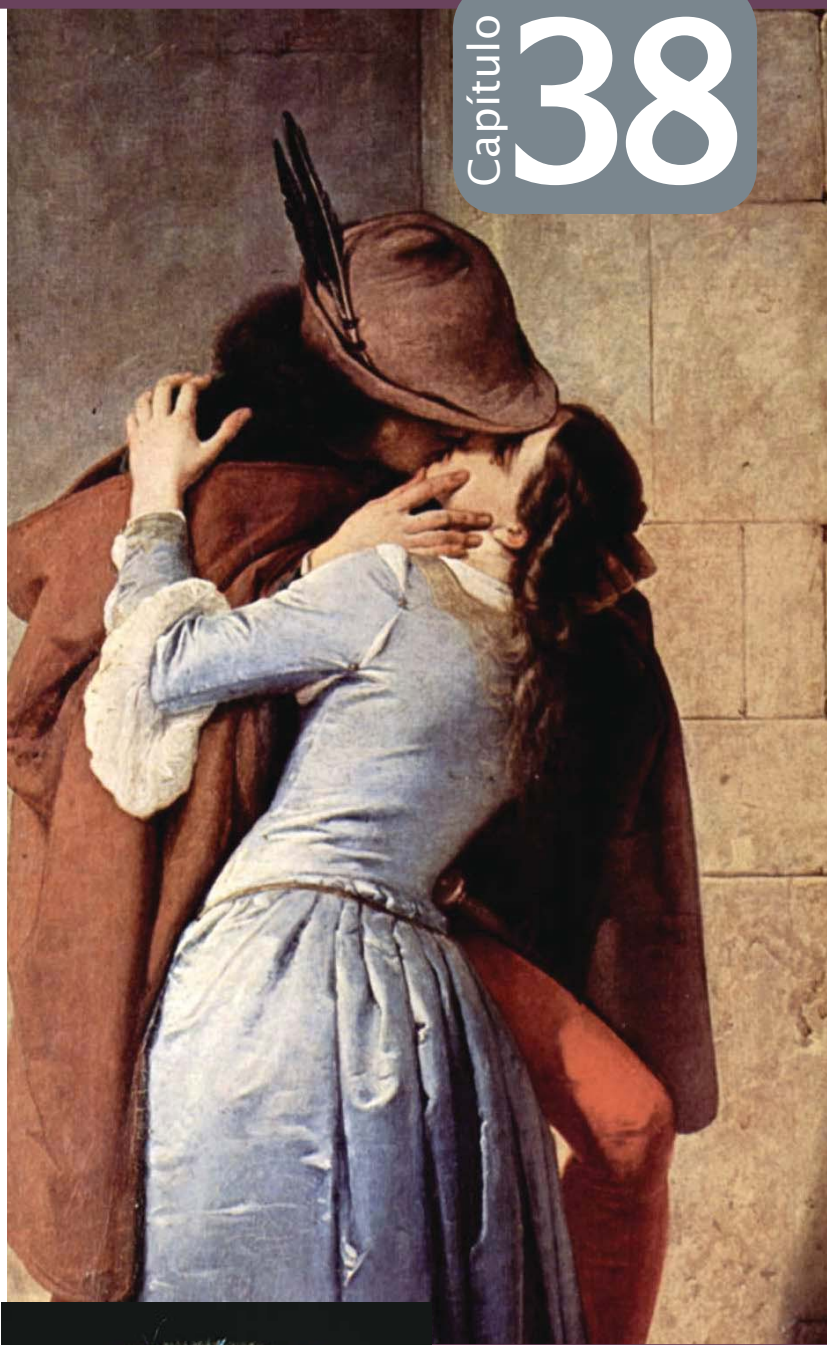
Aplicación de conceptos

1. Un estudiante decide realizar un proyecto de ciencias sobre el efecto de la glándula tiroides en la metamorfosis de la rana. Instala tres acuarios con renacuajos. Agrega tiroxina al agua de uno de ellos, el fármaco tiouracilo al segundo y al tercero no le añade nada. El tiouracilo destruye la tiroxina. Suponiendo que el estudiante utiliza las concentraciones fisiológicas apropiadas, pronostica qué sucederá.
2. Sugiere una hipótesis acerca del sistema endocrino para explicar por qué muchas aves ponen sus huevos en primavera y por qué en las granjas productoras de huevo mantienen las luces encendidas durante la noche.
3. **BioÉtica** Algunos padres interesados en las becas deportivas escolares para sus hijos piden a los médicos que les receten tratamientos hormonales para el crecimiento, aun cuando sus hijos se encuentran dentro del rango de estatura normal. ¿Qué dilemas biológicos y éticos representa esta situación para los padres, hijos, médicos, entrenadores y juntas de becas escolares?
4. ¿Por qué piensas que la leptina puede ser necesaria para el inicio de la pubertad en las niñas?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

El sistema nervioso

Capítulo 38



▲ Amor: "¿Un fuego que brilla en los ojos de los amantes... una locura prácticamente discreta" o simplemente la mezcla correcta de sustancias químicas en lo más profundo del cerebro de los enamorados? El *Microtus ochrogaster* proporciona algunos conocimientos sobre la base neuroquímica del amor emocional. (detalle)

Estudio de caso

¿Cómo te amo?

"¡Espera! ¿Qué es esa luz que asoma por la ventana?

Es el Este y Julieta es el Sol."

—*Romeo y Julieta*, Acto II, escena II

EN LA OBRA *ROMEO Y JULIETA* de Shakespeare, dos adolescentes se enamoran a primera vista. Unas horas más tarde, mientras Romeo observa a Julieta asomada por la ventana, la ve como si fuera el Sol que ilumina su vida. Esta obra de Shakespeare ilustra con dramatismo el poder del amor romántico, por el cual los amantes desafían a su familia, arriesgan su fortuna y su futuro y, por último, sacrifican su vida.

Desde luego, el romance no es la única manifestación del amor. El amor de una madre por su hijo es igual de poderoso. Incluso algunas personas han definido su vida y han estado dispuestas a morir por amor a Dios y a su país. Pero, ¿qué es el amor? ¿Todos estos tipos de amor son diferentes o están relacionados? ¿Qué pasa en el cerebro cuando dos amantes se encuentran o una madre arrulla a su bebé?

Nadie lo sabe con seguridad; en todo caso, no en la gente. Quizá lo sorprendente es que los neurocientíficos saben mucho del amor, o por lo menos de la unión en parejas y el sexo, en lo que respecta a un pequeño roedor llamado ratón de las praderas. Si Julieta hubiera sido uno de estos roedores, su primer encuentro con Romeo habría liberado gran cantidad de oxitocina, la misma hormona que provoca las contracciones uterinas durante el parto. La oxitocina se habría unido a receptores en algunas pequeñas áreas del cerebro, haciendo que las células nerviosas liberaran dopamina, conocida a menudo como el químico del placer del cerebro. Se habría sentido maravillosamente. Es más, habría asociado esa sensación de euforia con Romeo. Asimismo, en caso de que Romeo hubiera sido un ratón de las praderas, algunas de las moléculas y regiones del cerebro habrían diferido, pero el resultado final habría sido similar: la liberación de un torrente de dopamina, y habría pensado que la sensación que ello le provocaba sólo podía estar asociada con Julieta. De modo que es muy probable que ambos ratones de las praderas se aparearan y unieran sus vidas, aunado a ello el hecho de construir un nido, vivir juntos y criar a sus hijos.

¿Cómo perciben su mundo los seres humanos y otros animales? ¿Cómo evalúan lo que perciben, y se tranquilizan o emocionan, temen o se entusiasman? ¿Cómo responden con comportamientos apropiados como descansar, comer o aparearse? Aunque no se ha entendido por completo la mayoría de las percepciones y comportamientos, las respuestas a estas preguntas se encuentran en el sistema nervioso.

De un vistazo

Estudio de caso ¿Cómo te amo?

38.1 ¿Cuáles son las estructuras y las funciones de las células nerviosas?

Las funciones de una neurona se localizan en partes separadas de la célula

38.2 ¿De qué manera las neuronas producen y transmiten la información?

Las señales eléctricas transportan la información dentro de una sola neurona

Las neuronas utilizan sustancias químicas para comunicarse entre sí en las sinapsis

De cerca Las señales eléctricas en las neuronas

BioFlix™ How Neurons Work (disponible en inglés)

De cerca La transmisión sináptica

Estudio de caso continuación ¿Cómo te amo?

BioFlix™ How Synapses Work (disponible en inglés)

38.3 ¿Cómo procesan la información los sistemas nerviosos?

El flujo de información en el sistema nervioso requiere cuatro operaciones básicas

38.4 ¿Cómo están organizados los sistemas nerviosos?

Los sistemas nerviosos complejos están centralizados

38.5 ¿Cuáles son las estructuras y funciones del sistema nervioso en los seres humanos?

El sistema nervioso periférico une al sistema nervioso central con el resto del cuerpo

El sistema nervioso central está conformado por la médula espinal y el cerebro

La médula espinal controla muchos reflejos y conduce la información hacia y desde el cerebro

El encéfalo se conforma de varias estructuras que realizan funciones específicas

Guardián de la salud: Drogas, neurotransmisores y adicción

Estudio de caso continuación ¿Cómo te amo?

El "hemisferio izquierdo" y el "hemisferio derecho" del cerebro se especializan en distintas funciones

El aprendizaje y la memoria implican cambios bioquímicos y estructurales en partes específicas del cerebro

Investigación científica: Neuroimagenología: observar al cerebro en acción

Estudio de caso otro vistazo ¿Cómo te amo?

38.1 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS Y LAS FUNCIONES DE LAS CÉLULAS NERVIOSAS?

El sistema nervioso tiene dos tipos de células principales: **neuronas**, llamadas a menudo células nerviosas, y **células gliales**. Como se verá más adelante, las neuronas reciben, procesan y transmiten la información. Las células gliales ayudan a la función neuronal de varias formas, como proveer nutrientes, regular la composición del líquido extracelular en el cerebro y la médula espinal, modular la comunicación entre las neuronas, y acelerar el movimiento de las señales eléctricas dentro de las neuronas. Aunque las células gliales son muy importantes —pues el sistema nervioso no podría funcionar sin ellas—, este capítulo se enfoca en la estructura y función de las neuronas.

Las funciones de una neurona se localizan en partes separadas de la célula

Una neurona debe realizar cuatro funciones:

1. Recibir información del ambiente interno o externo, o de otras neuronas.
2. Procesar esta información, a menudo junto con la de otras fuentes, y producir una señal eléctrica.
3. Transportar la señal eléctrica, en ocasiones a una distancia considerable, hasta la unión con otra célula.
4. Transmitir la información a otras células, ya sea a otras neuronas o a las células de músculos o glándulas.

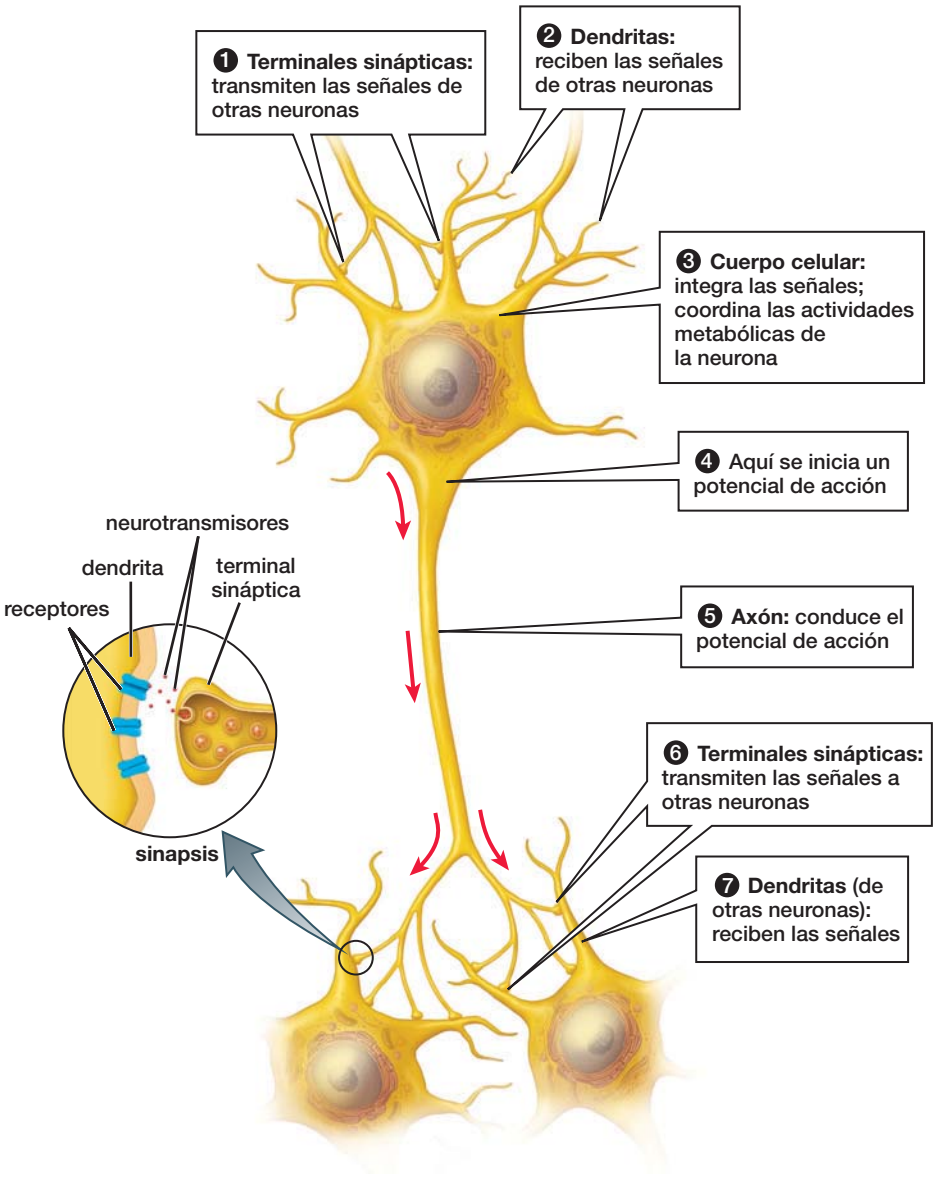
Aunque las neuronas varían en gran medida en su estructura, en la mayoría de los vertebrados éstas se encuentran conformadas por cuatro partes diferentes: dendritas, un cuerpo celular, un axón y terminales sinápticas (**FIGURA 38-1**), que llevan a cabo las cuatro funciones mencionadas.

Las dendritas responden a los estímulos

Las **dendritas**, formadas por tallos ramificados que sobresalen del cuerpo celular, realizan la función de "recibir la información" (**FIGURA 38-1** ❷ y ❼). Sus ramas ofrecen un área de superficie extensa para recibir las señales, ya sea del ambiente o de otras neuronas. Las dendritas de las neuronas sensoriales tienen adaptaciones en la membrana que les permiten producir señales eléctricas en respuesta a estímulos específicos del ambiente externo (como presión, olor o luz) o interno (como temperatura corporal, pH sanguíneo o la posición de una articulación). Las dendritas de las neuronas en el cerebro y la médula espinal por lo regular responden a compuestos químicos conocidos como **neurotransmisores**, liberados por otras neuronas.

El cuerpo celular procesa las señales de las dendritas

Las señales eléctricas viajan hacia las dendritas y convergen en el **cuerpo celular** de las neuronas, que llevan a cabo la función de "procesar la información" (**FIGURA 38-1** ❸). El cuerpo celular "acumula" o integra las señales eléctricas que recibe de las dendritas. Como se verá en breve, algunas de estas señales son positivas y otras son negativas. Si su suma es lo bastante positiva, la neurona produce una señal eléctrica extensa y rápida conocida como **potencial de acción** (**FIGURA 38-1** ❹). El cuerpo celular contiene también los organelos encontrados en la mayoría de las células, como núcleo, retículo endoplasmático y aparato de Golgi, y realiza actividades celulares típicas como la síntesis de moléculas complejas y la coordinación del metabolismo celular.


❶ Terminales sinápticas: transmiten las señales de otras neuronas
❷ Dendritas: reciben las señales de otras neuronas
❸ Cuerpo celular: integra las señales; coordina las actividades metabólicas de la neurona
❹ Aquí se inicia un potencial de acción
❺ Axón: conduce el potencial de acción
❻ Terminales sinápticas: transmiten las señales a otras neuronas
❼ Dendritas (de otras neuronas): reciben las señales
neurotransmisores
dendrita
terminal sináptica
receptores
sinapsis

◀ **FIGURA 38-1 Partes especializadas y funciones de una neurona** Las flechas de color rojo indican los potenciales de acción que pasan del cuerpo celular al axón y las terminales sinápticas.

El axón conduce los potenciales de acción por largas distancias

En una neurona típica, una fibra larga llamada **axón** se extiende hacia fuera del cuerpo celular. El axón conduce los potenciales de acción (FIGURA 38-1 ❺) del cuerpo celular a las terminales sinápticas en el extremo del axón, donde entra en contacto con otras células (FIGURA 38-1 ❶ y ❻). Los axones individuales pueden extenderse desde tu médula espinal hasta tus dedos del pie, una distancia aproximada de un metro, por lo que las neuronas son las células más largas del cuerpo. Por lo regular, los axones están unidos en los **nervios**, de modo muy similar a los alambres unidos en un cable eléctrico. En los vertebrados, los axones unidos en los nervios surgen del cerebro y la médula espinal y se extienden a todas las regiones del cuerpo.

En las sinapsis, las señales son transmitidas de una célula a otra

El sitio donde una neurona se comunica con otra célula se conoce como **sinapsis**. Una sinapsis típica consiste en (1) la **terminal sináptica**, que es un ensanchamiento en el extremo de un axón de la neurona "transmisora"; (2) una dendrita o cuerpo celular de una neurona "receptora", célula muscular o glandular y (3) una pequeña brecha que separa ambas células (FIGURA 38-1 ❻); *véase* también la figura 38-4 más adelante en este capítulo). La mayoría de las terminales sinápticas contiene neurotransmisores liberados en respuesta a un potencial de acción que llega a la terminal. La membrana plasmática de estas neuronas receptoras porta los receptores que se unen a los neurotransmisores y estimulan una respuesta en esta célula. Por tanto, en una sinapsis, la salida de la primera célula se convierte en la entrada de la segunda.

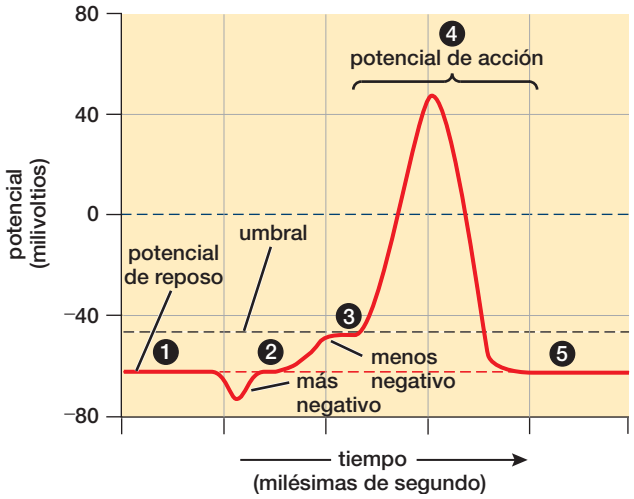
38.2 ¿DE QUÉ MANERA LAS NEURONAS PRODUCEN Y TRANSMITEN LA INFORMACIÓN?

Aunque hay muchas excepciones, como regla general, la información se transporta *dentro* de una neurona por señales eléctricas, y la información se transmite *entre* las neuronas mediante neurotransmisores que son liberados por una neurona y recibidos por una segunda neurona.

Las señales eléctricas transportan la información dentro de una sola neurona

En la década de 1930, los biólogos desarrollaron formas de registrar los eventos eléctricos dentro de neuronas individuales. Descubrieron que una neurona inactiva no estimulada mantiene una diferencia de voltaje eléctrico constante, o potencial, en toda su membrana plasmática, similar al voltaje a través de los polos de una batería. Este voltaje, llamado **potencial de reposo**, siempre es negativo dentro de la célula y varía entre −40 a −90 milivoltios (mV; milésimas de voltio) aproximadamente.

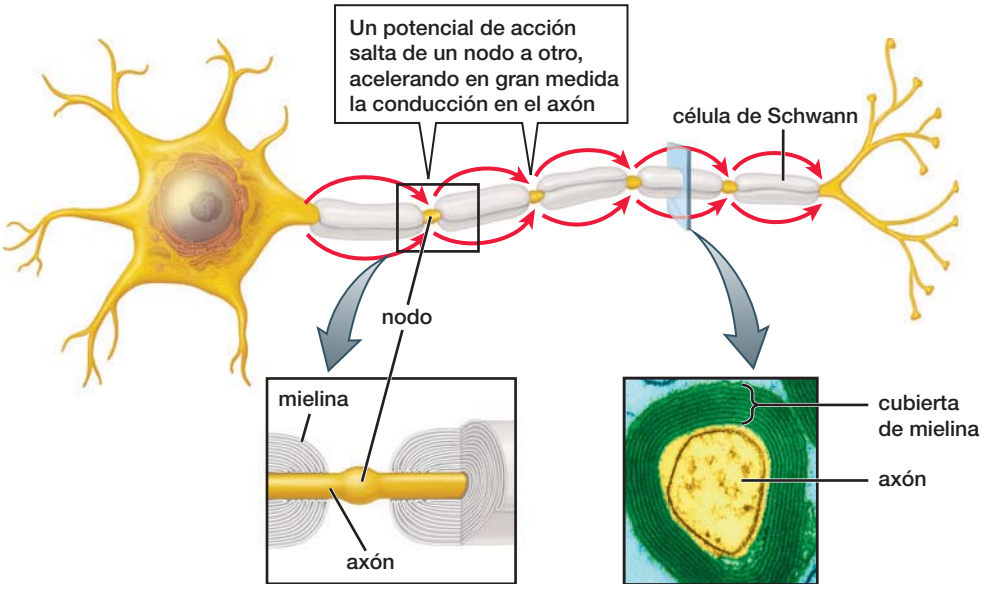
Si la neurona recibe un estímulo, ya sea natural o por una corriente eléctrica aplicada por un investigador, el potencial en su interior puede volverse más o menos negativo (FIGURA 38-2). Si el potencial se vuelve suficientemente menos negativo, alcanza un nivel llamado **umbral** y produce un potencial de acción. Durante un potencial de acción, el voltaje de la neurona aumenta con rapidez a alrededor de +50 mV en el interior de la célula. Los potenciales de acción duran unas cuantas milésimas de segundo antes de la restauración del potencial de reposo negativo de la célula. Las membranas plasmáticas de los axones se especializan en la conducción de los potenciales de acción desde el cuerpo celular de una neurona hasta las terminales sinápticas del axón. A diferencia de los voltajes eléctricos en los alambres de metal, que disminuyen con la distancia, los potenciales de acción son conducidos del cuerpo celular a la terminal en el axón sin ningún cambio en el voltaje. En la sección "De cerca: Las señales eléctricas en las neuronas", páginas 738 y 739, se estudian los mecanismos celulares de los potenciales de reposo y de acción.



▲ **FIGURA 38-2 Eventos eléctricos durante un potencial de acción** ❶ Una neurona mantiene un voltaje a través de la membrana plasmática, conocido como potencial de reposo, de alrededor de –60 mV en relación con el exterior. ❷ La estimulación del ambiente o de otras células puede hacer que la neurona sea más negativa (deflexión hacia abajo) o menos negativa (deflexión hacia arriba). ❸ Si el potencial se vuelve alrededor de 10 a 20 mV menos negativo, la neurona alcanza el umbral y ❹ produce un breve potencial positivo conocido como potencial de acción. ❺ Después de una o dos milésimas de segundo, el voltaje a través de la membrana plasmática de la neurona regresa al potencial de reposo.

La mielina acelera la conducción de los potenciales de acción

La velocidad a la que el potencial de acción viaja varía en gran medida entre los axones. En general, cuanto más grueso sea el axón, el potencial de acción se mueve con mayor rapidez. Una forma mucho más eficaz de acelerar la conducción es cubrir el axón con un aislante constituido de lípidos conocido como **mielina** (FIGURA 38-3). La mielina está formada por células gliales, oligodendrocitos en el cerebro y la médula espinal, y células de Schwann en el resto del cuerpo, que envuelven el axón cubriéndolo con varias capas de membrana plasmática aislante, con muy poco citoplasma entre sí. Cada capa de mielina cubre alrededor de 0.2 a 2 mm del axón, dejando segmentos cortos de axón descubiertos, conocidos como *nodos*. En vez de viajar de manera continua pero muy lenta por el axón —casi siempre alrededor de 1 a 2 metros por segundo—, los potenciales de acción en los axones cubiertos con mielina "saltan" con rapidez de un nodo a otro, viajando a una velocidad de 3 a 100 metros por segundo (*véase* la figura 38-3).


Un potencial de acción salta de un nodo a otro, acelerando en gran medida la conducción en el axón
célula de Schwann
nodo
mielina
axón
cubierta de mielina
axón

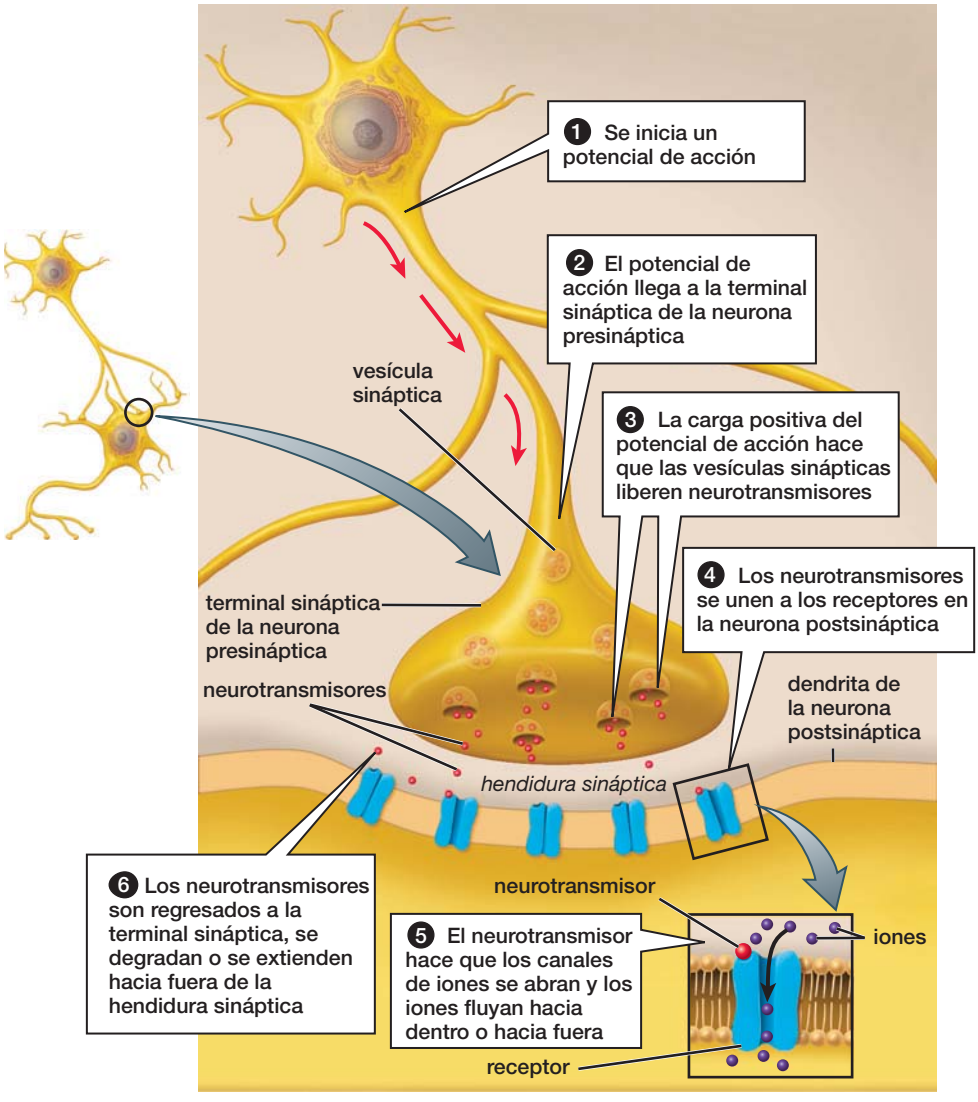
▶ **FIGURA 38-3 Un axón recubierto con mielina** Los axones de muchos vertebrados están cubiertos con mielina, que consiste en capas aislantes de membranas de células gliales especializadas. Los potenciales de acción ocurren sólo en los nodos entre cada capa de mielina, saltando de un nodo a otro (flechas de color rojo), sin tardar casi nada en viajar por debajo de la mielina.

Las neuronas utilizan sustancias químicas para comunicarse entre sí en las sinapsis

Piensa en el potencial de acción como un paquete de información que se mueve hacia abajo del axón. Una vez que llega a la terminal sináptica, esta información debe transmitirse a otra célula, ya sea otra neurona o una célula en un músculo o glándula. En las que se conocen como *sinapsis eléctricas*, la actividad eléctrica puede pasar directamente de una neurona a otra a través de espacios que conectan el interior de las células (*véase* la página 93). En el corazón, las sinapsis eléctricas interconectan las células del músculo cardiaco, ayudando a producir actividad eléctrica coordinada y, por tanto, la contracción del corazón. Aunque las sinapsis eléctricas ocurren en muchos lugares del cerebro de los mamíferos, todavía no se comprende bien su importancia en la función cerebral. Con mucha frecuencia, las neuronas utilizan sustancias químicas para comunicarse entre sí o con células de músculos o glándulas. Aquí, el análisis se limitará a estas sinapsis químicas.

En el lenguaje común, la palabra *transmitir* significa "enviar algo", y eso es exactamente lo que sucede en una sinapsis, donde la terminal sináptica de una neurona se une a la dendrita de otra (**FIGURA 38-4**). Las dos neuronas en realidad no se tocan en una sinapsis: un espacio diminuto, la **hendidura sináptica**, separa a la primera (**neurona presináptica**) de la segunda (**neurona postsináptica**). La neurona presináptica envía moléculas neurotransmisoras a través de este espacio hasta la neurona postsináptica. Se sintetizan distintas neuronas y responden a una amplia variedad de neurotransmisores. La **Tabla 38-1** enlista algunos neurotransmisores importantes y sus funciones.

Una terminal sináptica contiene numerosas vesículas, cada una llena de moléculas neurotransmisoras. Al iniciarse un potencial de acción (**FIGURA 38-4** ❶), éste viaja a través de un axón hasta llegar a la terminal sináptica (**FIGURA 38-4** ❷). El interior de la terminal se carga positivamente, lo que inicia una cascada de cambios que hace que algunas de estas vesículas liberen neurotransmisores en la hendidura sináptica (**FIGURA 38-4** ❸). (En realidad, la liberación de neurotransmisores es un caso especializado de exocitosis; *véanse* las páginas 90 y 91). La superficie exterior de la membrana plasmática de la neurona postsináptica, justo del otro lado de la hendidura sináptica, está repleta de proteínas receptoras que se especializan en unirse a los neurotransmisores liberados por la neurona presináptica. Las moléculas neurotransmisoras se extienden por toda la hendidura y se unen a estos receptores (**FIGURA 38-4** ❹).


❶ Se inicia un potencial de acción
❷ El potencial de acción llega a la terminal sináptica de la neurona presináptica
vesícula sináptica
❸ La carga positiva del potencial de acción hace que las vesículas sinápticas liberen neurotransmisores
❹ Los neurotransmisores se unen a los receptores en la neurona postsináptica
terminal sináptica de la neurona presináptica
neurotransmisores
dendrita de la neurona postsináptica
hendidura sináptica
❻ Los neurotransmisores son regresados a la terminal sináptica, se degradan o se extienden hacia fuera de la hendidura sináptica
neurotransmisor
❺ El neurotransmisor hace que los canales de iones se abran y los iones fluyan hacia dentro o hacia fuera
iones
receptor

◀ FIGURA 38-4 Estructura y función de la sinapsis

PREGUNTA Imagina un experimento en el que las neuronas que aquí ilustramos se bañan en una solución que contiene veneno para los nervios. La neurona presináptica es estimulada y produce un potencial de acción, pero esto no da como resultado un PPS en la neurona presináptica. Cuando el investigador agrega algún neurotransmisor a la sinapsis, la neurona postsináptica sigue sin producir ningún PPS. ¿Cómo actúa el veneno para interrumpir la función nerviosa?

De cerca *Las señales eléctricas en las neuronas*

La permeabilidad del potasio produce el potencial de reposo

El potencial de reposo se basa en un equilibrio entre los gradientes químicos y eléctricos, y se mantiene mediante el transporte activo y una membrana selectivamente permeable a iones específicos. Los iones del citoplasma consisten sobre todo de iones potasio con carga positiva (K^+) y grandes moléculas orgánicas con carga negativa como ATP y proteínas, que no pueden salir de la célula (**FIGURA E38-1a**, abajo). Fuera de la célula, el líquido extracelular contiene más que nada iones sodio con carga positiva (Na^+) y iones cloruro con carga negativa (Cl^-). Las gradientes de concentración de Na^+ y K^+ se conservan mediante una proteína de transporte activo en la membrana plasmática llamada **bomba de sodio-potasio (Na^+-K^+)**, que bombea simultáneamente K^+ hacia dentro de la célula y Na^+ hacia el exterior de la misma.

En una neurona no estimulada, sólo K^+ puede cruzar la membrana plasmática, viajando a través de proteínas de membrana específicas llamadas canales de K^+ en reposo (*véase* figura E38-1a, abajo). En la membrana también hay canales de Na^+ y K^+ con "puertas de voltaje"; como su nombre lo dice, tienen "puertas" en sus poros que se abren o se cierran debido al voltaje que cruza la membrana plasmática. En una neurona no estimulada, estos canales de Na^+ y K^+ con puertas de voltaje se cierran. Más adelante se describe la función de los canales con puertas de voltaje.

Como la concentración de K^+ es más alta en el interior de la célula que en su exterior, el K^+ se difunde fuera de la célula a través de los canales de K^+ en reposo, dejando atrás los iones orgánicos con carga negativa (*véase* la figura E38-1a, abajo). Conforme el interior de la célula adquiere una carga cada vez más negativa, el K^+ es atraído eléctricamente de regreso a la célula. Con el tiempo, el voltaje negativo dentro de la célula se vuelve lo suficientemente alto para que el índice de K^+ que sale quede exactamente equilibrado con el índice de K^+ que regresa mediante la atracción eléctrica (no se muestra en la figura E38-1a). Este voltaje negativo es el potencial de reposo.

Los cambios en la permeabilidad al sodio y al potasio producen el potencial de acción

Los potenciales de acción ocurren cuando el potencial de reposo cambia, volviéndose menos negativo y alcanzando el voltaje del umbral (casi siempre alrededor de 10 a 20 mV menos negativo que el potencial de reposo). En el umbral, los canales de Na^+ con puertas de voltaje se abren, lo que permite un influjo rápido de Na^+ y hace que el interior de la neurona sea positivo (**FIGURA E38-1b**).

Los canales de Na^+ con puertas de voltaje permanecen abiertos muy poco tiempo y luego se cierran en forma espontánea. Mientras tanto, los canales de K^+ con puertas de voltaje se abren, permitiendo que el K^+ fluya hacia fuera de la célula, restaurando el potencial de reposo negativo (**FIGURA E38-1c**).

Los potenciales de acción son conducidos a través de los axones sin cambiar la amplitud

Los potenciales de acción son todo o nada: si la neurona no llega al umbral, no habrá potencial de acción; si llega al umbral, ocurrirá un potencial de acción completo y viajará a todo lo largo del axón.

Por lo general, un potencial de acción se inicia en el punto en que el axón sale del cuerpo celular de una neurona. Cuando el Na^+ entra en el axón, su carga positiva repele otros iones con carga positiva en el citoplasma del axón. Imagina una mesa de billar con una docena de bolas alineadas en fila, tocándose entre sí. Si golpeas una bola en uno de los extremos con el taco, la bola en el extremo opuesto sale disparada al instante, mientras que las bolas en el centro permanecen en su lugar. De modo similar, cuando el Na^+ entra durante un potencial de acción, su carga positiva repele otros iones con carga positiva a lo largo del axón, provocando casi al instante que el potencial de las áreas cercanas se vuelva más positivo y supere el umbral. Esto hace que los canales de Na^+ en estas áreas cercanas se abran, iniciando un nuevo potencial de acción. El Na^+ entra en estos nuevos lugares ligeramente más allá de ese punto en el axón (*véase* la figura E38-1c, arriba), iniciando otra vez todo el proceso. Como un nuevo potencial de acción completo se produce una y otra vez a lo largo de todo el axón, éste viaja hasta su extremo sin perder voltaje.

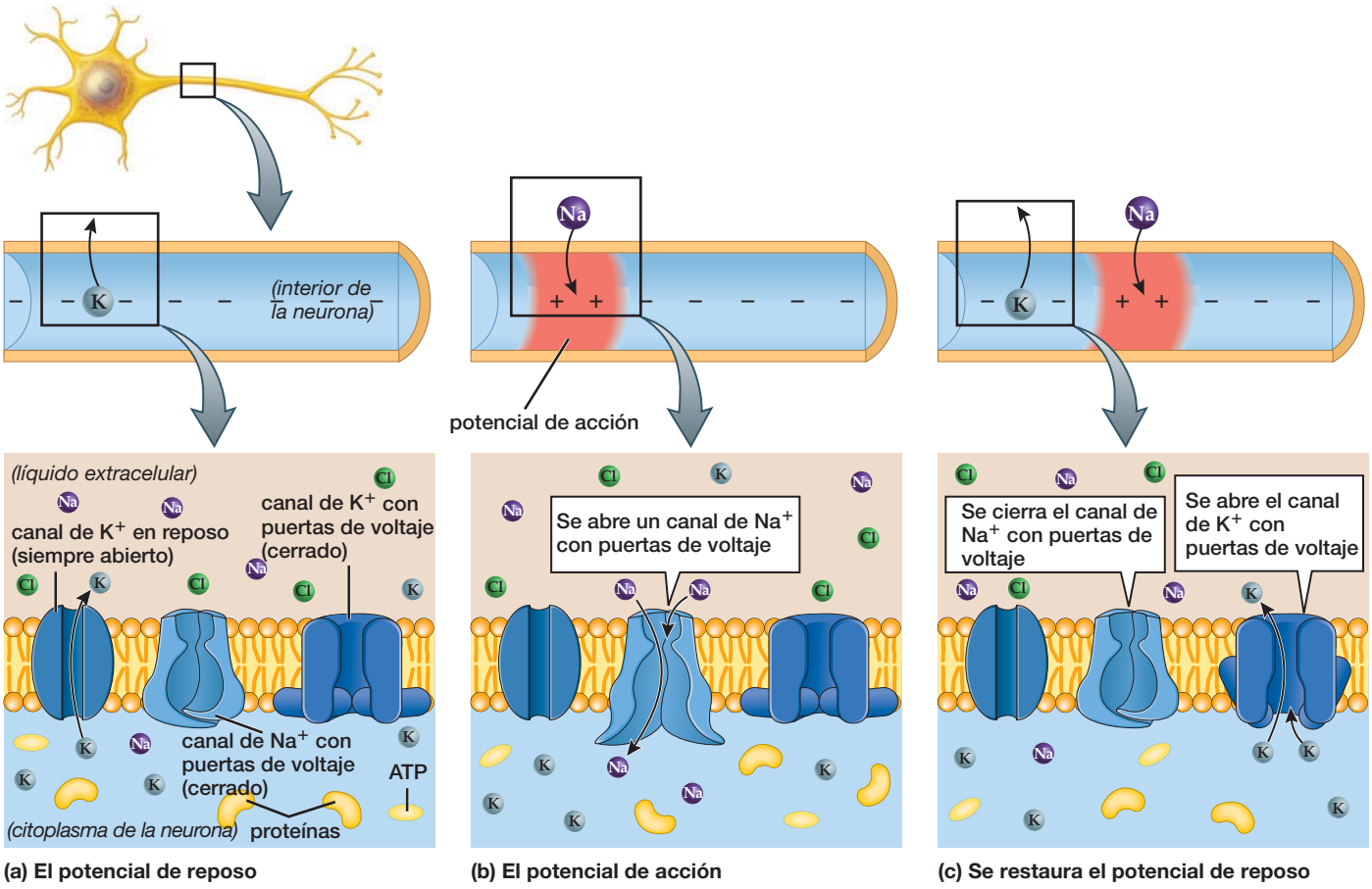
Cuando la onda de cargas positivas pasa por un punto determinado a lo largo del axón, se restaura el potencial de reposo mientras los canales de K^+ con puertas de voltaje se abren y el K^+ fluye hacia el exterior (*véase* la figura E38-1c).

Sólo se intercambia una fracción diminuta del total de K^+ y Na^+ dentro y alrededor de la neurona durante cada potencial de acción, de modo que los gradientes de concentración de K^+ y Na^+ no cambian de manera notoria. A largo plazo (de minutos a horas), la actividad de la bomba de Na^+-K^+ mantiene la concentración de gradientes de ambos iones.

Las sinapsis producen potenciales postsinápticos de excitación o de inhibición

Cabe recordar que la información por lo regular se transporta dentro de una neurona por medio de señales eléctricas. Estas señales que recorren con rapidez grandes distancias desde el cuerpo celular de una neurona hasta sus terminales presinápticas, se transportan por potenciales de acción. Por tanto, la actividad sináptica casi siempre altera la actividad eléctrica de la neurona postsináptica, haciendo que la neurona sea más o menos propensa a disparar potenciales de acción.

En casi todas las sinapsis, las proteínas receptoras en la neurona postsináptica se encuentran físicamente conectadas a canales de iones que se extienden por toda la membrana plasmática de la neurona. Cuando las moléculas neurotransmisoras se unen a estas proteínas receptoras, abren los canales de iones. Dependiendo de qué canales estén asociados con un receptor específico, se pueden mover a través de ellos iones de Na^+, K^+, Ca^{2+} o Cl^- (**FIGURA 38-4** ❺), lo cual provoca un pequeño y breve cambio en el voltaje, conocido como **potencial postsináptico (PPS)**. Si la neurona postsináptica se vuelve más negativa (deflexión hacia abajo en la figura 38-2 ❷), su potencial de reposo se aleja más del umbral, lo que reduce la probabilidad de iniciar un potencial de acción. Este cambio en el voltaje se conoce como **potencial postsináptico de inhibición (PPSI)**. Si la neurona postsináptica se vuelve menos negativa (deflexión hacia arriba en la figura 38-2 ❷), su potencial de reposo se acerca más al umbral y es más probable que inicie un potencial de acción. Como consecuencia, este cambio en el voltaje se llama **potencial postsináptico de excitación (PPSE)**.


(interior de la neurona)
potencial de acción
(líquido extracelular)
canal de K+ en reposo (siempre abierto)
canal de K+ con puertas de voltaje (cerrado)
canal de Na+ con puertas de voltaje (cerrado)
ATP
(citoplasma de la neurona)
proteínas
Se abre un canal de Na+ con puertas de voltaje
Se cierra el canal de Na+ con puertas de voltaje
Se abre el canal de K+ con puertas de voltaje
(a) El potencial de reposo
(b) El potencial de acción
(c) Se restaura el potencial de reposo

▲ **FIGURA E38-1 Los mecanismos iónicos subyacentes a los potenciales de reposo y acción** Las ilustraciones superiores en cada parte de la figura muestran una sección de un axón, con los movimientos iónicos importantes a través de la membrana plasmática durante **(a)** el potencial de reposo, **(b)** la fase en aumento de un potencial de acción y **(c)** la fase en disminución de un potencial de acción que ocurre en la parte del axón en el cuadro. En la ilustración superior de la parte **(c)**, se inició un nuevo potencial de acción, en una parte más alejada del axón (el Na^+ entra en el axón). Las ilustraciones inferiores muestran la distribución de los iones dentro y fuera del axón, los canales iónicos importantes que controlan los potenciales de reposo y acción, y los movimientos de los iones a través de los canales en la parte del axón en el cuadro.

BioFlix™ How Neurons Work (disponible en inglés)

Tabla 38-1 Algunos neurotransmisores importantes

Neurotransmisor	Ubicación en el sistema nervioso	Algunas funciones importantes
acetilcolina	Sinapsis entre neuronas motoras y músculos; sistema nervioso autónomo, muchas áreas del cerebro	Activa los músculos esqueléticos; activa los órganos blanco del sistema nervioso parasimpático
Dopamina	Mesencéfalo	Importante en las emociones, los placeres y el control del movimiento
Norepinefrina (noradrenalina)	Sistema nervioso simpático	Activa los órganos blanco del sistema nervioso simpático
Serotonina	Mesencéfalo, puente de Varolio y bulbo raquídeo	Influye en el humor y en el sueño
Glutamato	Muchas áreas del cerebro y médula espinal	Principal neurotransmisor de excitación en el sistema nervioso central
Glicina	Médula espinal	Principal neurotransmisor de inhibición en la médula espinal
GABA (ácido gamma aminobutírico)	Muchas áreas del cerebro y médula espinal	Principal neurotransmisor de inhibición en el cerebro
Endorfinas	Muchas áreas del cerebro y médula espinal	Influye en el humor, reduce las sensaciones de dolor
Óxido nítrico	Muchas áreas del cerebro	Importante en la formación de recuerdos

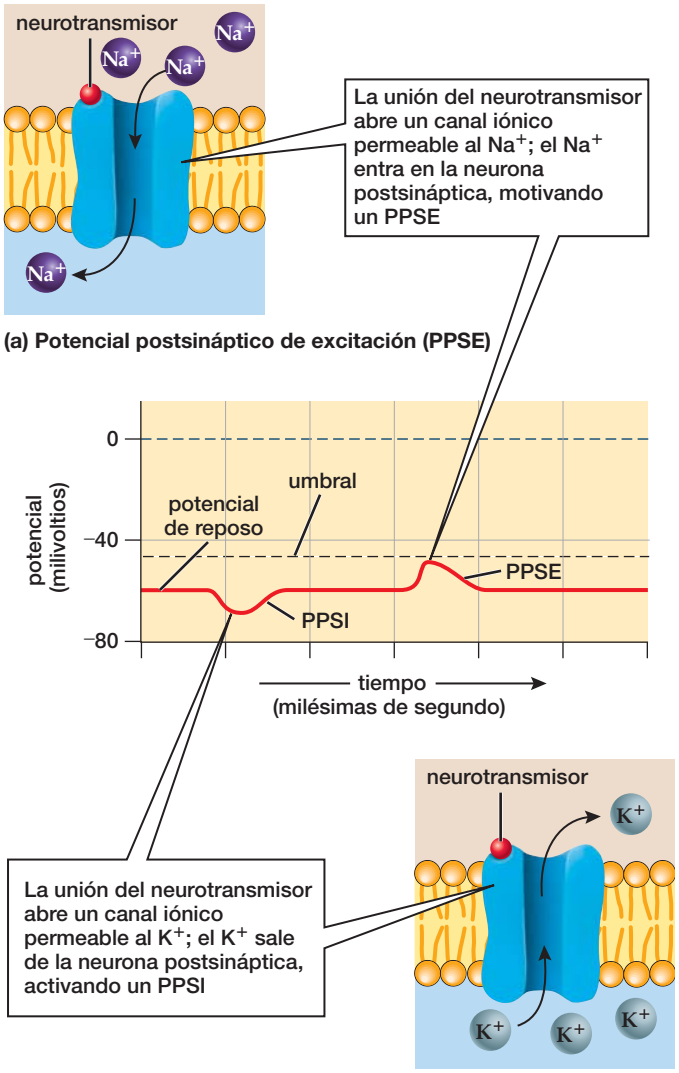
De cerca *La transmisión sináptica*

Cuando un potencial de acción llega a una terminal presináptica, la carga positiva dentro de la terminal abre un nuevo grupo de canales de iones con puertas de voltaje, los cuales son selectivamente permeables al calcio (Ca^{2+}). La concentración de Ca^{2+} fuera de la terminal es aproximadamente 10 mil veces más alta que la concentración en el interior. Por tanto, el Ca^{2+} entra en la terminal, donde activa una serie de proteínas que provocan que los neurotransmisores que contienen vesículas se fundan con la membrana presináptica y liberen su neurotransmisor en la hendidura sináptica.

Los neurotransmisores se dispersan a través de la hendidura y se unen a las proteínas receptoras en la célula postsináptica. Por lo regular, lo anterior tiene uno de dos efectos. En algunas sinapsis, el resultado de la unión neurotransmisor-receptor es similar a lo que sucede cuando una hormona péptida se une a su receptor (*véase* la figura 37-2): se sintetizan los mensajeros intracelulares, y cambia el metabolismo de la célula postsináptica. Sin embargo, en la mayoría de las sinapsis, las proteínas receptoras se encuentran unidas a canales de iones, y la unión de neurotransmisores abre los canales (**FIGURA E38-2**).

Si los canales son permeables al Na^+ (**FIGURA E38-2a**), el Na^+ se difunde a lo largo de su gradiente de concentración hacia la neurona postsináptica, haciendo que la célula sea menos negativa. Si la neurona postsináptica se vuelve suficientemente menos negativa, puede llegar al umbral y producir un potencial de acción. Como "excitan" a la célula postsináptica, estos cambios de voltaje se conocen como potenciales postsinápticos de excitación (PPSE).

Si los canales son permeables al K^+ (**FIGURA E38-2b**), el K^+ se difunde fuera de la célula, volviéndola más negativa. El hecho de que la célula sea más negativa inhibe la producción de potenciales de acción en la célula postsináptica, de modo que el cambio de voltaje se llama potencial postsináptico de inhibición (PPSI).



▶ **FIGURA E38-2 La unión del neurotransmisor a las proteínas receptoras abre los canales de iones (a)** El mecanismo iónico de un PPSE. **(b)** El mecanismo iónico de un PPSI.

En la sección "De cerca: La transmisión sináptica" se explican los mecanismos mediante los cuales la unión de neurotransmisores a receptores provoca PPS.

La acción de los neurotransmisores por lo general es breve

Piensa qué sucedería si una neurona presináptica empezara a estimular una célula postsináptica y nunca dejara de hacerlo. Por ejemplo, podrías contraer los bíceps, flexionar el brazo y ¡dejarlo flexionado para siempre! No resulta sorprendente que el sistema nervioso tenga varias formas de concluir una acción neurotransmisora. Algunos neurotransmisores, sobre todo la acetilcolina —el transmisor que estimula las células de los músculos esqueléticos— son degradados en poco tiempo por las enzimas en la hendidura sináptica. Muchos otros se transportan de regreso a la neurona presináptica (**FIGURA 38-4** ❻). Para todos los neurotransmisores, estos mecanismos están complementados por la difusión fuera de la hendidura sináptica.

La suma de los potenciales postsinápticos determina la actividad de una neurona

La mayoría de los potenciales postsinápticos son pequeñas señales que desaparecen en poco tiempo, pero que viajan la distancia suficiente para llegar al cuerpo celular. Ahí, determinan si se produce un potencial de acción. ¿Cómo? Las dendritas y el cuerpo celular de una sola neurona a menudo reciben PPSE y PPSI de las terminales sinápticas de miles de neuronas presinápticas. Los voltajes de todos los PPS que llegan al cuerpo de la célula postsináptica se suman simultáneamente, proceso conocido como **integración**. Si al sumarse los potenciales postsinápticos de excitación e inhibi-

Estudio de caso continuación

¿Cómo te amo?

Diferentes especies animales e incluso distintos individuos en una especie tienen diferentes números y tipos de receptores para neurotransmisores. Los *Microtus ochrogastes* monógamos, por ejemplo, tienen una densidad muy alta de receptores de dopamina, el neurotransmisor de recompensa, en ciertas partes del cerebro. Por el contrario, *Microtus montanus*, otra especie de ratón de campo, tiene concentraciones de receptores de dopamina mucho más bajas en estas regiones del cerebro. Entre los seres humanos, la gente con fobias sociales tiene menos receptores de dopamina en las áreas de recompensa del cerebro que aquellos con una interacción social adecuada.

ción elevan el potencial eléctrico dentro de la neurona por encima del umbral, la célula postsináptica produce un potencial de acción.

BioFlix™ How Synapses Work (disponible en inglés)

38.3 ¿CÓMO PROCESAN LA INFORMACIÓN LOS SISTEMAS NERVIOSOS?

La neurona individual utiliza un lenguaje de potenciales de acción sencillo; no obstante, este lenguaje básico permite a los animales realizar comportamientos complejos. Una clave sobre la versatilidad del sistema nervioso es la presencia de redes de neuronas que van desde docenas hasta millones de células. Como en las computadoras, elementos sencillos pueden llevar a cabo tareas sorprendentes si se conectan de manera apropiada.

El flujo de información en el sistema nervioso requiere cuatro operaciones básicas

Como mínimo, un sistema nervioso debe ser capaz de realizar cuatro operaciones:

1. Determinar el tipo de estímulo.
2. Determinar e indicar la intensidad de un estímulo.
3. Integrar la información de diversas fuentes.
4. Iniciar y dirigir respuestas apropiadas.

La naturaleza de un estímulo está determinada por las conexiones entre los sentidos y el cerebro

Si los potenciales de acción son unidades de información de casi todas las neuronas, y si todos los potenciales de acción son básicamente iguales, ¿de qué manera el cerebro determina *qué* es un estímulo (luz, sonido, hambre) o *qué tan fuerte* es el estímulo?

Todos los sistemas nerviosos interpretan qué es un estímulo monitoreando qué neuronas disparan los potenciales de acción. Por ejemplo, tu cerebro interpreta los potenciales de acción que ocurren en los axones de tus nervios ópticos (que se originan en el ojo y viajan hasta las áreas de la visión en el cerebro) como la sensación de luz. Se dice que un fisiólogo alemán se sentó un día en una habitación oscura y se picó el ojo, lo que causó un ligero daño en la retina y produjo potenciales de acción que viajaron hasta el cerebro. (Como dicen los anuncios en televisión que muestran automóviles a toda velocidad en pistas de carreras, ¡*no* intentes esto en casa!) ¿El resultado? "Vio estrellas" porque su cerebro interpretó como luz los potenciales de acción en su nervio óptico. De ahí que distingas el sonido de la música del sabor del café, o el sabor amargo de éste de lo dulce del azúcar, porque estos estímulos diferentes dan como resultado potenciales de acción en distintos axones que se conectan a diversas áreas de tu cerebro.

La intensidad de un estímulo se codifica por la frecuencia de los potenciales de acción

Como todos los potenciales de acción son casi del mismo tamaño y duración, no es posible codificar la información sobre la fuerza, o **intensidad**, de un estímulo (como el volumen de un sonido) en un solo potencial de acción. En vez de ello, la intensidad se codifica de otras dos maneras (**FIGURA 38-5**). Primero, es posible que la intensidad esté señalada por la frecuencia de los potenciales de acción en una sola neurona. Cuanto más intenso sea el estímulo, la neurona disparará con mayor rapidez los potenciales de acción. En segundo lugar, la mayoría de los sistemas nerviosos tienen muchas neuronas que pueden responder a la misma información. Los estímulos más fuertes excitan a una mayor cantidad de estas neuronas, mientras que los estímulos más débiles excitan a menos neuronas. Por tanto, también es posible señalar la intensidad mediante el número de neuronas similares que se activan al mismo tiempo. Un toque muy suave puede hacer que un solo receptor en tu piel dispare potenciales de acción muy lentamente (**FIGURA 38-5a**); un pinchazo fuerte puede hacer que se activen varios receptores del tacto, algunos de ellos con mucha rapidez (**FIGURA 38-5b**).

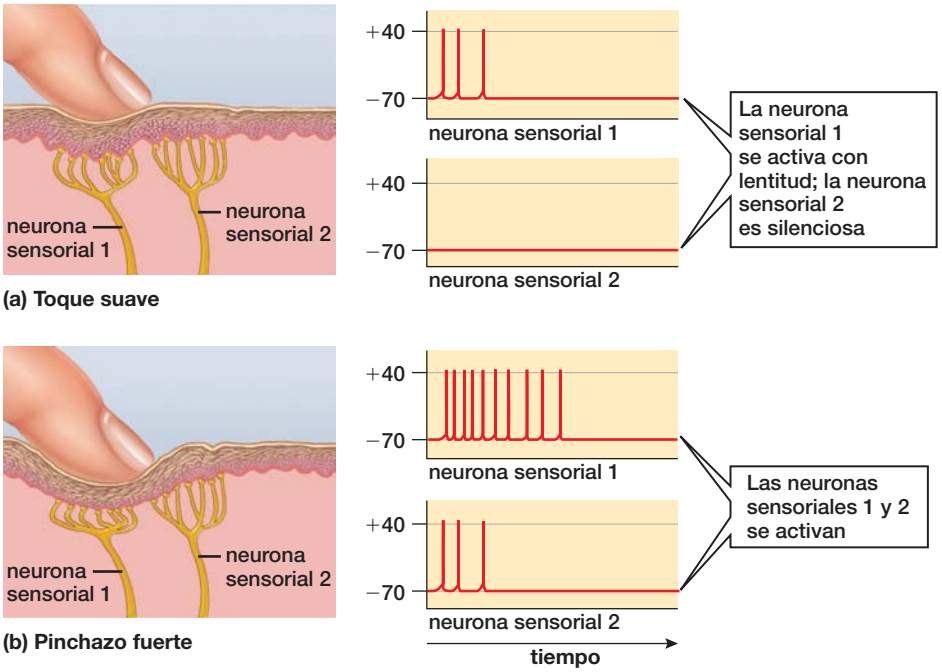
El sistema nervioso procesa información de varias fuentes

Tu cerebro es bombardeado en forma continua por estímulos sensoriales provenientes del interior y el exterior del cuerpo. El cerebro debe evaluar estos datos, determinar cuáles son importantes y decidir cómo responder. Los sistemas nerviosos integran información de varias fuentes: muchas neuronas pueden enviar sus señales a unas cuantas neuronas. Por ejemplo, muchas neuronas sensoriales pueden converger en un número menor de células cerebrales. Algunas de estas células del cerebro actúan como "células que toman decisiones", sumando los potenciales postsinápticos que resultan de la actividad sináptica de las neuronas sensoriales. Dependiendo de su fuerza relativa (y de otros factores internos como las hormonas o la actividad metabólica), producen las acciones apropiadas.

El sistema nervioso produce salidas a los músculos y las glándulas

Los potenciales de acción de las neuronas que toman decisiones pueden viajar a otras partes del cerebro, a la médula espinal o a los sistemas nerviosos simpático y parasimpático (que se describen más adelante). Con el tiempo, la información del sistema nervioso estimula la actividad en los músculos o glándulas que producen comportamientos.

Los mismos principios de conectividad y codificación de la intensidad que se acaban de mencionar para la información sensorial se utilizan para los datos procedentes del cerebro. Los músculos o glándulas activados se determinan por sus conexiones con el cerebro o la médula espinal. Por ejemplo, las neuronas que activan tus bíceps son diferentes a las que activan los músculos en tu cara. La dureza con la que un músculo se contrae es determinada por la cantidad de neuronas conectadas a éste y la rapidez con la que estas neuronas disparan potenciales de acción.



▶ **FIGURA 38-5 Intensidad de los estímulos de las señales** La intensidad de un estímulo está determinada por la velocidad a la que las neuronas sensoriales individuales producen potenciales de acción, así como por el número de neuronas sensoriales activadas. **(a)** En este ejemplo, un ligero toque activa sólo la neurona sensorial más cercana, que dispara los potenciales de acción a baja velocidad. **(b)** Un fuerte pinchazo activa también las neuronas sensoriales cercanas, provocando que la más próxima se active con rapidez y las más distantes con mayor lentitud.

PREGUNTA Con base en esta información, ¿en qué crees que se diferencian las áreas de la piel que son especialmente sensibles al tacto con respecto a las áreas menos sensibles?

38.4 ¿CÓMO ESTÁN ORGANIZADOS LOS SISTEMAS NERVIOSOS?

La mayoría de las conductas están controladas por rutas compuestas por cuatro elementos:

1. Las **neuronas sensoriales** responden a un estímulo, ya sea interno o externo al cuerpo.
2. Las **interneuronas** reciben señales de las neuronas sensoriales, hormonas, neuronas que almacenan recuerdos y muchas otras fuentes. Con base en esta información, a menudo las interneuronas activan las neuronas motrices.
3. Las **neuronas motrices** reciben instrucciones de las neuronas sensoriales o interneuronas y activan músculos o glándulas.
4. Los **efectores**, que por lo general son músculos o glándulas, llevan a cabo la respuesta dirigida por el sistema nervioso.

Las conductas sencillas, como los reflejos (*véase* la sección 38.5), pueden ser controladas por la actividad en tan sólo dos o tres neuronas (una neurona sensorial, una neurona motriz y quizá una interneurona intermedia), estimulando posteriormente un solo músculo. Muchos reflejos no utilizan el cerebro para nada. En los seres humanos, los reflejos simples, como la conocida reacción refleja de la rodilla o los reflejos de retiro ante el dolor, son producidos por las neuronas en la médula espinal.

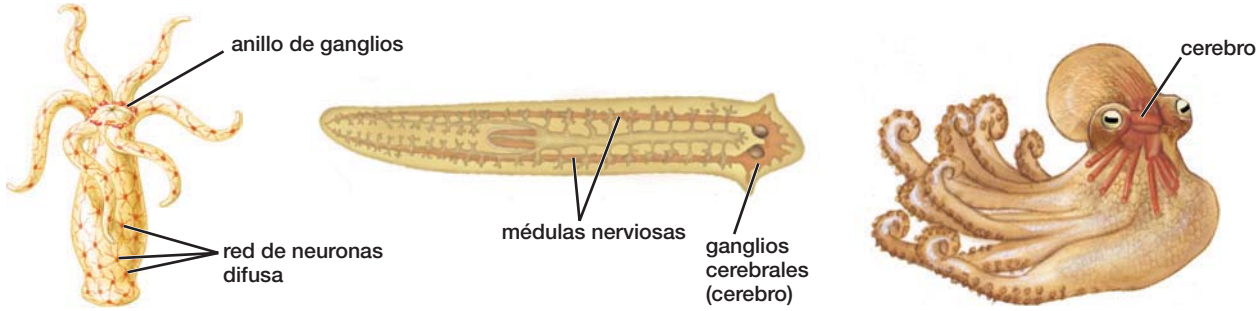
Las conductas complejas están organizadas por rutas neurales interconectadas, en las que varios tipos de información sensorial (con recuerdos, hormonas y otros factores) convergen en un grupo de interneuronas. Mediante la integración de potenciales postsinápticos de varias fuentes, las interneuronas "deciden" qué hacer y estimulan a las neuronas motrices para dirigir la actividad apropiada en músculos y glándulas. Tal vez se requieran cientos o incluso millones de neuronas, sobre todo en el cerebro, para realizar acciones complejas como tocar el piano, pero los principios siguen siendo los mismos.

Los sistemas nerviosos complejos están centralizados

En el reino animal, en realidad hay sólo dos diseños de sistemas nerviosos: un sistema nervioso difuso, como el de los cnidarios (*Hydra*, medusas y demás organismos del filum; **FIGURA 38-6a**), y un sistema nervioso centralizado, encontrado en diversos grados en organismos más complejos.

No resulta sorprendente que el diseño del sistema nervioso esté muy relacionado con el estilo de vida de un animal. Los cnidarios que presentan simetría radial (*véase* la figura 23-2) no tienen "frente", de modo que no ha existido una presión evolutiva para concentrar los sentidos en un lugar. Por ejemplo, una *Hydra* se ancla en una roca en el fondo de un estanque, de modo que es igualmente probable que la presa o los depredadores vengan de una misma dirección. Los sistemas nerviosos de los cnidarios están compuestos por una red de neuronas, a menudo llamada **red nerviosa**, entretejida a través de los tejidos del animal. Por todas partes se encuentran neuronas agrupadas, lo que se conoce como **ganglio**, pero nada parecido a un verdadero cerebro.

Casi todos los demás animales presentan simetría bilateral con extremos definidos de cabeza y cola. Como por lo regular la cabeza es la primera parte del cuerpo que se enfrenta a la comida, el peligro y los compañeros potenciales, resulta ventajoso tener los órganos de los sentidos concentrados en ella. Con la evolución se desarrollaron ganglios grandes con la función de integrar la información recolectada por los sentidos y dirigir las acciones apropiadas. A través del tiempo evolutivo, los principales órganos de los sentidos de los animales con sistemas nerviosos complejos se localizaron en la cabeza, y los ganglios se centralizaron en un cerebro. Esta tendencia, llamada cefalización, se observa con claridad en los invertebrados (**FIGURAS 38-6b, c**). La cefalización alcanza su máxima expresión en los vertebrados, en los que casi todos los cuerpos celulares del sistema nervioso se encuentran en el cerebro y la médula espinal.



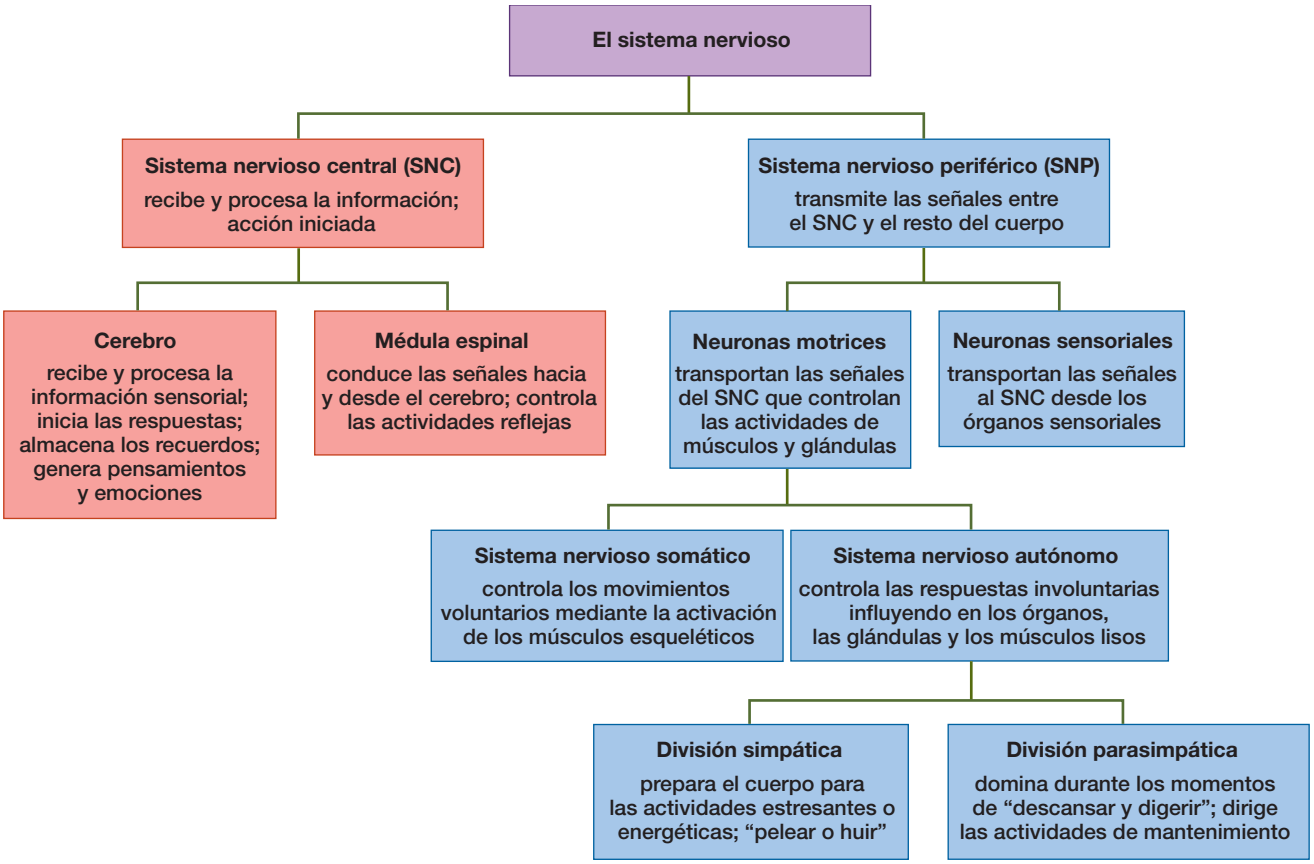
▲ **FIGURA 38-6 Organización del sistema nervioso** **(a)** El sistema nervioso difuso de la *Hydra* contiene unas cuantas concentraciones de neuronas en la base de los tentáculos, pero no tiene cerebro. Las señales neurales se conducen en todas las direcciones por todo el cuerpo. **(b)** El gusano plano tiene un sistema nervioso menos difuso, con un grupo de ganglios en la cabeza. **(c)** El pulpo tiene un cerebro grande y complejo, y sus capacidades para el aprendizaje rivalizan con aquellas de algunos mamíferos.

38.5 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS Y FUNCIONES DEL SISTEMA NERVIOSO EN LOS SERES HUMANOS?

El sistema nervioso de todos los mamíferos, incluidos los seres humanos, se puede dividir en dos partes: central y periférico. Cada una de las cuales tiene otras subdivisiones (FIGURA 38-7). El **sistema nervioso central (SNC)** está conformado por el **cerebro** y la **médula espinal**. El **sistema nervioso periférico (SNP)** está integrado por neuronas situadas fuera del SNC y axones que conectan a estas neuronas con el SNC. Los cuerpos celulares de las neuronas en el SNP se localizan a menudo en los ganglios junto a la médula espinal (*véanse* las figuras 38-9 y 38-10 más adelante) o en los ganglios cerca de los órganos blanco, como los ganglios en la cabeza y el cuello que controlan las glándulas salivales (*véase* la figura 38-8).

El sistema nervioso periférico une al sistema nervioso central con el resto del cuerpo

Los nervios del sistema nervioso periférico conectan el cerebro y la médula espinal con el resto del cuerpo, incluidos músculos, glándulas, órganos sensoriales y los sistemas digestivo, respiratorio, urinario, reproductor y circulatorio. Los nervios periféricos contienen axones de neuronas sensoriales, los cuales llevan información


El sistema nervioso
Sistema nervioso central (SNC)
recibe y procesa la información; acción iniciada
Sistema nervioso periférico (SNP)
transmite las señales entre el SNC y el resto del cuerpo
Cerebro
recibe y procesa la información sensorial; inicia las respuestas; almacena los recuerdos; genera pensamientos y emociones
Médula espinal
conduce las señales hacia y desde el cerebro; controla las actividades reflejas
Neuronas motrices
transportan las señales del SNC que controlan las actividades de músculos y glándulas
Neuronas sensoriales
transportan las señales al SNC desde los órganos sensoriales
Sistema nervioso somático
controla los movimientos voluntarios mediante la activación de los músculos esqueléticos
Sistema nervioso autónomo
controla las respuestas involuntarias influyendo en los órganos, las glándulas y los músculos lisos
División simpática
prepara el cuerpo para las actividades estresantes o energéticas; "pelear o huir"
División parasimpática
domina durante los momentos de "descansar y digerir"; dirige las actividades de mantenimiento

▲ **FIGURA 38-7 Organización y funciones del sistema nervioso de los vertebrados**

sensorial al sistema nervioso central de todas las partes del cuerpo. (Quizá pienses que estas fibras deberían llamarse dendritas, porque transportan información hacia el cuerpo celular. Sin embargo, los neurobiólogos las llaman axones porque son largas y conducen potenciales de acción.) Los nervios periféricos contienen también los axones de las neuronas motrices que transportan señales del sistema nervioso central a las glándulas y músculos. La porción motriz del sistema nervioso periférico está formada por dos partes: el sistema nervioso somático y el sistema nervioso autónomo.

El sistema nervioso somático controla el movimiento voluntario

Las neuronas motrices del **sistema nervioso somático** forman sinapsis con los músculos esqueléticos y controlan el movimiento voluntario. Cuando tomas notas, levantas una taza con café o ajustas tu reproductor de música, tu sistema nervioso somático está a cargo. Los cuerpos celulares de las neuronas motrices somáticas se localizan en la médula espinal (*véase* la figura 38-10 más adelante). Sus axones van directo a los músculos que controlan. En el capítulo 40 se estudian los músculos.

El sistema nervioso autónomo controla las acciones involuntarias

Las neuronas motrices del **sistema nervioso autónomo** inervan el corazón, los músculos lisos y las glándulas, y producen más que nada acciones involuntarias. El sistema nervioso autónomo es controlado sobre todo por el hipotálamo, la médula y el puente de Varolio, partes del cerebro que se describen más adelante en este capítulo. Se divide en dos: la **división simpática** y la **división parasimpática**. Las dos divisiones del sistema nervioso autónomo inervan la mayoría de los mismos órganos, pero casi siempre producen efectos opuestos (FIGURA 38-8).

Las neuronas de la división simpática liberan la norepinefrina (noradrenalina), un neurotransmisor hacia sus órganos blanco, preparando al cuerpo para actividades estresantes o energéticas, como pelear, escapar o presentar un examen. Durante estas actividades de alerta, "pelear o huir"; el sistema nervioso simpático reduce la actividad en el tracto digestivo, redirigiendo parte del suministro de sangre a los músculos de brazos y piernas. El ritmo cardiaco se acelera. Las pupilas de los ojos se agrandan, admitiendo más luz, y las vías respiratorias en los pulmones se expanden, dejando entrar más aire. Esto también puede suceder si de repente te piden que respondas una pregunta en clase, ¡sobre todo si no conoces la respuesta!

Las neuronas de la división parasimpática liberan acetilcolina hacia sus órganos blanco. La división parasimpática domina durante las actividades de mantenimiento que es posible llevar a cabo en el tiempo libre, conocidas a menudo como "descansar y digerir". Bajo el control parasimpático, el tracto digestivo se activa, el ritmo cardiaco se hace más lento y las vías respiratorias en los pulmones se contraen, porque el cuerpo necesita de un menor flujo de sangre y menos oxígeno.

El sistema nervioso central está conformado por la médula espinal y el cerebro

La médula espinal y el cerebro constituyen el sistema nervioso central (SNC). El SNC recibe y procesa la información sensorial, genera los pensamientos y dirige las respuestas. El SNC consiste sobre todo de interneuronas; ¡probablemente alrededor de 100 mil millones!

El cerebro y la médula espinal se encuentran protegidos del daño físico de tres maneras. La primera línea de defensa es una armadura ósea, que consiste en el cráneo, que rodea el cerebro, y una cadena de vértebras que protege la médula espinal. Debajo de los huesos se encuentran tres capas de tejidos conectivos llamados meninges (*véase* la figura 38-12a, más adelante en este capítulo). Entre las capas de las meninges, el líquido cerebroespinal, un líquido claro similar al plasma sanguíneo, protege al cerebro y la médula espinal y nutre a las células del SNC.

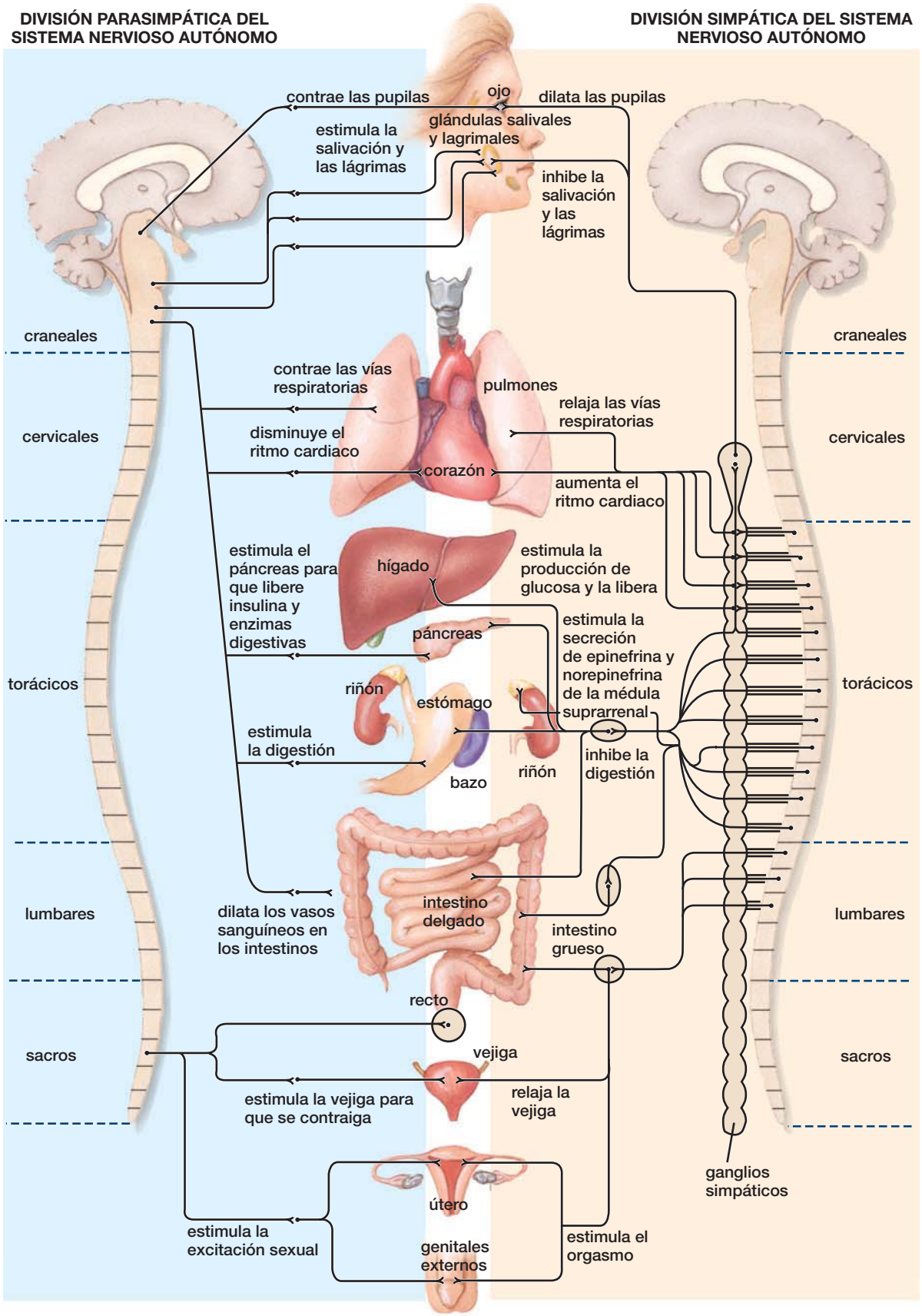
El cerebro también está protegido de químicos dañinos potenciales en el torrente sanguíneo porque las paredes de los capilares cerebrales son mucho menos permeables que los capilares en el resto del cuerpo. Esta **barrera de sangre cerebral** transporta de manera selectiva los materiales necesarios hacia el cerebro, al tiempo que deja fuera muchas sustancias peligrosas. En general, la barrera de sangre cerebral evita que las sustancias solubles en agua difundan de la sangre hacia el cerebro, pero muchas sustancias solubles en lípidos pueden difundirse a través de las paredes de los capilares.

La médula espinal controla muchos reflejos y conduce la información hacia y desde el cerebro

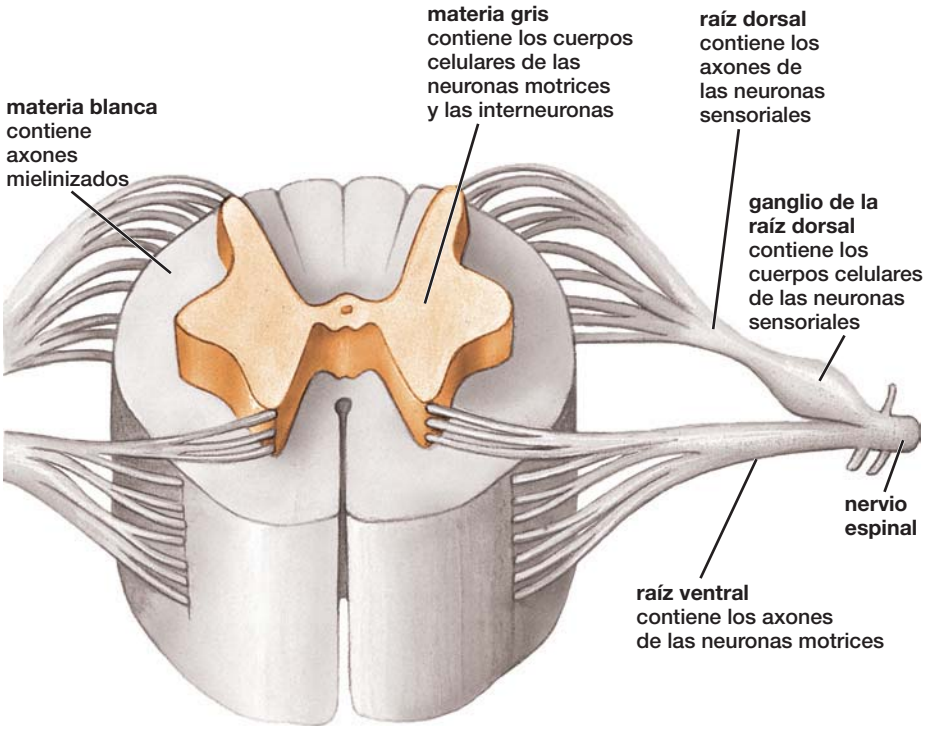
La médula espinal, que tiene más o menos el grosor de tu dedo meñique (FIGURA 38-9) se extiende desde la base del cerebro hasta la parte baja de la espalda. Los nervios que transportan axones de neuronas sensoriales surgen de la parte dorsal (posterior) de la médula espinal, y aquellos que transportan axones de neuronas motrices surgen de la parte ventral (anterior). Estos nervios salen para formar los nervios espinales que inervan la mayor parte del cuerpo. Debido a su parecido con las raíces de un árbol que surgen en un solo tronco, estas ramificaciones se conocen como raíces dorsales y ventrales de los nervios espinales, respectivamente. Los ensanchamientos de cada raíz dorsal, conocidos como **ganglios de raíces dorsales**, contienen los cuerpos celulares de las neuronas sensoriales.

En el centro de la médula espinal se encuentra un área de **materia gris** en forma de mariposa (*véase* la figura 38-9). (En realidad, "materia gris" es un término poco apropiado, porque el tejido nervioso es predominantemente de color café rosado y se vuelve gris al preservarlo.) En la médula espinal, la materia gris está conformada por los cuerpos celulares de las neuronas motrices que controlan los músculos voluntarios y el sistema nervioso autónomo, y por las interneuronas que se comunican con el cerebro y otras partes de la médula espinal. La materia gris está rodeada de **materia blanca**, que contiene axones recubiertos con mielina de neuronas que se extienden hacia arriba o hacia abajo de la médula espinal (los recubrimientos de mielina constituida de lípidos dan un color blanco a estos axones). Los axones transportan señales sensoriales desde los órganos internos, los músculos y la piel hasta el cerebro. Asimismo, los axones se extienden hacia abajo desde el cerebro, transportando señales que dirigen las porciones motrices del sistema nervioso periférico.

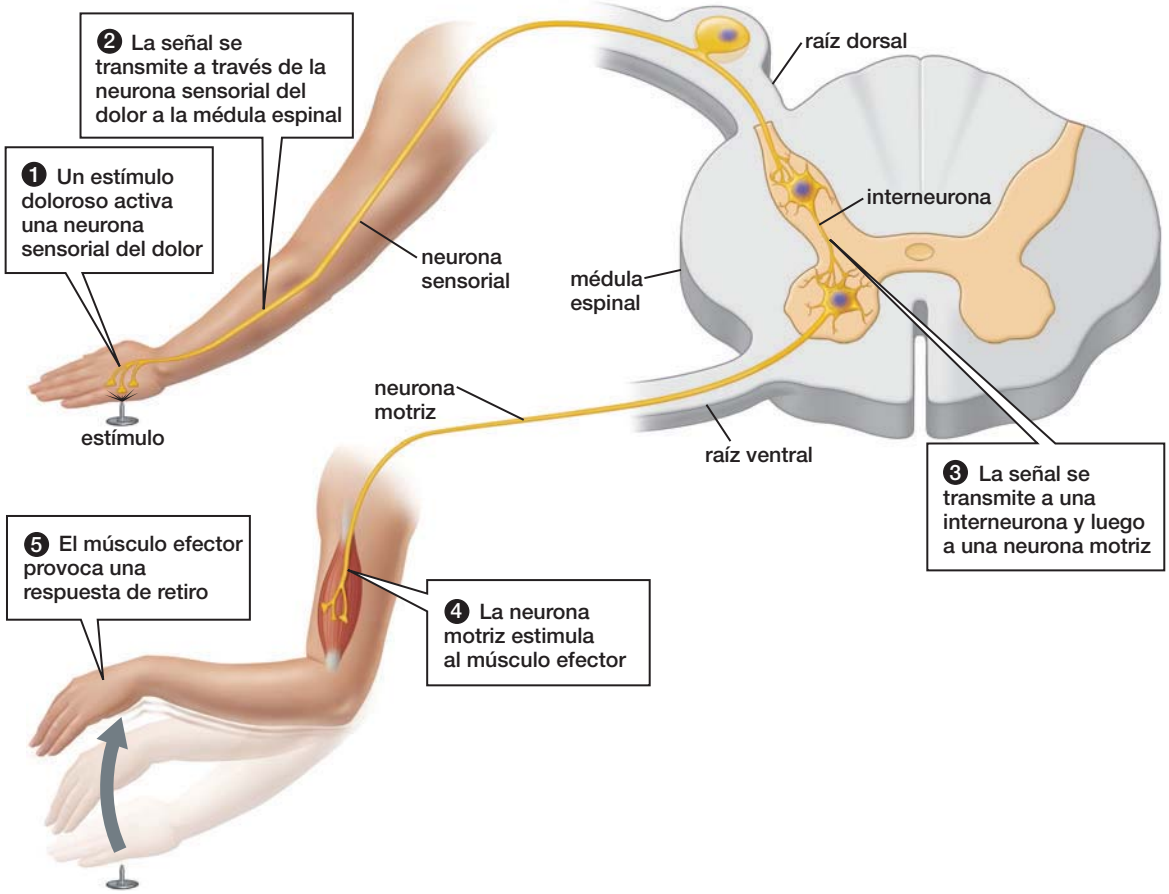
Si la médula espinal se corta, la información sensorial transmitida desde la parte inferior al corte no puede llegar al cerebro, y el resultado motriz del cerebro no puede alcanzar las neuronas motrices localizadas debajo del corte. Por tanto, las partes del cuerpo inervadas por las neuronas motrices y sensoriales localizadas debajo de la lesión se paralizan y se sienten adormecidas, aun cuando las neuronas motrices y sensoriales, los nervios espinales y los músculos permanezcan intactos.



▲ **FIGURA 38-8 El sistema nervioso autónomo** El sistema nervioso autónomo se divide en dos: simpático y parasimpático, que abastecen de nervios a muchos de los mismos órganos pero, en general, producen efectos opuestos. La activación del sistema nervioso autónomo es controlada de forma involuntaria por las señales del hipotálamo.


materia gris
contiene los cuerpos celulares de las neuronas motrices y las interneuronas
raíz dorsal
contiene los axones de las neuronas sensoriales
materia blanca
contiene axones mielinizados
ganglio de la raíz dorsal
contiene los cuerpos celulares de las neuronas sensoriales
nervio espinal
raíz ventral
contiene los axones de las neuronas motrices

▶ **FIGURA 38-9 La médula espinal** En un corte transversal, la médula espinal tiene una región externa de axones mielinizados (materia blanca) que viajan hacia y desde el cerebro, y una región interna en forma de mariposa de dendritas y los cuerpos celulares de las interneuronas y las neuronas motrices (materia gris). Los cuerpos celulares de las neuronas sensoriales se encuentran fuera de la médula, en el ganglio de raíz dorsal.


❷ La señal se transmite a través de la neurona sensorial del dolor a la médula espinal
❶ Un estímulo doloroso activa una neurona sensorial del dolor
raíz dorsal
interneurona
neurona sensorial
médula espinal
neurona motriz
estímulo
raíz ventral
❸ La señal se transmite a una interneurona y luego a una neurona motriz
❺ El músculo efector provoca una respuesta de retiro
❹ La neurona motriz estimula al músculo efector

▲ **FIGURA 38-10 El reflejo de retiro ante el dolor**

PREGUNTA ¿Por qué una víctima paralizada debido a una lesión en la médula espinal, al darle un pinchazo en una parte paralizada del cuerpo, a menudo presenta un reflejo de retiro ante el dolor normal pero no siente ningún dolor?

Los circuitos neuronales para muchos reflejos residen en la médula espinal

El tipo de conducta más sencillo es el **reflejo**, un movimiento en gran medida involuntario de una parte del cuerpo en respuesta a un estímulo. En los vertebrados, muchos reflejos son producidos por la médula espinal y las neuronas periféricas, sin que intervenga el cerebro.

Enseguida se examina el reflejo de retiro ante el dolor, en el que están involucradas neuronas tanto del sistema nervioso central como del periférico (FIGURA 38-10). Si recargas la mano sobre una tachuela, el daño al tejido activa las neuronas sensoriales del dolor (FIGURA 38-10 ❶). Los potenciales de acción en los axones de estas neuronas sensoriales del dolor viajan por el nervio espinal y entran en la médula espinal a través de una raíz dorsal (FIGURA 38-10 ❷). Dentro de la materia gris de la médula, la neurona sensorial del dolor estimula a una interneurona, que a su vez estimula a una neurona motriz (FIGURA 38-10 ❸); las interneuronas se encuentran literalmente "entre otras neuronas", en este caso, entre una neurona sensorial y una motriz. Los potenciales de acción en el axón de la neurona motriz salen de la médula espinal a través de un músculo esquelético. El potencial de acción estimula el músculo (FIGURA 38-10 ❹), que se contrae, alejando tu mano de la tachuela (FIGURA 38-10 ❺).

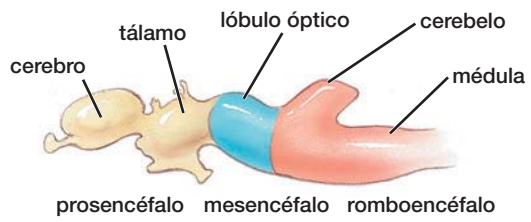
Muchas interneuronas de la médula espinal tienen también axones que se extienden hasta el cerebro. Los potenciales de acción en estos axones informan al cerebro sobre la mano lastimada y pueden disparar conductas más complejas, como gritos de dolor y un aprendizaje sobre los peligros de las tachuelas. El cerebro a su vez envía potenciales de acción a través de los axones en la materia blanca de la médula espinal a las interneuronas y las neuronas motrices en la materia gris. Estas señales del cerebro pueden modificar los reflejos espinales. Con el aprendizaje o la motivación suficientes, puedes suprimir el reflejo de retiro ante el dolor. Para rescatar a un niño de una cuna en llamas, por ejemplo, podrías pasar a través del fuego.

Algunas acciones complejas son coordinadas en la médula espinal

El cableado para algunas actividades muy complejas también reside dentro de la médula espinal. Todas las neuronas y las interconexiones necesarias para los movimientos básicos al caminar y correr, por ejemplo, se encuentran en la médula espinal. La ventaja de esta organización parcialmente independiente entre el cerebro y la médula espinal tal vez sea un incremento en la velocidad y la coordinación, porque los mensajes no tienen que viajar hasta el cerebro y de regreso sólo para mover la pierna hacia delante al caminar. La función del cerebro en estas conductas semiautomáticas consiste en iniciar, guiar y modificar la actividad de las neuronas motrices espinales con base en decisiones conscientes (hacia dónde vas; qué tan rápido debes caminar). Para mantener el equilibrio, el cerebro utiliza también la información sensorial de los músculos para ordenar a las neuronas motrices que ajusten la forma en que se mueven los músculos.

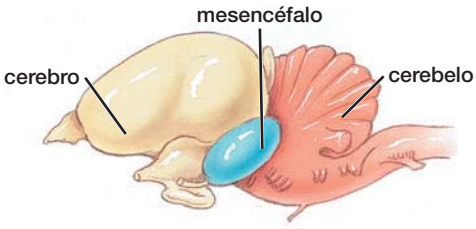
El encéfalo se conforma de varias estructuras que realizan funciones específicas

El cerebro de todos los vertebrados tiene tres partes principales: el **romboencéfalo**, el **mesencéfalo** y el **prosencéfalo** (FIGURA 38-11a). Los científicos creen que en los primeros vertebrados estas tres

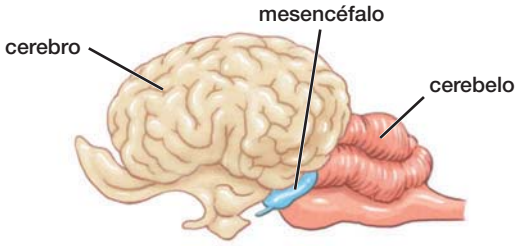


(a) Cerebro de un embrión vertebrado

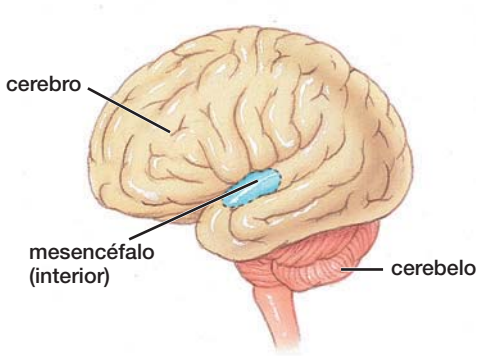
(b) Cerebro de un tiburón



(c) Cerebro de un ganso



(d) Cerebro de un caballo



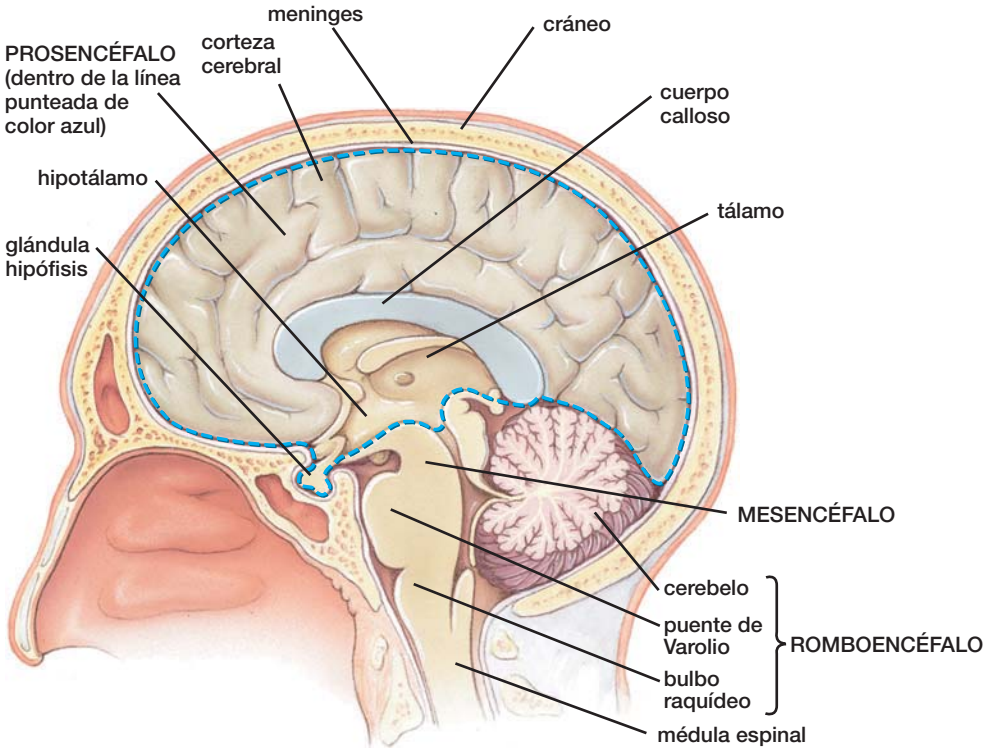
(e) Cerebro humano

▲ **FIGURA 38-11 Comparación de los cerebros de varios vertebrados** **(a)** El cerebro de los embriones vertebrados modernos, el cual se pensaba que era similar al de los ancestros distantes de los vertebrados actuales, está conformado de tres regiones diferentes: el prosencéfalo, el mesencéfalo y el romboencéfalo. **(b)** El cerebro de un tiburón adulto conserva su organización básica. **(c)** En el ganso, el mesencéfalo se reduce y el cerebro y el cerebelo son más grandes. **(d, e)** En los mamíferos, en especial en los seres humanos, el cerebro es muy grande en comparación con otras regiones cerebrales.

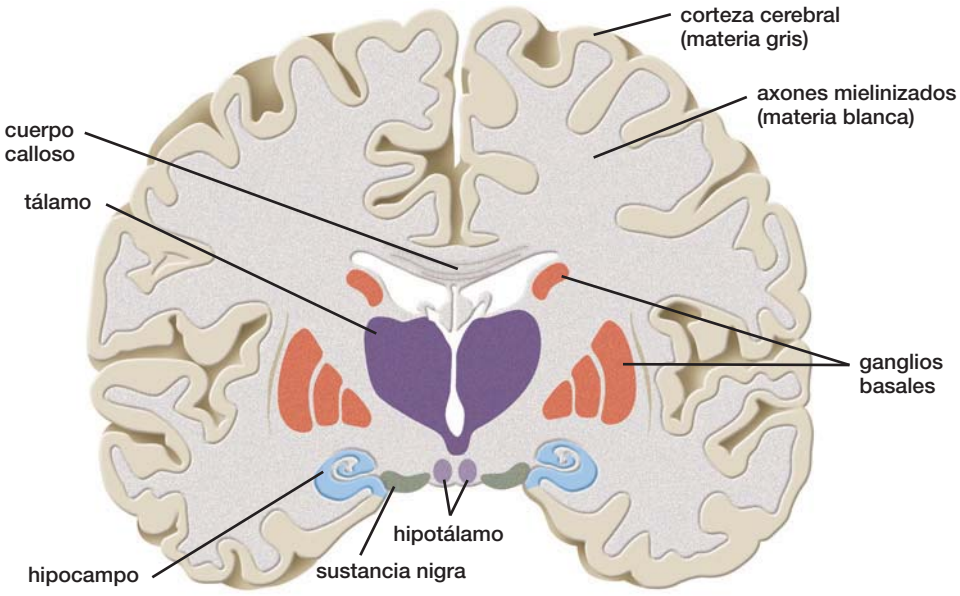
divisiones anatómicas también eran divisiones funcionales: el romboencéfalo regulaba las conductas automáticas como la respiración y el ritmo cardiaco, el mesencéfalo controlaba la visión y el prosencéfalo se ocupaba más que nada del sentido del olfato. En los vertebrados no mamíferos, las tres divisiones siguen siendo prominentes (FIGURAS 38-11b, c). Sin embargo, en los mamíferos, sobre todo en los seres humanos, las regiones del cerebro se modificaron en forma significativa. Algunas redujeron su tamaño; otras, en especial el prosencéfalo, crecieron mucho (FIGURAS 38-11d, e). Las principales estructuras del cerebro humano aparecen en la FIGURA 38-12.

El romboencéfalo está conformado por el bulbo raquídeo, el puente de Varolio y el cerebelo

En los seres humanos y otros mamíferos, el romboencéfalo consta del bulbo raquídeo, el puente de Varolio y el cerebelo (FIGURA 38-12a). Tanto en su estructura como en su función, el **bulbo raquídeo** es muy similar a una extensión ensanchada de la médula espinal. Al igual que ésta, el bulbo raquídeo tiene cuerpos celulares neuronales en el centro, rodeados por una capa de axones mielinizados. Controla varias funciones automáticas, como



(a) Corte lateral del cerebro humano



(b) Corte transversal del cerebro

▶ **FIGURA 38-12 El cerebro humano** Cortes del cerebro humano **(a)** a través de la línea media entre los hemisferios cerebrales, que muestra el romboencéfalo, el mesencéfalo y el prosencéfalo, y **(b)** de oreja a oreja, mostrando sobre todo el cerebro. No todas las estructuras cerebrales son visibles en estos cortes.

la respiración, el ritmo cardiaco, la presión arterial y la deglución. Ciertas neuronas en el **puente de Varolio**, localizadas justo arriba del bulbo raquídeo, parecen influir en las transiciones entre el sueño y la vigilia y entre las diferentes etapas del sueño. Otras neuronas en el puente de Varolio influyen en la velocidad y en el patrón de la respiración.

El **cerebelo** es crucial para coordinar los movimientos del cuerpo. Recibe información tanto de los centros de comando en el prosencéfalo que controlan el movimiento como de los sensores de posición en los músculos y articulaciones. Al comparar la información de estas dos fuentes, el cerebelo guía los movimientos suaves y precisos y la posición del cuerpo. El cerebelo participa también en el *aprendizaje motriz*. Cuando aprendes a escribir, a lanzar un balón o a tocar la guitarra, tu prosencéfalo dirige tus movimientos, con cierta torpeza. Una vez que adquieres experiencia, tu prosencéfalo sigue "decidiendo" qué hacer (por ejemplo, hacia dónde lanzar el balón), pero tu cerebelo se hace más responsable de garantizar que las acciones se realicen de manera apropiada. No es sorprendente que el cerebelo sea especialmente grande en los animales cuyas actividades requieren de una coordinación de movimientos finos o de maniobras aéreas, como es el caso de los murciélagos y las aves (*véase* la figura 38-11c).

El mesencéfalo contiene grupos de neuronas que contribuyen al movimiento, la excitación y la emoción

El mesencéfalo es muy pequeño en los humanos (*véanse* las figuras 38-11e y 38-12a). Contiene un centro de recepción auditiva y grupos de neuronas que controlan los movimientos reflejos de los ojos. Por ejemplo, si estás sentado en clase y alguien entra corriendo por la puerta, los centros en tu mesencéfalo son alertados y dirigen tu mirada hacia el nuevo y potencialmente interesante o amenazante estímulo visual. El mesencéfalo también contiene neuronas que producen el neurotransmisor dopamina. Uno de estos grupos de neuronas, llamado *sustancia nigra* (**FIGURA 38-12b**), ayuda a controlar el movimiento (*véase* la descripción de los ganglios basales, más adelante). Otro grupo es una parte esencial del "circuito del placer" responsable de las sensaciones placenteras y, por desgracia, de la adicción, como se estudia en "Guardián de la salud: Drogas, neurotransmisores y adicción", en la página 750.

Por último, el mesencéfalo contiene una parte de la **formación reticular**. Ésta consta de docenas de grupos de neuronas interconectados en el bulbo raquídeo, el puente de Varolio y el mesencéfalo, que envían axones al prosencéfalo. Estas neuronas reciben información prácticamente de todos los sentidos, de todas las partes del cuerpo y de muchas áreas del cerebro. La formación reticular desempeña un papel importante en el sueño y la vigilia, la emoción, el tono muscular, y algunos movimientos y reflejos. Filtra los datos sensoriales antes de que lleguen a las regiones conscientes del cerebro, aunque la selectividad del filtrado parecen establecerla centros del cerebro más altos, como aquellos que controlan el pensamiento consciente. Las actividades de la formación reticular te permiten leer y concentrarte en presencia de gran variedad de estímulos distractores, como la música de tu estéreo y el olor del café. El hecho de que una madre se despierte con sólo oír el llanto suave de su bebé, pero duerma a pesar del ruido del tránsito fuera de su ventana, atestigua la efectividad de la formación reticular al filtrar la información hacia el cerebro.

El prosencéfalo incluye al tálamo, al hipotálamo y al cerebro

El **tálamo** es una estación de transmisión compleja que canaliza la información sensorial de todas las partes del cuerpo hacia la corteza cerebral (*véanse* las figuras 38-12a, b). De hecho, la información proveniente de todos los sentidos, excepto del olfato, pasa a través del tálamo en su camino hacia la corteza cerebral. Las señales que viajan de la médula espinal, el cerebelo, el bulbo raquídeo, el puente de Varolio y la formación reticular también pasan por el tálamo.

El **hipotálamo** (literalmente, "debajo del tálamo") contiene varios grupos de neuronas. Algunas son células neurosecretoras que liberan hormonas en la sangre o controlan la liberación de hormonas de la glándula hipófisis (*véanse* las páginas 721 y 722). Otras regiones del hipotálamo dirigen las actividades del sistema nervioso autónomo. El hipotálamo, a través de su producción hormonal y sus conexiones neurales, mantiene la homeostasis al influir en la temperatura corporal, el consumo de alimentos, el equilibrio del agua, el ritmo cardiaco, la presión arterial, el ciclo menstrual y los ritmos circadianos.

El **cerebro** consta de dos **hemisferios cerebrales**. Cada uno está compuesto por una **corteza cerebral** exterior, varios grupos de neuronas debajo de la corteza cerca del tálamo, y grupos de axones que interconectan ambos hemisferios y conectan los hemisferios con el mesencéfalo y el romboencéfalo (*véanse* las figuras 38-12a,b).

Estructuras en el interior del cerebro Los grupos de neuronas en la **amígdala** (*véase* la figura 38-13) producen sensaciones de placer, temor o excitación sexual al recibir estímulos. Los seres humanos conscientes cuya amígdala se estimuló eléctricamente reportan sentimientos de ira o temor. El daño a la amígdala a temprana edad elimina la habilidad tanto de sentir temor como de reconocer las expresiones faciales de temor en otras personas.

El **hipocampo** (*véase* la figura 38-12b) desempeña una función importante en la formación de la memoria a largo plazo, sobre todo de lugares; por tanto, es necesario para el aprendizaje (este aspecto se aborda con mayor detalle más adelante en este capítulo). El hipocampo es evolutivamente muy antiguo; todos los vertebrados tienen una parte homóloga en el cerebro. Es más, al parecer una región similar al hipocampo participa en el "aprendizaje de lugares" en la mayoría, si no es que en todos los vertebrados. Por ejemplo, algunas aves, como los arrendajos y los cascanueces, almacenan semillas para el invierno y deben recordar dónde están sus provisiones. Estos pájaros tienen un hipocampo más grande que la mayoría de las otras aves. En los seres humanos, los taxistas de Londres, quienes deben recordar las calles al parecer aleatorias de la ciudad, tienen hipocampos más grandes de lo normal, lo que demuestra que el uso puede agrandar partes específicas del cerebro.

Los **ganglios basales** son estructuras en la profundidad del cerebro (*véase* la figura 38-12b), así como la sustancia nigra en el mesencéfalo. Estas estructuras son importantes en el control general del movimiento. La parte motriz de la corteza cerebral dirige los movimientos específicos, como las neuronas que deben activarse para accionar los músculos correctos para recoger una pluma. Los ganglios basales parecen ser esenciales para la decisión de iniciar un movimiento en particular y suprimir otros. Dos trastornos importantes de los ganglios basales ilustran lo anterior con mayor claridad. En la enfermedad de Parkinson, la sustancia

Guardián de la salud

Drogas, neurotransmisores y adicción

Es muy probable que conozcas a alguien que es adicto. ¿De qué manera las sustancias como la cocaína, el alcohol y la nicotina pueden alterar tan profundamente la vida de las personas? La respuesta radica en los efectos de estas drogas sobre los neurotransmisores y en la forma en que el sistema nervioso se adapta a esos efectos.

Muchas drogas adictivas, incluidas la cocaína, la metanfetamina y el éxtasis (MDMA), se dirigen a las sinapsis en el circuito del placer del cerebro que utilizan los neurotransmisores dopamina o serotonina. Por lo regular, después de liberar el neurotransmisor, las neuronas presinápticas en estas sinapsis bombean inmediatamente el neurotransmisor de regreso, limitando así sus efectos. La cocaína, la metanfetamina y el éxtasis bloquean las bombas o incluso las hacen funcionar a la inversa. En cualquiera de los casos, la concentración del neurotransmisor aumenta alrededor de los receptores postsinápticos, mejorando la transmisión sináptica. Como la serotonina y en especial la dopamina hacen que la gente se sienta bien, la cocaína y la metanfetamina son muy placenteras y los consumidores quieren repetir la experiencia. Mientras tanto, el cerebro, al reconocer que recibe demasiada estimulación de la dopamina, reduce el número de receptores de ésta en las sinapsis. Por tanto, el consumidor experimenta un "bajón" cuando sólo tiene la dopamina disponible en el organismo. Con el tiempo, necesita más y más cocaína o metanfetamina para sentirse bien, no se diga para "elevarse": se convierte en un adicto (**FIGURA E38-3**).

Al bloquear las bombas de serotonina, el éxtasis provoca un incremento masivo temporal en la serotonina. Los consumidores reportan sensaciones de placer, aumento de la energía, mayor conciencia sensorial y mayor armonía con la gente, debido quizá a que los altos niveles de serotonina incrementan la liberación de oxitocina en el cerebro. Evidencias de investigaciones en animales y seres humanos sugieren que los consumidores de éxtasis pueden incurrir en un daño a largo plazo en las neuronas productoras de serotonina, además de sufrir de déficits en el aprendizaje y la memoria. El éxtasis también puede dañar las neuronas productoras de dopamina.

El alcohol estimula los receptores para el neurotransmisor GABA (ácido gamma aminobutírico), lo que aumenta las señales neuronales de inhibición y bloquea los receptores para el glutamato, reduciendo las señales de excitación. Juntos, estos cambios producen los conocidos efectos relajantes del alcohol. Sin embargo, cuando una persona bebe con frecuencia, el cerebro compensa lo anterior con una reducción de los receptores de GABA y un aumento de los receptores de glutamato. Sin el alcohol, un alcohólico se siente ansioso y nervioso; en pocas palabras, sobreestimulado. En un principio, el alcohol aumenta la neurotransmisión de dopamina, de modo que el bebedor se siente

▲ **FIGURA E38-3 Adicción** Un adicto experimenta una presión física y emocional extrema cuando no consume la droga, porque su sistema nervioso está adaptado a su presencia.

bien, pero luego suprime la liberación de dopamina. Todos estos efectos se combinan para producir adicción; un alcohólico necesita el alcohol para sentirse normal, y cada vez requiere mayor cantidad de éste para sentirse bien.

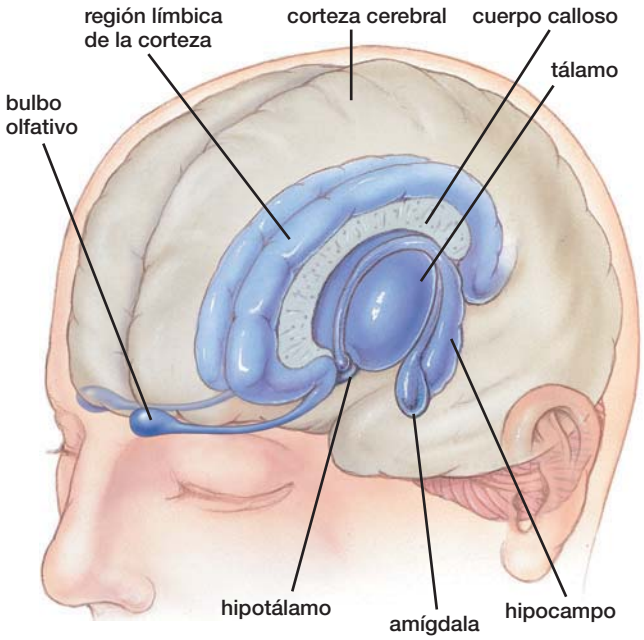
La nicotina en el cigarro estimula los receptores que normalmente responden a la acetilcolina. La sobreestimulación de estos receptores activa otras neuronas que aumentan la liberación de dopamina, lo cual contribuye a las propiedades placenteras y adictivas del tabaco.

Para superar la adicción, los consumidores de drogas deben someterse a la miseria causada por un sistema nervioso privado de una droga a la que está adaptado. Aunque la liberación de neurotransmisores y las concentraciones de receptores con el tiempo vuelven a la normalidad, en forma periódica se vuelve a presentar la ansiedad por la droga, por razones desconocidas. Esta ansiedad por la droga sugiere que el cerebro de los adictos queda alterado permanentemente de diversas maneras que aún no se comprenden bien, pero que obviamente son importantes.

En cierta forma el amor se parece mucho a la adicción, pues produce sentimientos de placer, confianza y euforia. Pero, ¿realmente el amor es como la adicción? ¿Acaso es justo lo contrario? Es muy poco probable que los centros del placer y las neuronas receptoras de dopamina con que contamos, producto de nuestra evolución, sirvan para convertirnos en adictos a la cocaína. En vez de ello, es posible que estos circuitos hayan evolucionado para promover el sexo, el apareamiento y el cuidado de los hijos. Al activar estos mismos circuitos, la cocaína, el alcohol y la nicotina suprimen funciones esenciales del cerebro, con resultados destructivos.

nigra se degenera y a las personas afectadas se les dificulta iniciar un movimiento; es el conocido fenómeno de la "congelación". En la enfermedad de Huntington, los ganglios basales en el cerebro se degeneran y las personas afectadas hacen movimientos involuntarios e indirectos.

Lo que a menudo se conoce como **sistema límbico** es un grupo diverso de estructuras (incluidos el hipotálamo, la amígdala y el hipocampo, así como regiones cercanas de la corteza cerebral) localizado en un anillo entre el tálamo y la corteza cerebral (**FIGURA 38-13**). Estas estructuras ayudan a producir las emociones y los comportamientos emocionales; entre ellos: temor, enojo, calma, hambre, sed, placer y respuestas sexuales. Sin embargo, también hay otras regiones del cerebro que participan en las emociones, como otras partes de la corteza cerebral, el romboencéfalo y quizá hasta la médula espinal. Como consecuencia, los neurocientíficos no se han puesto de acuerdo sobre las estructuras que deben incluirse en un sistema límbico "extendido", ni siquiera en si el concepto es útil, debido a que hay tantas regiones cerebrales involucradas.



▲ **FIGURA 38-13 El sistema límbico** Éste incluye varias estructuras en el prosencéfalo que participan en la producción de emociones y que responden a las emociones percibidas en otros.

La corteza cerebral Es la capa exterior delgada de cada hemisferio cerebral, con miles de millones de neuronas ordenadas de manera organizada en una lámina de unos cuantos milímetros de grosor. La corteza se encuentra doblada en **circunvoluciones**, que son pliegues elevados y arrugados que aumentan el área de superficie a casi dos metros cuadrados, ¡casi el área de una cama individual! Las neuronas en la corteza reciben información sensorial, la procesan, dirigen los movimientos voluntarios, crean recuerdos y nos permiten ser creativos e incluso proyectar el futuro. Las cortezas en cada hemisferio se comunican entre sí a través de una franja larga de axones: el **cuerpo calloso** (*véase* la figura 38-12).

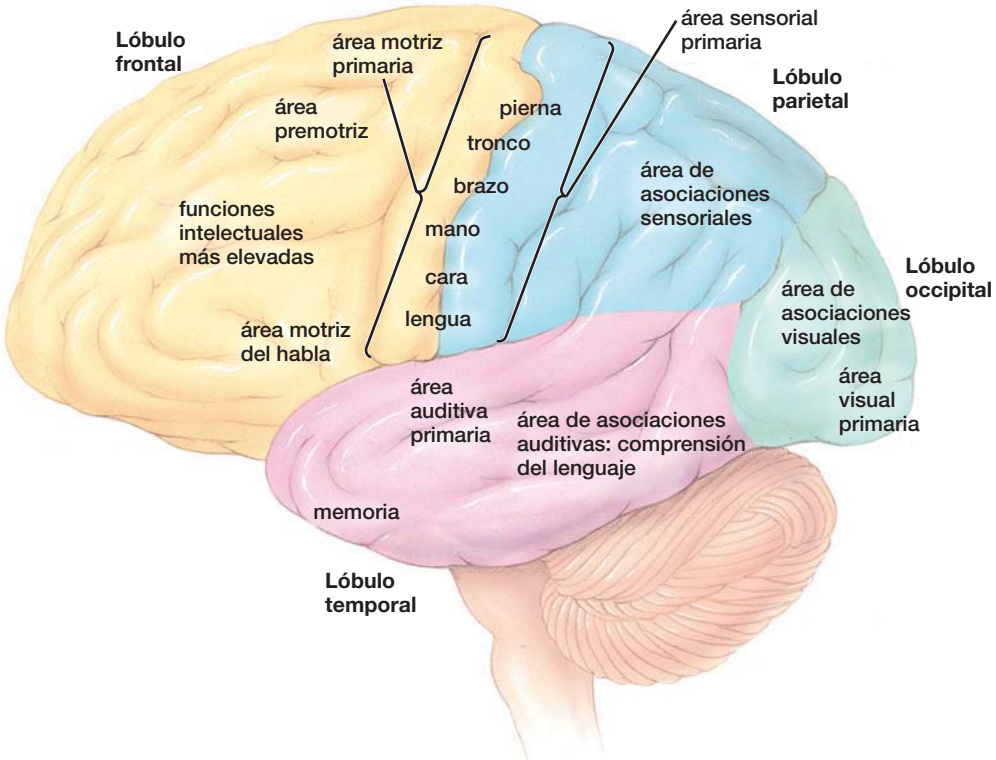
La corteza cerebral está dividida en cuatro regiones anatómicas: los lóbulos frontal, parietal, occipital y temporal (**FIGURA 38-14**). La corteza también puede dividirse en áreas funcionales. Las áreas sensoriales primarias son regiones donde las señales que se originan en los órganos de los sentidos (como los ojos y los oídos) son recibidas y convertidas en impresiones subjetivas; por ejemplo, luz y sonido. Las áreas de asociación cercanas interpretan los sonidos como habla o música, y los estímulos visuales como objetos reconocibles o palabras en esta página. Las áreas de asociación también unen los estímulos con los recuerdos almacenados en la corteza y generan comandos para producir el habla.

Las áreas sensoriales primarias en el lóbulo parietal interpretan las sensaciones del tacto que se originan en todas las partes del cuerpo; estas partes del cuerpo son asignadas en una

¿Te has preguntado…

cómo los estafadores pueden engañar a sus víctimas?

La base de la sociedad humana es quizá la confianza; esto es, la creencia de que la mayoría de las demás personas por lo general te ayudan, en vez de hacerte daño. La oxitocina nos ayuda a confiar en otros. Silencia a la amígdala, permitiéndonos confiar en lugar de temer. Asimismo, nos provoca una sensación de bienestar cuando hacemos algo bueno por otras personas. Por desgracia, los estafadores aprovechan esto. Parecen bondadosos, en ocasiones necesitados, y pretenden ofrecer a su víctima una recompensa a cambio de su confianza, activando así el sistema de confianza de la oxitocina en la persona.



◀ **FIGURA 38-14 La corteza cerebral** Un mapa de la corteza cerebral en el hemisferio cerebral izquierdo del ser humano. Este mapa sería similar en el hemisferio derecho, excepto que el habla y el lenguaje no estarían tan desarrollados.

Estudio de caso continuación

¿Cómo te amo?

Las neuronas que contienen dopamina en el mesencéfalo envían axones a varias partes del prosencéfalo. Cuando las personas se enamoran, la oxitocina estimula la liberación de dopamina en estas áreas, contribuyendo al apego emocional, la ausencia de temor y de juicios críticos sobre el ser amado, y el atesoramiento de recuerdos del tiempo que pasan juntos.

secuencia ordenada en la corteza parietal (*véase* la figura 38-14). En una región adyacente del lóbulo frontal, las áreas motrices primarias regulan los movimientos en las áreas correspondientes del cuerpo estimulando las neuronas motrices en la médula espinal que inerva los músculos, permitiéndote caminar a clase, lanzar un Frisbee® o escribir un trabajo escolar. Al igual que el área sensorial primaria, el área motriz primaria tiene áreas de asociación adyacentes, incluida la de asociación motriz (conocida también como área premotriz), que dirige el área motriz para producir movimientos. Detrás de los huesos de la frente se encuentran las áreas de asociación del lóbulo frontal, que son importantes en las funciones de razonamiento complejas como la memoria a corto plazo, la toma de decisiones, la predicción de las consecuencias de las acciones, el control de la agresión, la planeación para el futuro y el trabajo para recibir recompensas posteriores.

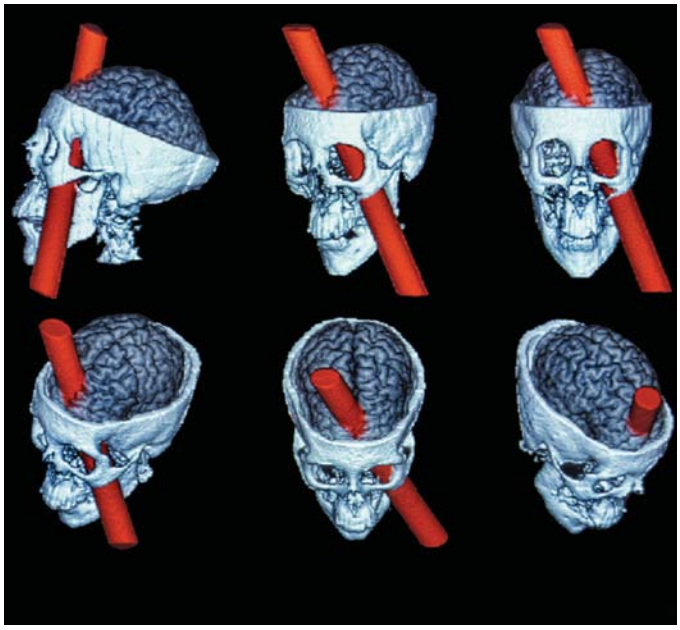
El daño a la corteza debido a un traumatismo, una embolia o un tumor da como resultado déficits específicos, como problemas con el habla, dificultad para leer o incapacidad de sentir o mover partes específicas del cuerpo, dependiendo del lugar donde ocurre el daño. La mayoría de las células cerebrales de los adultos no se pueden reemplazar, de modo que si una región del cerebro es destruida, el déficit puede ser permanente. Sin embargo, por fortuna hay ocasiones en que la capacitación permite que las regiones sin daño de la corteza tomen el control y restauren algunas de las funciones perdidas.

¿Cómo saben los neurocientíficos acerca de las funciones de las regiones del cerebro?

Al leer la descripción de las funciones que llevan a cabo las distintas partes del cerebro, probablemente te preguntas: "¿cómo saben *eso*?" Históricamente, las funciones de las distintas partes del cerebro se descubrieron al examinar los comportamientos y habilidades de personas que habían sufrido lesiones cerebrales, a menudo en guerras o accidentes, como el caso de Phineas Gage (**FIGURA 38-15**).

En 1848, Gage preparaba una carga explosiva para quitar rocas de una vía de ferrocarril en construcción, cuando la pólvora se disparó antes de tiempo. La explosión lanzó a través de su cráneo una varilla de acero de 5.85 kilogramos, lo que dañó en forma grave ambos lóbulos frontales. Aunque Gage sobrevivió a las heridas, su personalidad cambió de manera radical. Antes del accidente, Gage era concienzudo, emprendedor y agradable. Después de su recuperación, se volvió impulsivo, irreverente e incapaz de trabajar para alcanzar un objetivo.

Los estudios realizados a otras personas con lesiones cerebrales han revelado que muchas partes del cerebro son altamente especializadas. Un paciente con un daño muy localizado en el lóbulo frontal izquierdo fue incapaz de nombrar frutas y verduras (aunque podía mencionar cualquier otra cosa). Otras víctimas de daño cerebral son incapaces de reconocer rostros, lo que sugiere que el cerebro tiene regiones especializadas en reconocer distintas categorías de objetos.

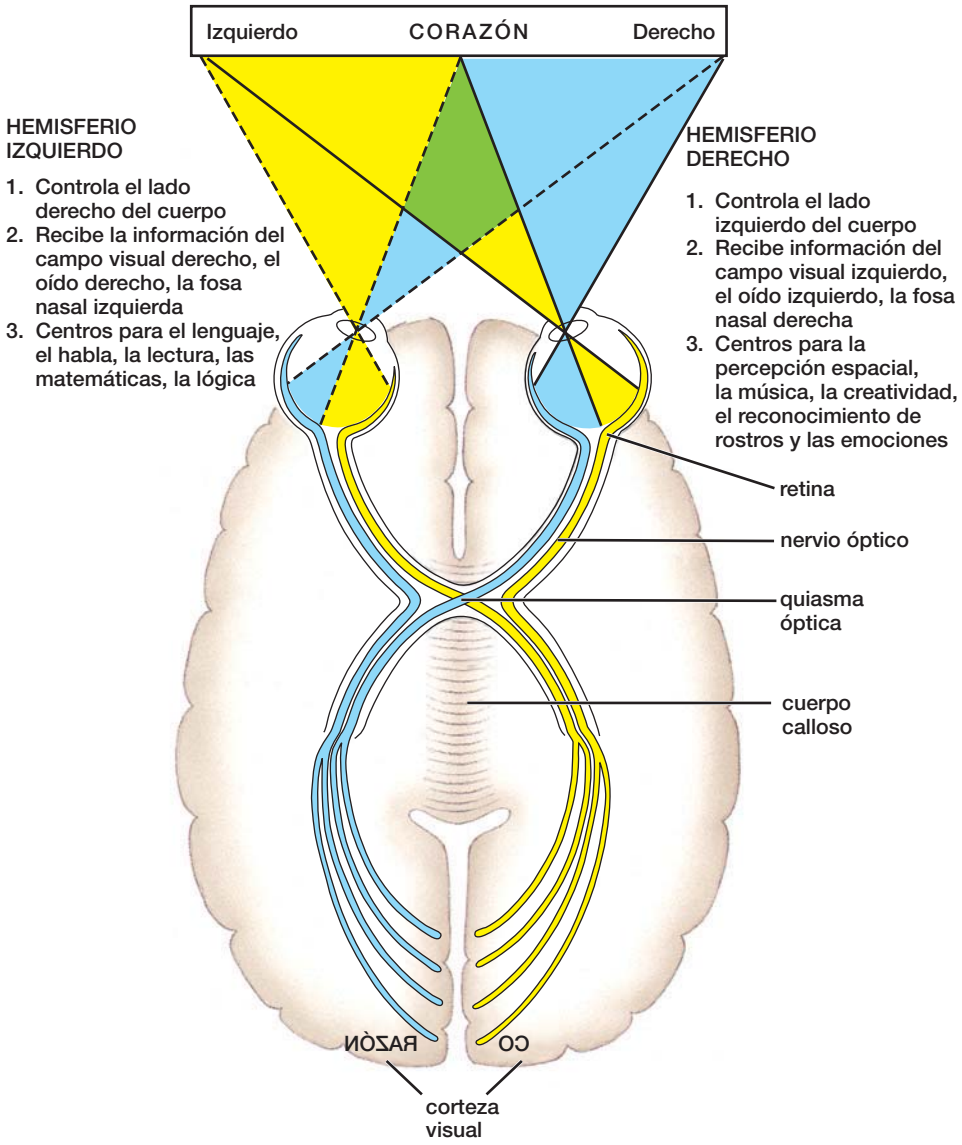


▲ **FIGURA 38-15 Un accidente revelador** Estudios del cráneo de Phineas Gage han permitido a los científicos crear esta reconstrucción de la ruta tomada por la varilla de acero que atravesó su cabeza como resultado de una explosión.

En lugar de limitarse a examinar a personas con lesiones cerebrales, la neurociencia moderna cuenta con poderosas técnicas para visualizar la estructura y la actividad cerebral, lo cual aporta conocimientos sobre el funcionamiento del cerebro humano, intacto o dañado. Algunas de estas técnicas se estudian en "Investigación científica: Neuroimagenología: observando al cerebro en acción", en la página 754.

El "hemisferio izquierdo" y el "hemisferio derecho" del cerebro se especializan en distintas funciones

Aunque los dos hemisferios cerebrales son similares en apariencia, esta simetría no se extiende a la función cerebral. A partir de la década de 1950, Roger Sperry del Instituto de Tecnología de California estudió personas cuyos hemisferios habían sido separados cortando el cuerpo calloso, para prevenir que la epilepsia se extendiera de un hemisferio a otro. El hecho de cortar el cuerpo calloso evitó que ambos hemisferios se comunicaran entre sí. Sperry hizo uso del hecho de que los axones de los ojos (que no se vieron afectados por la cirugía) siguen una ruta que hace que la mitad izquierda de cada campo visual sea "vista" por el hemisferio derecho y que la mitad derecha sea vista por el hemisferio izquierdo (**FIGURA 38-16**). Incluso, de forma cotidiana, en una persona con un cuerpo calloso afectado, los movimientos oculares rápidos informan a ambos hemisferios sobre los objetos y eventos vistos en los campos visuales izquierdo y derecho. Sin embargo, Sperry utilizó un ingenioso aparato que proyectaba distintas imágenes en los campos visuales izquierdo y derecho y, por tanto, enviaba señales diferentes a cada hemisferio.


Izquierdo
CORAZÓN
Derecho
HEMISFERIO IZQUIERDO
1. Controla el lado derecho del cuerpo
2. Recibe la información del campo visual derecho, el oído derecho, la fosa nasal izquierda
3. Centros para el lenguaje, el habla, la lectura, las matemáticas, la lógica
HEMISFERIO DERECHO
1. Controla el lado izquierdo del cuerpo
2. Recibe información del campo visual izquierdo, el oído izquierdo, la fosa nasal derecha
3. Centros para la percepción espacial, la música, la creatividad, el reconocimiento de rostros y las emociones
retina
nervio óptico
quiasma óptica
cuerpo calloso
RAZÓN
CO
corteza visual

◀ **FIGURA 38-16 Especialización de los hemisferios cerebrales** Cada mitad de la retina en cada ojo "ve" el campo visual opuesto. Los axones de las medias retinas que ven el campo visual izquierdo envían la información al hemisferio derecho, y viceversa. Por tanto, con un vistazo rápido a la palabra "corazón" (antes de que tengas la oportunidad de mover los ojos), el hemisferio derecho percibiría la sílaba "co" y el hemisferio izquierdo percibiría "razón". Además de "ver" distintas partes del campo visual, por lo regular ambos hemisferios controlan los lados opuestos del cuerpo y se especializan en diversas funciones.

Al proyectar Sperry una imagen de una figura desnuda sólo al campo visual izquierdo, los sujetos se sonrojaban y sonreían, pero afirmaban no haber visto nada; en tanto que la misma figura proyectada en el campo visual derecho era descrita verbalmente con facilidad. Éstos y otros experimentos posteriores revelaron que, en las personas diestras, el hemisferio izquierdo casi siempre es dominante en el habla, la lectura, la escritura, la comprensión del lenguaje, la habilidad matemática y la solución de problemas lógicos. El lado derecho del cerebro es superior al izquierdo en cuanto a habilidades musicales, habilidad artística, reconocimiento de rostros, visualización espacial y capacidad para reconocer y expresar emociones.

Sin embargo, experimentos recientes indican que la dicotomía izquierda-derecha no es tan rígida como alguna vez se creyó. Los individuos afectados por una embolia que interrumpió el suministro de sangre al hemisferio izquierdo casi siempre muestran síntomas tales como pérdida de la habilidad para hablar. No obstante, estos déficits a menudo pueden superarse en forma parcial a través de la rehabilitación, aun cuando el hemisferio izquierdo en sí no se recupere. Esta observación sugiere que el hemisferio derecho tiene algunas capacidades latentes para el lenguaje.

Lo interesante es que las mujeres tienen un cuerpo calloso ligeramente más grande que los hombres, lo que sugiere una diferencia de género en la extensión de las interconexiones entre ambos hemisferios. Las imágenes de la actividad neural en el cerebro de sujetos normales mientras realizan diversas tareas mentales proporcionan más evidencias de esta diferencia. Cuando a los individuos se les pide que comparen dos listas de palabras para encontrar aquellas que rimen, una región específica de la corteza derecha de los sujetos masculinos se activa, pero en las mujeres se activan áreas similares en ambos hemisferios.

El aprendizaje y la memoria implican cambios bioquímicos y estructurales en partes específicas del cerebro

En décadas recientes los neurobiólogos han logrado grandes avances en la comprensión de la base física del aprendizaje y la memoria. El aprendizaje tiene dos etapas: la **memoria de trabajo** y la **memoria a largo plazo**. Por ejemplo, si buscas un número en el directorio telefónico es probable que recuerdes el número el tiempo suficiente para marcarlo, y que lo olvides poco después; ésta es la memoria de trabajo. Pero si llamas a ese número con frecuencia,

Investigación científica

Neuroimagenología: observando al cerebro en acción

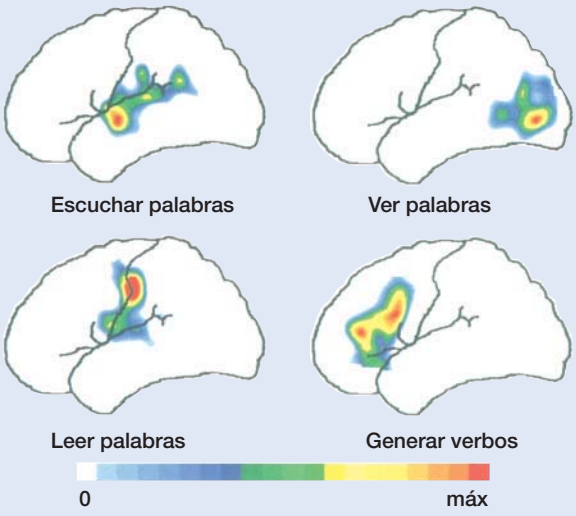
Durante la mayor parte de la historia de la humanidad, el cerebro ha sido un misterio. Sin embargo, en la actualidad las técnicas de imagenología proporcionan datos significativos sobre la función cerebral; entre estas técnicas está la PET (tomografía por emisión de positrones) y las IRMf (imágenes por resonancia magnética funcional). Las regiones del cerebro más activas tienen mayores demandas de energía; utilizan más glucosa y atraen un mayor flujo de sangre oxigenada que las áreas menos activas.

En los escaneos típicos mediante PET, los científicos inyectan al sujeto una forma de glucosa radiactiva y luego monitorean los niveles de radiactividad que reflejan las diferencias en el índice metabólico. Una computadora traduce estas diferencias en colores sobre imágenes del cerebro. Al monitorear la radiactividad durante la realización de una tarea específica, los científicos pueden identificar las partes del cerebro que están más activas al llevarla a cabo. Las IRMf detectan diferencias en la forma en que la sangre con y sin oxígeno responde a un poderoso campo magnético. Es posible distinguir las regiones activas del cerebro con las IRMf sin usar radiactividad y en periodos mucho más cortos que los requeridos por la PET.

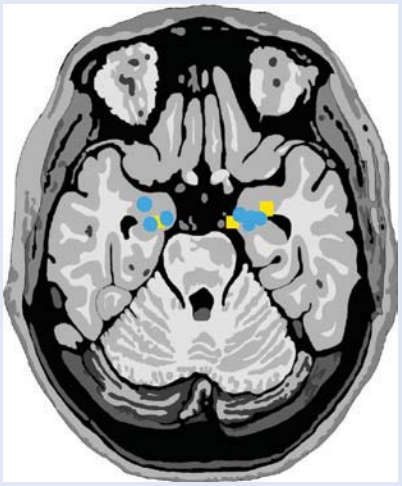
Mediante el uso de IRMf o de PET los investigadores pueden observar los cambios mientras el cerebro realiza una tarea de razonamiento específica o responde a un olor o a un estímulo visual o auditivo. Por ejemplo, los científicos han utilizado escaneos cerebrales para confirmar que ocurren distintos aspectos del procesamiento del lenguaje en diferentes áreas de la corteza cerebral (**FIGURA E38-4**). Utilizando las IRMf, otros investigadores analizaron las áreas del lóbulo frontal usadas en la generación de palabras en individuos que hablan dos idiomas. Los sujetos que crecieron hablando dos idiomas, usan la misma región del lóbulo frontal para hablar cada uno. Los sujetos que aprendieron un segundo idioma en una época posterior de la vida usan áreas del lóbulo frontal diferentes, pero adyacentes, para ambos idiomas.

Los escaneos de IRM funcional también se han utilizado para determinar las partes del cerebro que se encuentran más activas durante diversos estados emocionales. Por ejemplo, cuando una persona está asustada, la amígdala se activa (**FIGURA E38-5a**). Cuando las personas enamoradas ven fotografías de la persona amada, se activan otras áreas del cerebro (**FIGURA E38-5b**). El consumo de drogas, como la cocaína, activa prácticamente las mismas áreas.

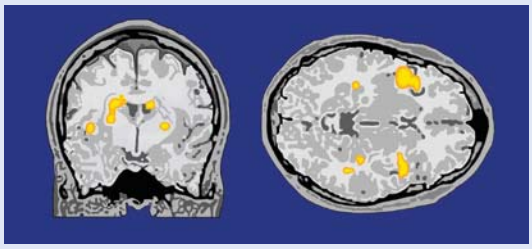
Por cierto, nunca permitas que nadie te diga que usas sólo una pequeña parte de tu cerebro. Aunque en ocasiones las imágenes por PET o IRMf hacen suponer que sólo se encuentra activa una pequeña área del cerebro, esto se debe a que la actividad de otras regiones es eliminada durante el procesamiento de las imágenes, para mostrar en qué lugares cambia la actividad cerebral como resultado de la estimulación. Las imágenes que aquí se muestran sólo destacan las áreas en las que la actividad es incluso más intensa de la normal.



▲ **FIGURA E38-4 Ubicación de las tareas del lenguaje** Los escaneos por PET revelan las distintas regiones corticales involucradas en las tareas relacionadas con el lenguaje, con base en las investigaciones realizadas por Marcus Raichle de la Facultad de Medicina de la Washington University (Universidad de Washington) en St. Louis. La escala va del blanco (la actividad cerebral más baja) hasta el rojo (la más alta).



(a) Activación de la amígdala (azul) por un estímulo atemorizante



(b) Activación del prosencéfalo cuando una persona ve una fotografía del ser amado

▲ **FIGURA E38-5 Ubicación de las emociones (a)** Una experiencia atemorizante activa la amígdala, una parte del prosencéfalo que al parecer produce emociones como el temor y el enojo. **(b)** Al ver fotos del ser amado se activan varias partes del cerebro, incluidas algunas en la corteza cerebral (izquierda) y los ganglios basales (derecha).

con el tiempo lo recordarás de manera más o menos permanente; esto quiere decir que se guardó en la memoria a largo plazo.

Los lóbulos frontal y parietal de la corteza cerebral, y algunos de los ganglios basales en lo más profundo del cerebro, son los sitios primarios de la memoria de trabajo. Es probable que la mayor parte de ésta necesite de la actividad repetida de un circuito neural en particular dentro del cerebro; mientras el circuito esté activo, la memoria permanece. En otros casos, la memoria de trabajo puede depender de cambios bioquímicos de corta duración dentro de las neuronas que fortalecen las sinapsis de forma temporal.

En contraste, la memoria a largo plazo parece ser estructural (el resultado, quizá, de cambios persistentes en la expresión de ciertos genes). Puede requerir la formación de conexiones sinápticas nuevas de larga duración entre neuronas específicas o el fortalecimiento a largo plazo de sinapsis existentes pero débiles (por ejemplo, el incremento de la liberación de neurotransmisores o el aumento del número de receptores para el neurotransmisor). Para muchos recuerdos, incluidos referentes a lugares, hechos y eventos específicos, la conversión de la memoria de trabajo en memoria a largo plazo parece involucrar al hipocampo, que se cree que procesa recuerdos nuevos y los transfiere a la corteza cerebral para su almacenamiento permanente. Aunque la memoria a largo plazo probablemente reside en muchas áreas del cerebro, algunas investigaciones sugieren que los lóbulos temporal y frontal son particularmente importantes. El cerebelo y los ganglios basales son cruciales para el aprendizaje, así como para el almacenamiento de hábitos y habilidades físicas (aprendizaje motriz).

Estudio de caso otro vistazo

¿Cómo te amo?

"...el cielo está aquí, donde vive Julieta."
—*Romeo y Julieta*, Acto III, escena III

¿Qué sucede en el cerebro humano cuando nos enamoramos? Aunque las personas no somos simplemente enormes ratones de las praderas, quizá te sorprenda y probablemente te desilusione descubrir que la gente y los ratones de las praderas muestran impresionantes similitudes tanto en la función cerebral como en las hormonas durante los encuentros emotivos. Por ejemplo, las áreas del cerebro humano que contienen oxitocina y dopamina responden a las fotografías del rostro del ser amado y los hijos, pero no a los rostros igualmente atractivos de personas conocidas con quienes el observador no tiene ningún lazo emotivo. Algunas de estas áreas son las mismas que se activan en los ratones de las praderas y que parecen ser importantes en la motivación y el placer. En los seres humanos, al igual que en los ratones de las praderas, la oxitocina probablemente desempeña una función significativa en la atracción y el compromiso. La oxitocina también reduce el estrés e inhibe la amígdala (la parte del cerebro que participa en el sentimiento de temor). La oxitocina aumenta la confianza, incluso entre completos extraños. Por último, los niveles de oxitocina aumentan en mujeres y hombres durante los encuentros sexuales.

¿Qué sucede con los distintos tipos de amor? Escaneos del cerebro revelan tanto similitudes como diferencias entre el amor romántico y el paternal. Algunas de las mismas áreas del cerebro se activan al ver fotografías del ser amado y de los hijos. Otras áreas son activadas por unos u otros, pero no por ambos. Otras áreas más, en particular aquellas que participan en la toma de decisiones críticas y los juicios sociales, se desactivan al momento de ver al ser amado o al hijo, quienes casi siempre parecen ser mejores de lo que son en realidad. Tal vez lo anterior es particularmente importante para el amor de los padres hacia el recién nacido. Aunque a menudo son muy simpáticos, los bebés recién nacidos casi nunca pueden responder al amor como lo hacen los adultos.

¿Las explicaciones neurobiológicas arruinarán la magia del amor? La antropóloga Helen Fisher, quien ha estudiado a fondo la neurobiología del amor, no lo cree así. "Puedes conocer cada uno de los ingredientes en una rebanada de pastel de chocolate y... sigue siendo maravilloso. De la misma manera, puedes conocer todos los ingredientes del amor romántico y seguir sintiendo esa pasión."

Considera esto

La letra de "Hooked on a feeling" (Atrapado en un sentimiento) de B.J. Thomas menciona: "...Estoy atrapado en un sentimiento, elevado por creer que estás enamorada de mí". ¿Es ésta una interpretación razonable del amor romántico?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

38.1 ¿Cuáles son las estructuras y las funciones de las células nerviosas?

Los sistemas nerviosos están compuestos por células llamadas neuronas. Una neurona tiene cuatro funciones principales, que se reflejan en su estructura: (1) las dendritas reciben información del ambiente o de otras neuronas; (2) el cuerpo celular acumula señales eléctricas de las dendritas y de las sinapsis en el cuerpo celular mismo y "decide" si producir un potencial de acción (el cuerpo celular coordina también las actividades metabólicas de la célula); (3) el axón conduce el potencial de acción hasta su terminal de salida: la sinapsis, y (4) las terminales sinápticas transmiten la señal a otras células nerviosas, glándulas o músculos.

38.2 ¿De qué manera las neuronas producen y transmiten la información?

Una neurona no estimulada mantiene un potencial de reposo negativo dentro de la célula. Las señales recibidas de otras neuronas constituyen cambios leves y que desaparecen con rapidez en el potencial conocido como potencial postsináptico. Los potenciales postsinápticos de inhibición y excitación (PPSI y PPSE) hacen que sea menos o más probable, respectivamente, que la neurona produzca un potencial de acción. Si los potenciales postsinápticos, acumulados dentro del cuerpo celular, llevan a la neurona hasta el umbral, se disparará un potencial de acción, el cual es una onda de carga positiva que viaja, sin reducir su magnitud, a lo largo del axón hasta las terminales sinápticas.

Una sinapsis es la terminal sináptica de la neurona presináptica, una región especializada de la neurona postsináptica y el espacio entre ellas, conocido como hendidura sináptica. Los neurotransmisores de la neurona presináptica, liberados como respuesta a un potencial de acción, se extienden a través de la hendidura si-

náptica, se unen a los receptores en la membrana plasmática de la célula postsináptica y producen ya sea un PPSE o un PPSI.

BioFlix™ How Neurons Work (disponible en inglés)

BioFlix™ How Synapses Work (disponible en inglés)

38.3 ¿Cómo procesan la información los sistemas nerviosos?

El procesamiento de la información en el sistema nervioso requiere de cuatro operaciones. El sistema nervioso debe (1) determinar el tipo de estímulo, (2) determinar e indicar la intensidad del estímulo, (3) integrar la información de varias fuentes y (4) iniciar y dirigir una respuesta apropiada.

38.4 ¿Cómo están organizados los sistemas nerviosos?

Por lo general, las rutas neurales tienen cuatro elementos: (1) neuronas sensoriales, (2) interneuronas, (3) neuronas motrices y (4) efectores. En general, los sistemas nerviosos constan de numerosas rutas neurales interconectadas, que pueden ser difusas (estar distribuidas en todo el cuerpo) o centralizadas, con la mayor parte de los sentidos y del sistema nervioso en la cabeza.

38.5 ¿Cuáles son las estructuras y funciones del sistema nervioso en los seres humanos?

El sistema nervioso de los seres humanos y otros mamíferos está conformado por un sistema nervioso central y uno periférico. El sistema nervioso periférico se divide en porciones sensoriales y motrices. La porción motriz está constituida por el sistema nervioso somático (que controla el movimiento voluntario) y el sistema nervioso autónomo (que dirige las respuestas involuntarias). Este último consta de dos divisiones: la simpática y la parasimpática.

El sistema nervioso central está integrado por el cerebro y la médula espinal. Ésta contiene neuronas que controlan los músculos voluntarios y el sistema nervioso autónomo; neuronas que se comunican con el cerebro y otras partes de la médula espinal; axones que van hacia el cerebro y provienen de él, y rutas neurales para los reflejos y ciertas conductas sencillas.

El cerebro consta de tres partes: romboencéfalo, mesencéfalo y prosencéfalo. Cada una se subdivide en diferentes regiones. El romboencéfalo en los humanos incluye al bulbo raquídeo y al puente de Varolio, que controlan las funciones involuntarias (como la respiración), así como al cerebelo, que coordina las actividades motrices complejas (como escribir en la computadora). En los humanos, el pequeño mesencéfalo contiene grupos de neuronas que ayudan a controlar el movimiento, la excitación y la emoción. El mesencéfalo y el romboencéfalo contienen la formación reticular, que es un filtro y un transmisor de estímulos sensoriales. El prosencéfalo incluye al tálamo, una estación de transmisión sensorial que transporta la información hacia y desde los centros conscientes en el prosencéfalo; al hipotálamo, que es responsable de mantener la homeostasis y dirige gran parte de la actividad del sistema nervioso autónomo, y al cerebro, el centro de procesamiento de la información, la memoria y el inicio de las acciones voluntarias. La corteza cerebral incluye áreas sensoriales y motrices primarias, además de áreas de asociación que analizan la información sensorial y planean los movimientos. Un grupo de estructuras en el prosencéfalo, conocido como sistema límbico, en combinación con muchas otras partes del cerebro, controla la percepción y la expresión de las emociones.

Los hemisferios cerebrales están especializados. En general, el hemisferio izquierdo domina el habla, la lectura, la escritura, la comprensión del lenguaje, la habilidad matemática y la solución de problemas lógicos. El hemisferio derecho se especializa en el reconocimiento de rostros y las relaciones espaciales, produciendo habilidades musicales y artísticas, además de reconocer y expresar emociones.

La memoria adopta dos formas: la memoria a corto plazo es eléctrica o química, mientras que la memoria a largo plazo probablemente comprende cambios estructurales que aumentan la efectividad o el número de sinapsis. El hipocampo es un lugar importante para la transferencia de información de la memoria a corto plazo a la memoria a largo plazo, a menudo en los lóbulos temporal y frontal.

Términos clave

amígdala *749*
axón *735*
barrera de sangre cerebral *744*
bomba de sodio-potasio (Na^+-K^+) *738*
bulbo raquídeo *748*
célula nerviosa *734*
células gliales *734*
cerebelo *749*
cerebro *743*, *749*
circunvolución *751*
corteza cerebral *749*
cuerpo calloso *751*
cuerpo celular *734*
dendrita *734*
división parasimpática *744*
división simpática *744*
efector *742*
formación reticular *749*
ganglio *742*
ganglio de raíz dorsal *744*
ganglios basales *749*
hemisferio cerebral *749*
hendidura sináptica *737*
hipocampo *749*
hipotálamo *749*
integración *740*
intensidad *741*
interneurona *742*
materia blanca *744*
materia gris *744*
médula espinal *743*
memoria a largo plazo *753*
memoria de trabajo *753*
mesencéfalo *747*
mielina *736*
nervio *735*
neurona *734*
neurona motriz *742*
neurona postsináptica *737*
neurona presináptica *737*
neurona sensorial *742*
neurotransmisor *734*
potencial de acción *734*
potencial de reposo *736*
potencial postsináptico (PPS) *738*
potencial postsináptico de excitación (PPSE) *738*
potencial postsináptico de inhibición (PPSI) *738*
prosencéfalo *747*
puente de Varolio *749*
red nerviosa *742*
reflejo *747*
romboencéfalo *747*
sinapsis *735*
sistema límbico *750*
sistema nervioso autónomo *744*
sistema nervioso central (SNC) *743*
sistema nervioso periférico (SNP) *743*
sistema nervioso somático *744*
tálamo *749*
terminal sináptica *735*
umbral *736*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Las partes de una célula nerviosa individual, también conocida como _____, se especializan en realizar diferentes funciones. El extremo de "entrada" de una célula nerviosa, llamado _____, recibe la información del ambiente o de otras células nerviosas. El _____ contiene el núcleo y otros organelos típicos de una célula eucarionte. Las señales eléctricas son enviadas a lo largo del _____, una fibra larga y delgada que lleva a los_____, donde las células nerviosas envían su señal a otra célula.

2. Al no ser estimuladas, las neuronas tienen una carga eléctrica a través de la membrana llamada potencial de reposo. Este potencial es _____ (¿qué carga?) en su interior. Cuando una neurona recibe un estímulo suficientemente grande, y alcanza un potencial llamado _____, produce un potencial de acción. Esto hace que la neurona se vuelva _____ (¿qué carga?) en su interior.
3. Cuando un potencial de acción llega a una terminal sináptica, provoca la liberación de un compuesto químico llamado _____. Este compuesto químico se une a la proteína _____ en la célula postsináptica, causando un cambio en el potencial. Si la célula postsináptica se vuelve menos negativa, este cambio en el potencial se conoce como _____. Si la célula postsináptica se vuelve más negativa, se llama _____.
4. El _____ forma parte del sistema nervioso periférico que inerva los músculos esqueléticos. Los músculos lisos y las glándulas son inervados por _____, que tiene dos divisiones: la _____, activa durante las situaciones de "pelear o huir", y la _____, activa en situaciones de "descansar y digerir".
5. El romboencéfalo humano consta de tres partes: _____, _____ y _____. Una de éstas, _____, es importante al coordinar los movimientos complejos, como escribir en la computadora.
6. La corteza cerebral está conformada por cuatro lóbulos: _____, _____, _____ y _____. Los centros visuales se localizan en el lóbulo _____. Las áreas motrices primarias están en el lóbulo _____.

Preguntas de repaso

1. Menciona las cuatro partes principales de una neurona y explica la función especializada de cada una.
2. Elabora un diagrama de una sinapsis. ¿Cómo se transmiten las señales de una neurona a otra en una sinapsis?
3. ¿Cómo percibe el cerebro la intensidad de un estímulo? ¿El tipo de estímulo?
4. ¿Cuáles son los cuatro elementos de una ruta neurona-músculo? Describe cómo funcionan estos elementos en el reflejo humano del retiro ante el dolor.
5. Dibuja un corte transversal de la médula espinal. ¿Qué tipos de neuronas se localizan en la médula espinal? Explica por qué el hecho de cortar la médula espinal hace que el cuerpo se paralice por debajo del nivel del corte.
6. Describe las funciones de las siguientes partes del cerebro humano: bulbo raquídeo, cerebelo, formación reticular, tálamo, amígdala y corteza cerebral.
7. ¿Qué estructura conecta ambos hemisferios cerebrales? Describe las funciones intelectuales de los dos hemisferios en la mayoría de las personas diestras.
8. Distingue entre la memoria a largo plazo y la memoria de trabajo.

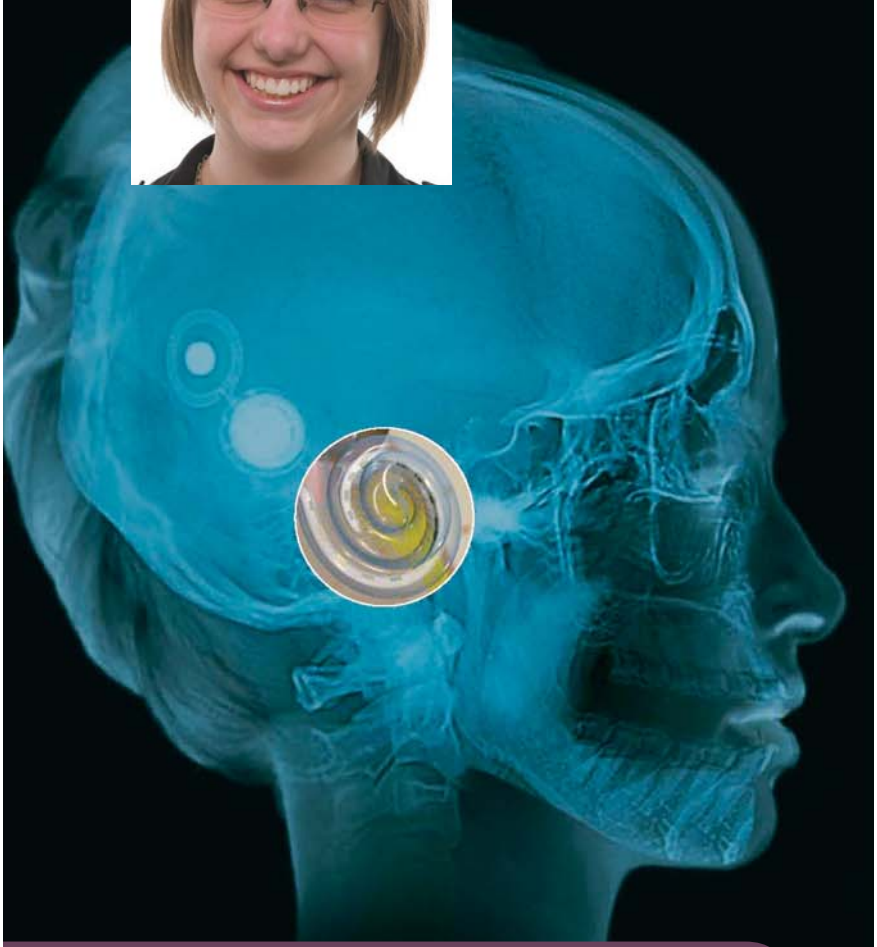
Aplicación de conceptos

1. **BioÉtica** La enfermedad de Parkinson es provocada por la degeneración de las células productoras de dopamina en la sustancia nigra, una pequeña parte del mesencéfalo importante para controlar el movimiento. Algunos médicos han reportado una mejoría después de inyectar en las partes apropiadas del cerebro de un paciente con Parkinson células tomadas de la misma región general del cerebro de un feto abortado. Analiza este tipo de cirugía desde tantos puntos de vista como sea posible: ético, financiero, práctico, etc. Con base en ello, ¿consideras que la cirugía de trasplantes fetales es la respuesta a la cura para la enfermedad de Parkinson?
2. Si los axones de las neuronas de la médula espinal no estuvieran mielinizados, ¿esperarías que la médula espinal fuera más grande o más pequeña? ¿Te moverías con mayor rapidez o lentitud? Explica tu respuesta.
3. ¿Cuál es el valor adaptativo de los reflejos? ¿Por qué no todas las conductas pueden ser controladas por reflejos?
4. Puedes comprar oxitocina en línea, en forma de una colonia o perfume. La promesa es que hará que otras personas confíen más en ti, lo cual te ayudará tanto en los negocios como en tus conquistas. De hecho, las investigaciones científicas demuestran que la oxitocina aumenta la confianza, aunque los investigadores rociaron oxitocina en la nariz, lo que proporciona un acceso directo a las neuronas olfativas y al cerebro. Suponiendo que el uso de un perfume con oxitocina produzca una concentración de oxitocina lo suficientemente alta en el aire como para afectar el cerebro de una persona (lo que probablemente no sucede), ¿crees que sería un producto que vale la pena? ¿Por qué sí o por qué no?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Los sentidos

Capítulo 39



▲ A muchas personas sordas, los implantes cocleares les abren la puerta a un mundo nuevo.

Estudio de caso

Oídos biónicos

JENNIFER THORPE (arriba a la derecha) perdió la audición a la edad de cuatro años. No hubo enfermedad aparente ni un deterioro que ocurriera paulatinamente con el paso del tiempo; en un momento escuchaba bien y en unos cuantos minutos estaba casi sorda. Pocos meses después se encontraba totalmente sorda de un oído y tenía audición mínima en el otro. Con ayuda de un audífono en el oído que aún funcionaba y lecciones de lectura de labios y lenguaje de señales, Jennifer fue a la escuela, creció, se casó y es madre. Después, repentinamente, perdió casi toda la audición del oído "bueno".

Samantha Brilling (abajo a la izquierda) nació con problemas auditivos, aunque no era totalmente sorda. Utilizó audífonos durante muchos años, pero no tenía una audición normal. Sam no percibía sonidos como las conversaciones casuales y la música.

Actualmente, Jennifer y Sam pueden escuchar gracias a los implantes cocleares. Como aprenderás en este capítulo, la cóclea es la parte del oído que convierte las vibraciones sonoras en señales eléctricas, desencadenando potenciales de acción en los axones del nervio auditivo. Estos axones transmiten después la información del sonido al cerebro. En una maravilla de la tecnología, un implante coclear reemplaza parcialmente la función coclear en el oído de una persona sorda al convertir el sonido en impulsos eléctricos que estimulan los axones del nervio auditivo.

Aunque ninguna de ellas tiene audición perfecta, Jennifer y Sam ahora pueden escuchar música, conversar en un lugar concurrido y saber cuando alguien que está fuera de su vista les llama. Hoy, Sam es una estudiante universitaria que escucha lo suficiente para prescindir tanto de la ayuda de alguien más para tomar notas, como de un sistema de amplificación especial para escuchar a sus profesores. De hecho, Sam descubrió que puede escuchar algunos sonidos tenues. Como ella dice: "Los perros... son bastante molestos. Los puedo escuchar cuando se lamen."

¿Cómo producen tus oídos la sensación del sonido? ¿Cómo reemplaza un "oído biónico" a una cóclea biológica? ¿De qué manera los impulsos eléctricos pueden transmitir, ya sea biológica o biónicamente, una conversación, música e incluso el sonido de un perro que se lame? ¿Y qué hay con tus otros sentidos? ¿Cómo es que las señales eléctricas transmiten el aroma de los pinos, los colores de una flor fresca, la sensación sedosa de la piel de un bebé o el "ardor" de un chile picante?

De un vistazo

Estudio de caso Oídos biónicos

39.1 ¿Cómo percibe el sistema nervioso el entorno?

Los sentidos informan al cerebro acerca de la naturaleza e intensidad de los estímulos ambientales

Estudio de caso continuación Oídos biónicos

Muchos receptores sensoriales están rodeados de estructuras accesorias

39.2 ¿Cómo se detectan los estímulos mecánicos?

39.3 ¿Cómo detecta el oído el sonido?

El oído convierte las ondas sonoras en señales eléctricas

El aparato vestibular detecta la gravedad y el movimiento

39.4 ¿Cómo detectan los ojos la luz?

Los ojos compuestos de los artrópodos producen una imagen de mosaico

El ojo de los mamíferos recopila y enfoca la luz, y la convierte en señales eléctricas

39.5 ¿Cómo se perciben las sustancias químicas?

Los receptores olfatorios detectan las sustancias químicas en el aire

Los receptores del gusto detectan las sustancias químicas disueltas en los líquidos

39.6 ¿Cómo se percibe el dolor?

Muchos tipos de estímulos dañinos se perciben como dolor

Estudio de caso otro vistazo Oídos biónicos

39.1 ¿CÓMO PERCIBE EL SISTEMA NERVIOSO EL ENTORNO?

Un **receptor** es una molécula con una estructura que cambia cuando un estímulo actúa sobre ella y después produce cierto tipo de respuesta. Cada célula tiene muchos tipos de moléculas receptoras, como las proteínas de membrana que se unen a las hormonas o neurotransmisores y los receptores de células T que se unen a moléculas extrañas (antígenos) como parte de la respuesta inmunitaria. Un **receptor sensorial** es una célula totalmente especializada (casi siempre una neurona) que produce una señal eléctrica en respuesta a estímulos específicos —es decir, traduce los estímulos ambientales en el lenguaje del sistema nervioso—. Estos estímulos pueden surgir del ambiente externo (por ejemplo, la luz o el sonido) o del interior de nuestro cuerpo (como, la posición de una articulación o la concentración de oxígeno en la sangre). Los receptores sensoriales se agrupan en categorías, según el estímulo al que responden (**Tabla 39-1**).

Los sentidos informan al cerebro acerca de la naturaleza e intensidad de los estímulos ambientales

La codificación de la naturaleza de un estímulo (tal como luz, sonido, olor o tacto) empieza con las células receptoras sensoriales, cada una de las cuales contiene las moléculas receptoras que responden a ciertos estímulos. Cada tipo de receptor sensorial se enlaza a una serie específica de axones que se conecta a determinados lugares en el cerebro o la columna vertebral. Por ejemplo, en los mamíferos, las neuronas que detectan los olores dirigen sus axones a una parte del cerebro llamada *bulbo olfatorio*.

La conexión formada por el tipo de estímulo con un receptor sensorial de los axones, que conducen a una región cerebral particular, produce el primer principio de percepción sensorial: el *tipo de estímulo* se codifica a través de una serie específica de neuronas que se activa en el cerebro.

Estudio de caso continuación

Oídos biónicos

Los implantes cocleares funcionan porque el cerebro interpreta los potenciales de acción en los axones del nervio auditivo como sonido, independientemente del estímulo real que los desencadena. Alessandro Volta, inventor de la pila en 1800, descubrió sin querer este principio. Insertó una varilla de metal en su oído y lo conectó a una pila. Sintió una sacudida y escuchó un sonido similar al agua hirviendo. Al igual que la varilla que usó Volta, un implante coclear moderno estimula los potenciales de acción en axones del nervio auditivo, aunque con mucha más sensibilidad y precisión.

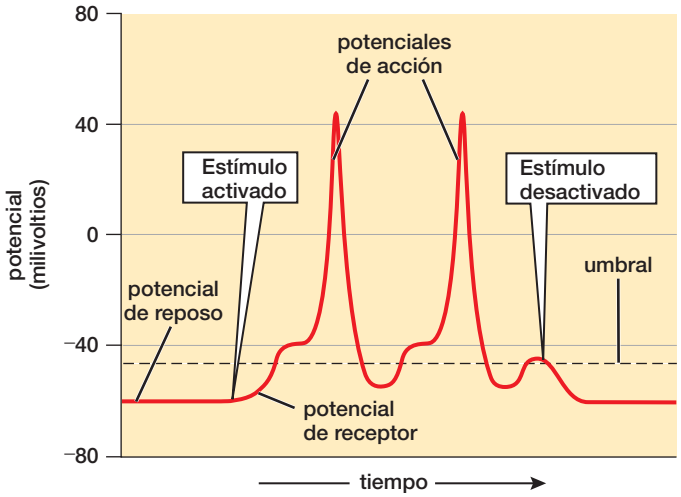
Tabla 39-1 Algunos tipos de receptores en vertebrados

Tipo de receptor	Tipo de célula sensorial	Estímulo	Lugar
Termorreceptor	Terminación nerviosa libre	Calor, frío	Piel
Mecanorreceptor	Célula pilosa	Vibración, movimiento, gravedad	Oído interno
	Terminaciones nerviosas libres y terminaciones rodeadas de estructuras accesorias (corpúsculo de Pacini, corpúsculo de Meissner y corpúsculo de Ruffini)	Vibración, presión, tacto	Piel
	Terminaciones nerviosas especializadas en músculos o articulaciones (huso muscular, órgano tendinoso de Golgi)	Estiramiento	Músculos, tendones
Fotorreceptor	Bastón, cono	Luz	Retina del ojo
Quimiorreceptor	Receptor olfatorio	Olor (moléculas en el aire)	Cavidad nasal
	Receptor del gusto	Sabor (moléculas en agua)	Lengua y cavidad oral
Receptor del dolor (nociceptor)	Terminación nerviosa libre	Sustancias químicas liberadas por tejidos lesionados; exceso de calor o frío; estiramiento excesivo; ácido; algunas sustancias químicas ambientales	Distribuidos en todo el cuerpo

La codificación de la **intensidad** de un estímulo (como sonidos fuertes o suaves) también empieza por las células receptoras sensoriales. Cuando se estimula un receptor sensorial, éste produce una señal eléctrica llamada **potencial de receptor** (FIGURA 39-1). En muchas neuronas receptoras sensoriales, el potencial de receptor puede llevar a la neurona por encima del umbral de activación y desencadenar potenciales de acción. Los axones de estas neuronas receptoras sensoriales con frecuencia se conectan directamente con el sistema nervioso central (SNC).

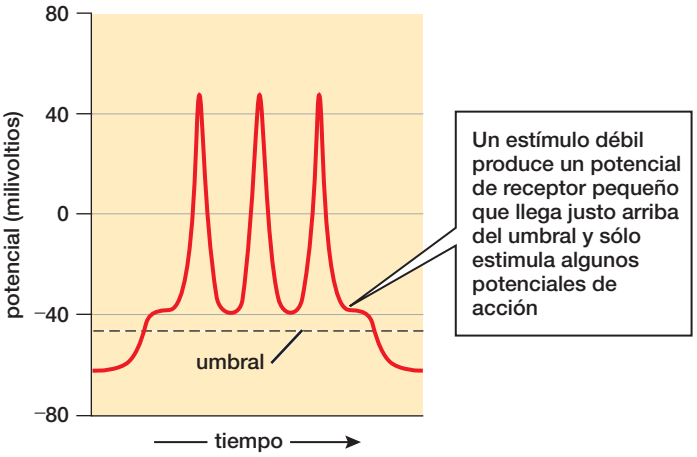
A diferencia de los potenciales de acción (*véase* la figura 38-2), que siempre son del mismo tamaño, los potenciales de receptor varían en tamaño con la intensidad de un estímulo: cuanto más fuerte es el estímulo, mayor es el potencial de receptor (FIGURA 39-2). Un potencial de receptor pequeño apenas alcanza el umbral y, por tanto, sólo produce algunos potenciales de acción; en cambio, uno grande irá más allá del umbral, ocasionando una alta frecuencia de potenciales de acción.

Algunos receptores sensoriales no tienen axones, como sucede en el oído interno. La mayoría de estos receptores forman sinapsis con las neuronas cuyos axones se conectan con el SNC (*véase* en la figura 38-4, estructura y función de la sinapsis). Los potenciales de receptor provocan la liberación de neurotransmisores por parte de los receptores sensoriales. Los neurotransmisores producen potenciales excitatorios postsinápticos en las terminaciones de los axones, donde estimulan los potenciales de acción que recorren el axón hasta el SNC. Un estímulo fuerte propicia un

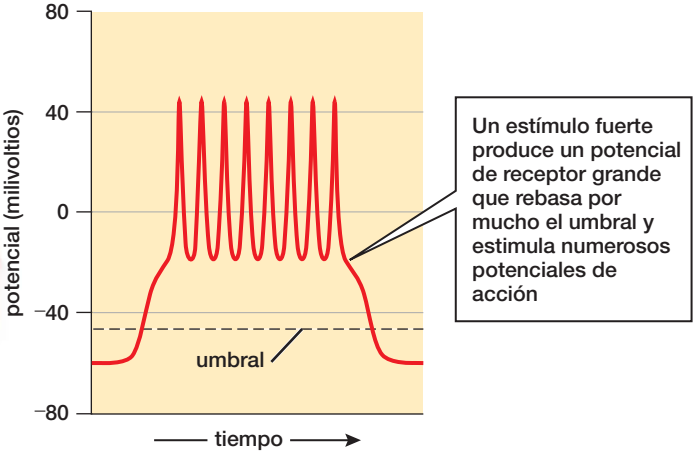


▲ **FIGURA 39-1 Conversión de un estímulo ambiental a potenciales de acción** En casi todas las neuronas de receptores sensoriales, un estímulo ambiental genera un potencial de receptor que hace que el potencial de reposo sea menos negativo. Si el potencial de receptor es bastante grande, alcanza un umbral y desencadena potenciales de acción.

(a) Estímulo débil



(b) Estímulo fuerte



▶ **FIGURA 39-2 La intensidad del estímulo se codifica con la frecuencia de potenciales de acción** **(a)** Los estímulos débiles propician potenciales de receptor pequeños que rara vez llegan al umbral (línea punteada) y sólo producen algunos potenciales de acción. **(b)** Los estímulos fuertes ocasionan que los potenciales de receptor grandes sobrepasen por mucho el umbral, produciendo numerosos potenciales de acción.

potencial de receptor grande que libera una cantidad mayor del transmisor en las neuronas, produciendo una alta frecuencia de potenciales de acción.

La conexión de la intensidad del estímulo al tamaño del potencial de receptor y a la frecuencia del potencial de acción produce el segundo principio de la percepción sensorial: la *intensidad de un estímulo*, que es codificada por la frecuencia de los potenciales de acción que llegan al cerebro.

Muchos receptores sensoriales están rodeados de estructuras accesorias

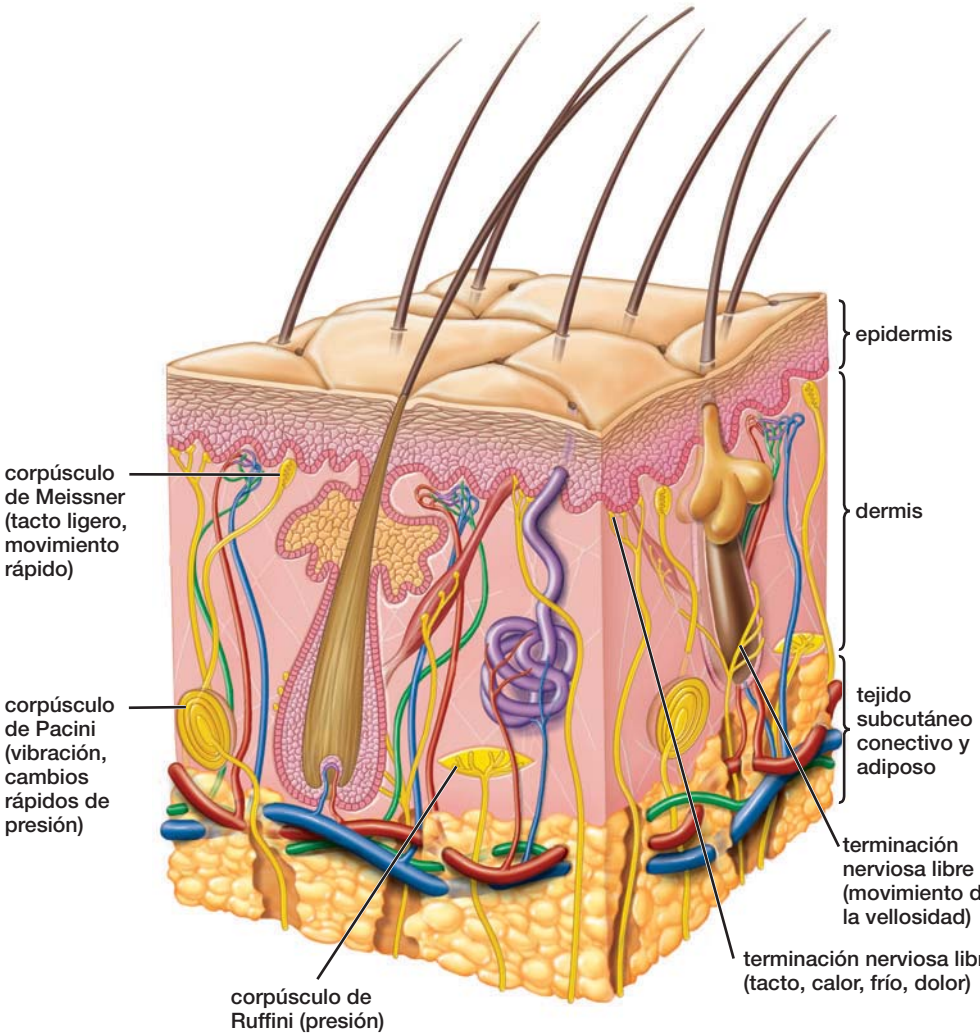
Algunos receptores sensoriales, llamados *terminaciones nerviosas libres*, consisten en ramificaciones de las dendritas de las neuronas sensoriales que pueden responder al tacto, al calor, al frío o al dolor. Muchos otros receptores sensoriales están contenidos en estructuras que les ayudan a responder a un estímulo específico; éstas incluyen receptores para la vibración, la presión, el sonido, la luz, el olfato y el gusto.

39.2 ¿CÓMO SE DETECTAN LOS ESTÍMULOS MECÁNICOS?

Los mecanorreceptores se encuentran en todo el cuerpo. Incluyen receptores en la piel que responden al tacto, la vibración o la presión; receptores de estiramiento en muchos órganos internos; sensores de posición en las articulaciones, y receptores en el oído interno que permiten detectar el sonido (*véase* la sección 39.3).

La piel de los seres humanos y de la mayoría de los vertebrados es sumamente sensible al tacto. En la piel hay incrustadas varios tipos de neuronas mecanorreceptoras, cada cual con una dendrita que produce un potencial de receptor cuando se estira o comprime (**FIGURA 39-3**). Las dendritas de algunos receptores del tacto son terminaciones nerviosas libres que pueden producir sensaciones de comezón o cosquilleo. Las terminaciones de otros receptores están envueltas en capas de tejido conectivo; por ejemplo, los corpúsculos de Pacini, que responden a cambios rápidos en la presión, como vibraciones o una punta filosa; los corpúsculos de Meissner, que responden a la luz, el tacto o las vibraciones lentas, y los corpúsculos de Ruffini, que responden a la presión constante. La densidad de los mecanorreceptores en la piel varía considerablemente en la superficie del cuerpo. Cada centímetro cuadrado de la yema de los dedos tiene docenas de receptores del tacto, pero en la parte posterior de los dedos hay menos de un receptor por centímetro cuadrado.

Los mecanorreceptores en muchos órganos huecos, como el estómago, el intestino, el recto y la vejiga, generan la señal de estar llenos cuando responden al estiramiento. Los mecanorreceptores en las articulaciones, que también responden al estiramiento, nos permiten saber si tenemos las articulaciones


epidermis
dermis
tejido subcutáneo conectivo y adiposo
corpúsculo de Meissner (tacto ligero, movimiento rápido)
corpúsculo de Pacini (vibración, cambios rápidos de presión)
terminación nerviosa libre (movimiento de la vellosidad)
terminación nerviosa libre (tacto, calor, frío, dolor)
corpúsculo de Ruffini (presión)

◀ **FIGURA 39-3 Receptores en la piel humana** La diversidad de receptores en la piel nos permite percibir estímulos mecánicos como el contacto, la presión, la vibración y el cosquilleo, al igual que otras sensaciones, como dolor, calor y frío.

estiradas o dobladas y qué tanto. Los receptores en los músculos llamados husos musculares indican al cerebro si el músculo se contrajo o se estiró y qué tanto lo hizo (los husos musculares se activan en la reacción refleja de la rodilla que tanto les gusta a médicos y niños pequeños). Otro tipo de receptor, el órgano tendinoso de Golgi, se encuentra donde el músculo se une al tendón e indica la fuerza que ejerce el músculo. Los receptores de articulaciones y músculos se combinan para informar al cerebro la posición, el ángulo y la fuerza del movimiento de brazos, piernas, manos y pies —no tienes que verlas ni pensar conscientemente qué hacen—. Imagina qué tedioso sería tener que observar el tenedor en su camino a tu boca ¡para evitar picarte la cara!

Los mecanorreceptores son importantes para todos los animales. Por ejemplo, las arañas usan los mecanorreceptores en sus patas para detectar vibraciones en sus telarañas. Saben con certeza que las vibraciones provienen de pequeños organismos alados que pueden servirles de alimento —como moscas o mariposas nocturnas—, de animales más grandes —tal vez depredadores— o incluso de parejas potenciales. Las cucarachas y muchos otros insectos pueden detectar diminutas corrientes de aire que se mueven por delante de los depredadores —muy parecido a una ola causada por el paso de un barco— y correr en dirección opuesta. Los peces tienen mecanorreceptores en órganos llamados *líneas laterales*, que detectan el movimiento y la vibración del agua a su alrededor. Para algunos, como el pez tetra mexicano, que pasa toda su vida en oscuridad absoluta, las líneas laterales son fundamentales para evitar que choque con su entorno y para localizar a sus presas.

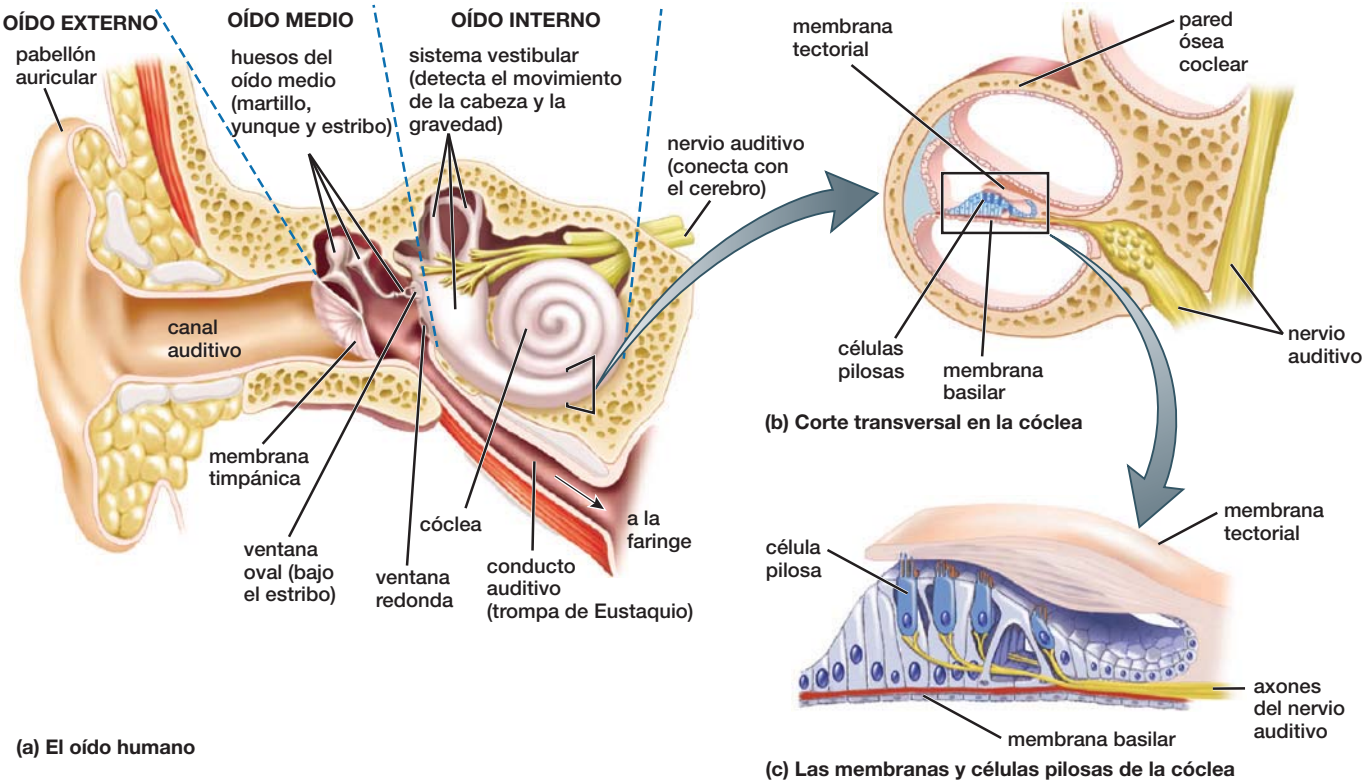
39.3 ¿CÓMO DETECTA EL OÍDO EL SONIDO?

El sonido se produce a través de objetos que vibran: tambores, cuerdas vocales o las bocinas de un reproductor de música. Las vibraciones resultantes, u ondas sonoras, se transmiten a través del aire y son interceptadas por nuestros oídos; éstos las convierten en señales y nuestro cerebro las interpreta como la dirección, el tono y la intensidad del sonido. El oído de los mamíferos consta de estructuras que transmiten vibraciones a células mecanorreceptoras especializadas muy en el fondo del oído interno.

El oído convierte las ondas sonoras en señales eléctricas

El oído humano y el de otros mamíferos se compone de tres partes: el oído externo, el medio y el interno (**FIGURA 39-4a**). El **oído externo** comprende el **pabellón auricular** y el **canal auditivo**. El pabellón auricular es un cartílago cubierto de piel unido a la superficie de la cabeza que recoge las ondas sonoras. Los seres humanos y otros animales grandes determinan la dirección del sonido con base en las diferencias cuando el sonido llega a ambos oídos y en cuán fuerte lo percibe cada oído. La forma del pabellón auricular y, en muchos animales, la capacidad de girar a su alrededor, ayuda a localizar los sonidos.

El canal auditivo, lleno de aire, conduce las ondas sonoras al **oído medio,** que consta de (a) la **membrana timpánica** o tímpano; (b) tres huesillos llamados **martillo** o *malleus*, **yunque** y **estribo**, y (c) el **conducto auditivo** (conocido también como **trompa de Eustaquio**), que conecta el oído medio a la faringe



▲ **FIGURA 39-4 El oído humano** **(a)** Anatomía general del oído. **(b)** En el corte transversal, la cóclea consta de tres compartimentos llenos de líquido; las células pilosas se encuentran en la parte superior de la membrana basilar en el compartimento central. **(c)** Las vellosidades de las células pilosas abarcan el espacio entre las membranas basilar y tectorial. Las vibraciones sonoras mueven las membranas una respecto a la otra, lo que dobla las vellosidades y produce un potencial de receptor en las células pilosas. Las células pilosas liberan entonces neurotransmisores que estimulan potenciales de acción en los axones del nervio auditivo.

e iguala la presión de aire entre el oído medio y la atmósfera. Este conducto se congestiona y cierra cuando tienes gripe; cuando esto ocurre, los cambios en la presión del aire (como los que experimentamos durante el despegue o aterrizaje de un avión) pueden ser dolorosos.

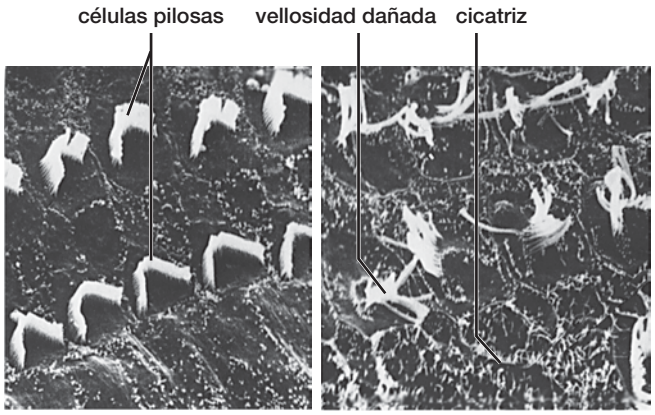
Las ondas sonoras que viajan por el canal auditivo hacen que la membrana timpánica vibre, lo que a su vez hace que el martillo, el yunque y el estribo se muevan. Estos huesos transmiten vibraciones al **oído interno**. Los huesos huecos llenos de líquido del oído interno dan forma a la **cóclea** (en latín significa "caracol"), que tiene forma espiral. El estribo transmite ondas al líquido en la cóclea a través de la vibración de una membrana llamada **ventana oval.** La **ventana redonda** es una segunda membrana situada debajo de la ventana oval, que permite al líquido en la cóclea moverse de un lado al otro cuando el estribo hace vibrar la ventana oval.

Las vibraciones se convierten en señales eléctricas en la cóclea

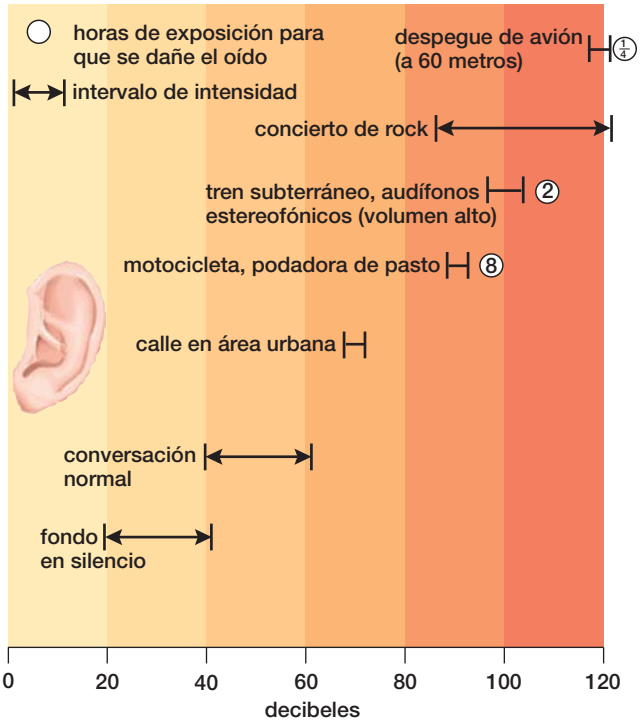
En un corte transversal, la cóclea consta de tres compartimentos llenos de líquido. El compartimento central aloja a los receptores y las estructuras de apoyo que los activan en respuesta a las vibraciones sonoras. El piso de esta cámara central es la **membrana basilar**, sobre la que se sitúan los mecanorreceptores llamados **células pilosas**, que tienen pequeños cuerpos celulares con proyecciones con forma de pelo llamadas *vellosidades*, que parecen cilios rígidos. Algunas están incrustadas en una estructura gelatinosa llamada **membrana tectorial,** la cual se proyecta hacia el canal central (FIGURA 39-4b, *c*).

La ventana oval transmite vibraciones de los huesos del oído medio al líquido de la cóclea, que a su vez hace vibrar a la membrana basilar relacionada con la membrana tectorial. Este movimiento hace que se doblen las vellosidades de las células pilosas, lo cual genera potenciales de receptor que provocan la liberación de neurotransmisores hacia las neuronas cuyos axones dan forma al **nervio auditivo**. Estos axones producen potenciales de acción que viajan a los centros de procesamiento en el cerebro.

¿Cómo las estructuras del oído interno nos permiten percibir la intensidad (la magnitud de las vibraciones sonoras) y el tono (la nota musical o la frecuencia de las vibraciones sonoras)? Recuerda que los principios generales de la percepción sensorial se clasifican de acuerdo con el tipo de estímulo recibido, el cual se codifica a través de las células nerviosas que disparan los potenciales de acción, y la intensidad del estímulo se codifica mediante la frecuencia de los potenciales de acción. Los sonidos débiles producen leves vibraciones del tímpano, los huesos del oído medio, la ventana oval y la membrana basilar. Por tanto, las vellosidades se doblan un poco para que las células pilosas produzcan pequeños potenciales de receptor que propicien la liberación de una diminuta cantidad de neurotransmisor y generen una baja frecuencia de potenciales de acción en los axones del nervio auditivo. Los sonidos fuertes provocan grandes vibraciones, que doblan más a las vellosidades y producen un mayor potencial de receptor, el cual genera una alta frecuencia de potenciales de acción en el nervio auditivo. Los sonidos muy fuertes pueden dañar las células pilosas (FIGURA 39-5a) y causar sordera, situación que han sufrido algunos músicos de rock y sus seguidores. De hecho, muchos sonidos de nuestro entorno cotidiano podrían llegar a dañar el oído, sobre todo si se prolongan (FIGURA 39-5b).



(a) Células pilosas normales (izquierda) y células pilosas dañadas por un sonido alto (derecha)



(b) La intensidad de sonidos cotidianos

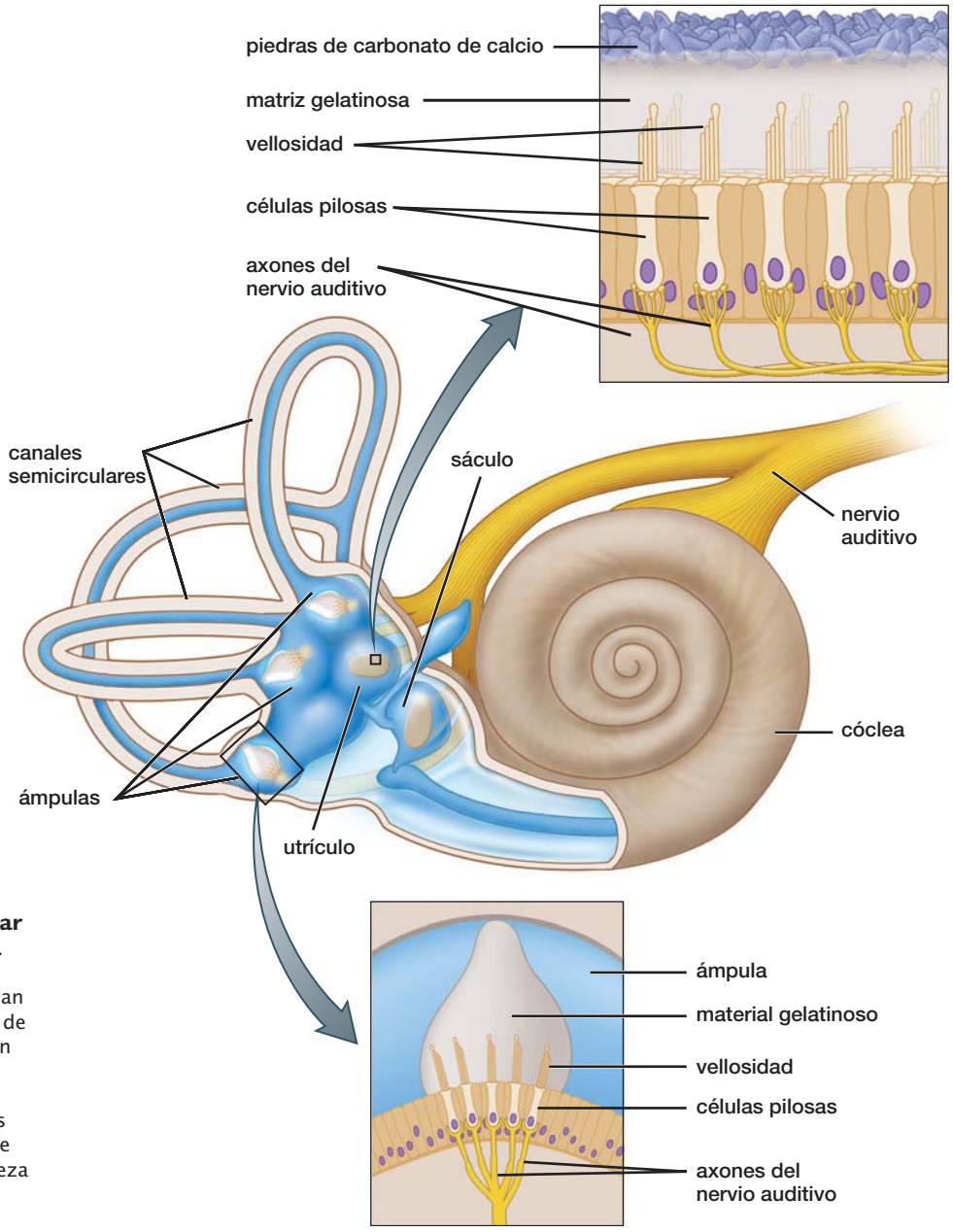
▲ FIGURA 39-5 Los sonidos altos pueden dañar las células pilosas (a) Las micrografías electrónicas de barrido (SEM) muestran el efecto de un sonido alto sobre las células pilosas del oído interno. (izquierda) En un conejillo de indias normal, la vellosidad emerge de cada célula pilosa en un patrón en forma de V. (derecha) Después de una exposición de 24 horas a un sonido cercano al de música de rock fuerte (dos mil vibraciones por segundo a 120 decibeles), muchas de las vellosidades se dañan o desaparecen y dejan "cicatrices". Las células pilosas del ser humano no se regeneran, así que esta sordera es permanente. [Fuente: micrografías de Robert S. Preston, cortesía del profesor J. E. Hawkins, Instituto de Investigación de la Audición de Kresge de la Facultad de Medicina, Universidad de Michigan.] **(b)** Niveles de sonido de ruidos cotidianos y su potencial para dañar el oído. La intensidad de los sonidos se mide en decibeles en una escala logarítmica; un sonido de 20 decibeles es 10 veces más intenso que uno de 10 decibeles; un sonido de 30 decibeles es 100 veces más intenso que uno de 10 decibeles, y así sucesivamente. Una intensidad mayor a 120 decibeles te produce dolor. [Fuente: Fundación para la Investigación de la Sordera, Instituto Nacional de la Sordera y otros Trastornos de Comunicación.]

La percepción de la intensidad es un poco más compleja. La membrana basilar parece un arpa en su forma y rigidez: angosta y rígida al final, cerca de la ventana oval, y más ancha y flexible cerca de la punta de la cóclea. En un arpa, las cuerdas cortas y tensas producen notas altas y las cuerdas largas y más sueltas producen notas bajas. En la membrana basilar, el cambio progresivo de amplitud y tensión ocasiona que cada porción vibre con más fuerza cuando la estimula una frecuencia de sonido en particular: las notas altas cerca de la ventana oval y las notas bajas cerca de la punta de la cóclea. El cerebro interpreta las señales que se originan en las células pilosas cerca de la ventana oval como sonido de alta intensidad, mientras que las señales de las células pilosas encontradas progresivamente más cerca de la punta de la cóclea se interpretan como de intensidad cada vez más baja. La gente joven sin cócleas dañadas puede escuchar sonidos desde 200 vibraciones por segundo (tono muy grave) hasta casi 20 mil vibraciones por segundo (tono bastante agudo).

El aparato vestibular detecta la gravedad y el movimiento

El oído interno de los mamíferos también es el centro del **aparato vestibular**, que está conformado por el vestíbulo (una pequeña cavidad a la entrada del aparato) y los canales semicirculares (**FIGURA 39-6**; *véase* también la figura 39-4a).

El vestíbulo contiene el **utrículo** y el **sáculo**, que detectan la dirección de la gravedad y el grado de inclinación de la cabeza. Cada uno consiste de un racimo de células pilosas, con vellosidades incrustadas en una matriz gelatinosa conteniendo diminutas piedras de carbonato de calcio. Las vellosidades del utrículo son verticales, mientras que en el sáculo son horizontales. La gravedad tira de las piedras hacia abajo, lo que causa que las vellosidades se doblen en varias direcciones, dependiendo de la inclinación de la cabeza. La gente puede detectar una inclinación de medio grado.



▶ **FIGURA 39-6 El aparato vestibular**
Corte transversal del aparato vestibular. (arriba) Las vellosidades de las células pilosas en el utrículo y el sáculo se doblan por el peso de las piedras de carbonato de calcio, lo que proporciona la información acerca de la dirección de la gravedad y la inclinación de la cabeza. (abajo) Las vellosidades de las células pilosas en las ámpulas de los canales semicirculares se doblan cuando el movimiento de la cabeza ocasiona la agitación del líquido en los canales.

Detrás del vestíbulo hay tres **canales semicirculares**, que detectan el movimiento de la cabeza. Cada canal semicircular consta de un conducto lleno de líquido con un abultamiento en un extremo, llamado *ámpula*. Las células pilosas se encuentran dentro de cada ámpula, con las vellosidades incrustadas en una cápsula gelatinosa (pero sin las piedras que se encuentran en el utrículo y el sáculo). La aceleración de la cabeza (por ejemplo, cuando agitas la cabeza para decir "no" o ésta se tambalea a los lados en una montaña rusa) empuja el líquido con la cápsula y las vellosidades se doblan. Los tres canales semicirculares están dispuestos perpendicularmente entre sí, de forma similar a los ejes X, Y y Z de un gráfico tridimensional o las dos paredes y el piso en la esquina de una habitación, lo cual le permite detectar el movimiento de la cabeza en cualquier dirección.

De la misma forma que en la cóclea, los axones del nervio auditivo enervan las células pilosas del aparato vestibular (por eso, el nombre técnico del nervio auditivo es nervio "vestíbulo coclear"). Cuando las vellosidades se doblan, las células pilosas liberan el neurotransmisor en las terminaciones de dichos axones, que desencadenan los potenciales de acción en los axones que viajan para balancear y dar equilibrio a los centros en el cerebro.

39.4 ¿CÓMO DETECTAN LOS OJOS LA LUZ?

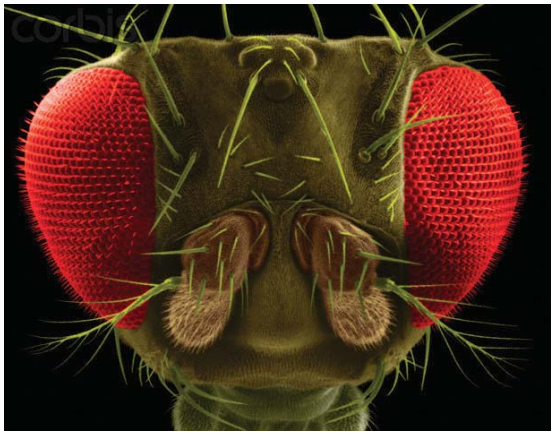
Las diferentes especies animales varían en gran medida respecto de qué tan bien pueden ver. La visión animal utiliza células receptoras llamadas **fotorreceptores**. Estas células contienen moléculas receptoras conocidas como **fotopigmentos** (porque son de color), que cambian de forma cuando absorben la luz. Este cambio de forma desencadena reacciones químicas dentro de los fotorreceptores, que finalmente producen potenciales de receptor.

Los ojos compuestos de los artrópodos producen una imagen de mosaico

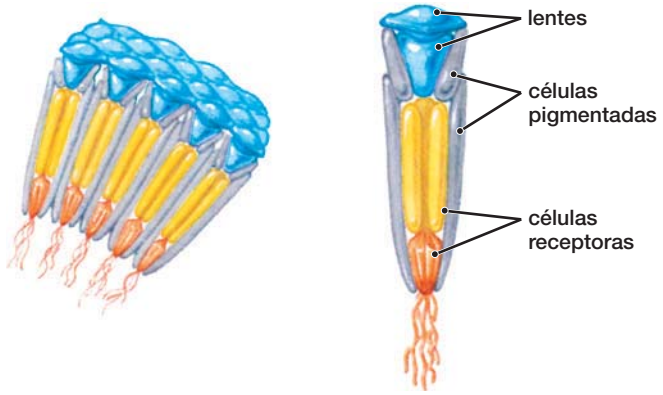
Muchos artrópodos, como los insectos y los crustáceos, tienen **ojos compuestos**, que están conformados por un mosaico de muchas subunidades individuales sensibles a la luz llamadas **omatidios** (FIGURA 39-7). Cada omatidio funciona como un detector de luz individual, como los pixeles de una cámara digital. Es probable que la mayoría de los artrópodos vea una imagen razonablemente precisa del mundo dependiendo del número de omatidios con que cuenta. Sin embargo, los mejores ojos entre los artrópodos (por ejemplo, en las libélulas) sólo contienen alrededor de 30 mil omatidios. A diferencia de un ojo humano que contiene más de 100 millones de receptores. Por tanto, según los estándares del ojo humano, la imagen formada de un ojo compuesto es muy granulosa (FIGURA 39-8). Los ojos compuestos son excelentes para detectar el movimiento, conforme la luz y la sombra parpadean a través de los omatidios adyacentes, lo cual es una ventaja en cuestión de evitar a los depredadores y durante la cacería. Muchos artrópodos, como las abejas y las mariposas, también tienen mejor percepción del color; algunos incluso ven luz ultravioleta, y pueden identificar si la luz es polarizada o no.

El ojo de los mamíferos recopila y enfoca la luz, y la convierte en señales eléctricas

Los ojos de los mamíferos constan de dos partes principales: (1) una variedad de estructuras que mantienen el ojo en una forma bastante fija, controlan la cantidad de luz percibida y enfocan los rayos de luz; y (2) la retina, que contiene los fotorreceptores que responden a la luz entrante (FIGURA 39-9).



(a) Ojos compuestos



(b) Omatidios Omatidio separado

▲ FIGURA 39-7 **Ojos compuestos** **(a)** Micrografía electrónica de barrido de una cabeza de mosca de la fruta, en la que se aprecia un ojo compuesto a cada lado de la cabeza. **(b)** Cada ojo se compone de numerosos omatidios. Dentro de cada omatidio hay varias células receptoras, cubiertas por un cristalino. Células pigmentadas alrededor del omatidio impiden el paso de la luz a los receptores adyacentes.

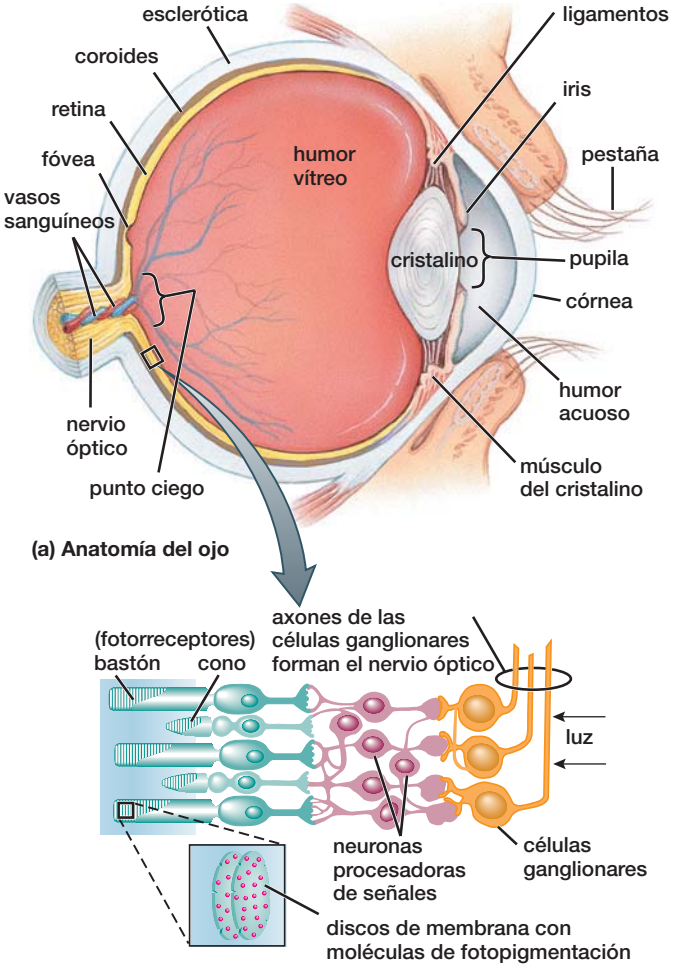
La luz que entra al ojo primero se encuentra con la **córnea**, una cubierta en la parte frontal del globo ocular que recibe las ondas de luz y comienza a enfocarlas. Detrás de la córnea, la luz atraviesa una cámara llena de líquido acuoso llamado **humor acuoso**, que nutre al cristalino y a la córnea. El **iris**, formado por tejido muscular pigmentado, ajusta la cantidad de luz que ingresa en el ojo. El iris regula el tamaño de la **pupila**, una abertura circular en su centro. La luz que atraviesa la pupila llega al **cristalino**, una estructura parecida a una esfera aplanada, compuesta de proteínas transparentes. El cristalino está suspendido detrás de la pupila por músculos que regulan su forma y permiten el enfoque fino de la imagen. Detrás del cristalino hay una cámara grande llena de **humor vítreo**, una sustancia gelatinosa transparente que ayuda a mantener la forma del globo ocular.

Después de pasar por el humor vítreo, la luz llega a la **retina**. Ahí, la energía luminosa se convierte en potenciales de acción que se transmiten al cerebro. Detrás de la retina está la **coroides**, un tejido pigmentado de color oscuro. El abundante suministro sanguíneo de la coroides nutre a las células de la re-

(a) Orquídea tropical

(b) La misma orquídea vista por una abeja

▶ **FIGURA 39-8 Visión del mundo de un insecto** A una distancia de 70 centímetros a un metro, un insecto —incluso uno con relativamente buena visión, como una abeja o una libélula— vería **(a)** una orquídea como **(b)** un mosaico de manchas de color individuales.



▲ **FIGURA 39-9 El ojo humano** **(a)** Anatomía del ojo humano. **(b)** La retina humana tiene fotorreceptores (bastones y conos), neuronas procesadoras de señales y células ganglionares. Cada bastón y cono tiene una extensión llena de membranas en las que se incrustan moléculas sensibles a la luz (fotopigmentación).

tina. Este pigmento oscuro absorbe la luz desviada cuyo reflejo dentro del globo ocular interferiría con una visión clara. En los animales nocturnos, la coroides con frecuencia es reflectante en lugar de negra. Al reflejar la luz a la retina, la coroides funciona como espejo que da a los fotorreceptores una segunda oportunidad de captar escasos fotones de luz que la primera vez no se hubieran percibido. De noche, ¡es mejor ver un poco borroso que no ver nada!

La porción externa del globo ocular está rodeada de la **esclerótica**, una capa resistente de tejido conectivo visible como la parte blanca del ojo y se continúa con la córnea.

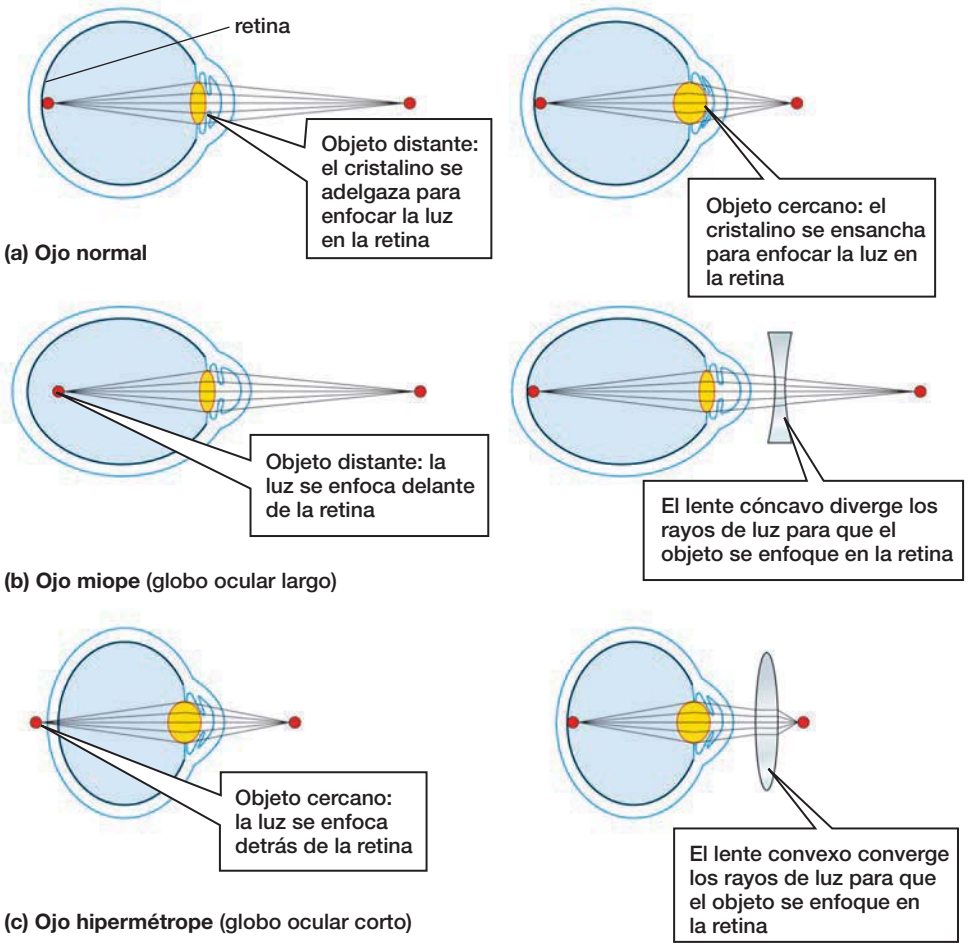
El cristalino permite enfocar la luz de objetos distantes y cercanos en la retina

La imagen visual se enfoca con mayor nitidez en una pequeña área de la retina llamada **fóvea**. Aun cuando el enfoque se inicia en la córnea, cuyo contorno redondo refracta los rayos de luz, el cristalino es responsable del enfoque nítido final. La forma del cristalino se ajusta a través del músculo que lo rodea. Si lo ves de lado, el cristalino es redondo —para enfocar los objetos cercanos— o plano —para enfocar los objetos distantes— (FIGURA 39-10a).

Cuando el globo ocular es demasiado largo o la córnea es muy redonda, la persona tiene **miopía** (la luz de los objetos distantes se enfoca delante de la retina). Los ojos de las personas con **hipermetropía**, con globos oculares demasiado cortos o córneas muy aplanadas, enfocan la luz de objetos cercanos detrás de la retina. Estas condiciones se pueden corregir con lentes de contacto o anteojos con la forma apropiada (FIGURA 39-10b,c). La miopía e hipermetropía también se pueden corregir con cirugía láser dirigida a modificar la forma de la córnea. Conforme la gente envejece, el cristalino del ojo se endurece, lo que provoca hipermetropía porque el cristalino ya no se puede abombar lo suficiente para enfocar los objetos cercanos. Casi toda la gente de 40 a 50 años necesita anteojos para leer de cerca.

La retina detecta la luz y produce potenciales de acción en el nervio óptico

Los fotorreceptores, llamados **bastones** y **conos** por su forma, reúnen la luz en la parte posterior de la retina (*véase* la figura 39-9b). La fotorrecepción en los bastones y conos se inicia con la absorción de luz de las moléculas de fotopigmentos incrustadas en las membranas de los fotorreceptores, lo cual desencadena reacciones químicas que producen un potencial de receptor.


retina
Objeto distante: el cristalino se adelgaza para enfocar la luz en la retina
(a) Ojo normal
Objeto cercano: el cristalino se ensancha para enfocar la luz en la retina
Objeto distante: la luz se enfoca delante de la retina
El lente cóncavo diverge los rayos de luz para que el objeto se enfoque en la retina
(b) Ojo miope (globo ocular largo)
Objeto cercano: la luz se enfoca detrás de la retina
El lente convexo converge los rayos de luz para que el objeto se enfoque en la retina
(c) Ojo hipermétrope (globo ocular corto)

◀ **FIGURA 39-10 Enfoque del ojo humano (a)** El cristalino cambia de forma para enfocar objetos a diferentes distancias. **(b)** La miopía se corrige con anteojos de lente cóncavo. **(c)** La hipermetropía se corrige con anteojos de lente convexo.

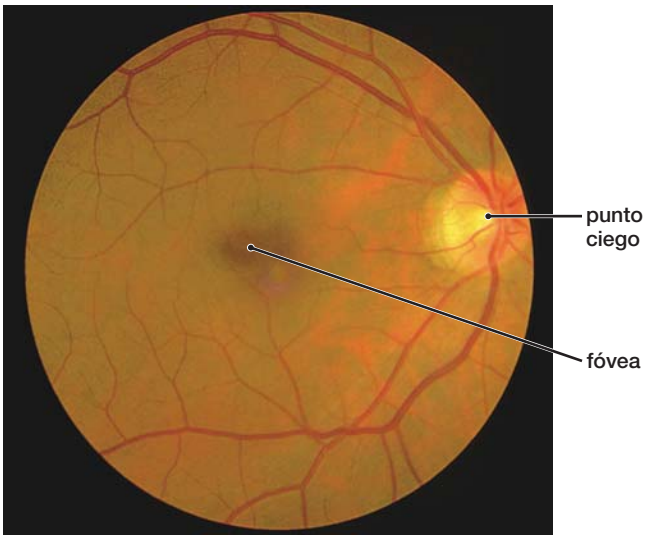
PREGUNTA Hoy en día, muchas personas con miopía e hipermetropía eligen corregir su problema de visión con cirugía láser en las córneas, en vez de usar lentes correctivos. En el caso de la miopía y la hipermetropía, respectivamente, ¿cómo se debe modificar la forma de la córnea para corregir el problema?

Entre los receptores y la luz entrante hay varias capas de neuronas que procesan las señales de los fotorreceptores. Estas neuronas mejoran nuestra capacidad de detectar los bordes, el movimiento y los cambios en la intensidad de la luz. La capa retinal más cercana al humor vítreo consta de **células ganglionares**, cuyos axones conforman el **nervio óptico**. Las señales eléctricas de los fotorreceptores y de las neuronas que intervienen se convierten en potenciales de acción en las células ganglionares. Para llegar al cerebro, los axones de las células ganglionares atraviesan la retina en un sitio llamado **punto ciego** (FIGURA 39-11; *véase* también la figura 39-9a). Esta área carece de receptores, por eso ahí no se pueden ver los objetos enfocados.

Los bastones y los conos difieren en su distribución y sensibilidad a la luz

Aun cuando hay conos en toda la retina, se concentran en la fóvea, donde el cristalino enfoca las imágenes con mayor nitidez (*véanse* las figuras 39-9a y 39-11). La fóvea se ve como una hendidura cerca del centro de la retina, porque las capas de las neuronas procesadoras de señales están separadas, al tiempo que conservan sus conexiones sinápticas. Esta disposición permite a la luz llegar a los conos de la fóvea sin tener que atravesar tantas células.

El ojo humano tiene tres variedades de conos y cada uno contiene un fotopigmento ligeramente diferente. Cada tipo de fotopigmento se estimula en gran medida con la luz de una



▲ **FIGURA 39-11 La retina humana** Una porción de la retina humana, fotografiada a través de la córnea y el cristalino de una persona viva. El punto ciego y la fóvea son visibles. Los vasos sanguíneos suministran oxígeno y nutrimentos; como se observa, son más densos sobre el punto ciego (donde no interferirían con la visión) y más escasos cerca de la fóvea.

PREGUNTA A pesar de la presencia del punto ciego, no percibes conscientemente un "hueco" en tu visión. ¿Por qué?

longitud de onda en particular, que corresponde al rojo, verde o azul. El cerebro distingue el color según la intensidad de estimulación relativa de diferentes conos. Por ejemplo, la sensación de amarillo se genera de una estimulación un tanto semejante de los conos rojo y verde. Alrededor de 7% de los hombres tienen dificultad para distinguir el rojo del verde porque poseen un gen defectuoso en el cromosoma X que codifica el fotopigmento rojo o verde (*véase* la página 185). Aun cuando en muchas ocasiones a estas personas se les llama "daltónicos", el nombre más exacto para describir este problema es "deficiencia para distinguir colores". El daltonismo, en el que la persona sólo percibe el mundo en tonos de gris, es sumamente raro.

Los bastones abundan fuera de la fóvea, en la periferia de la retina. Los bastones son más largos que los conos y contienen mucho más fotopigmento, por lo que son mucho más sensibles a la luz que aquéllos. Por tanto, los bastones determinan que veamos con luz tenue, como a la luz de la Luna. A diferencia de los conos, los bastones tienen fotopigmentos idénticos, por lo que estos últimos no pueden producir una visión de color. Con luz tenue, el mundo se ve en tonos de gris.

No todos los vertebrados tienen bastones y conos. Los que están activos casi todo el día (como ciertos lagartos) sólo tienen conos en toda la retina, mientras que los animales nocturnos (como las ratas y los hurones) y los que habitan en lugares con poca luz (como los peces de aguas profundas) tienen principal o exclusivamente bastones.

La visión binocular permite percibir la profundidad

La ubicación de los ojos en la cabeza de los mamíferos varía según el estilo de vida del animal. Los depredadores y omnívoros por lo general tienen ambos ojos hacia el frente (**FIGURA 39-12a**), pero la mayoría de los herbívoros tienen los ojos a los lados de la cabeza (**FIGURA 39-12b**). Los ojos al frente de los depredadores y los omnívoros tienen campos visuales ligeramente diferentes, pero con extensos campos visuales superpuestos. Esta **visión binocular** permite la percepción de la profundidad, es decir, ayuda a calcular con exactitud la distancia de un objeto. Estas capacidades son importantes para un gato que está a punto de saltar sobre un ratón o para un mono que salta de una rama a otra.

Por el contrario, los ojos tan espaciados de los herbívoros casi no tienen una superposición en sus campos visuales. Parte de la percepción de profundidad se sacrifica por un campo visual de casi 360 grados, lo que permite a los animales detectar a los depredadores que se acercan desde cualquier dirección.

39.5 ¿CÓMO SE PERCIBEN LAS SUSTANCIAS QUÍMICAS?

Los quimiorreceptores permiten a los animales encontrar alimento, evitar materiales venenosos, localizar dónde albergarse, encontrar pareja y mantener la homeostasis. Los quimiorreceptores internos en algunos vasos sanguíneos grandes y en el hipotálamo del encéfalo monitorean los niveles de moléculas fundamentales como el azúcar, el agua, el oxígeno y el dióxido de carbono en la sangre. Asimismo, estimulan las actividades que mantienen estos niveles dentro de límites estrechos. Para percibir las sustancias químicas en el ambiente externo, los vertebrados terrestres tienen dos sentidos distintos: el sentido del olfato, que detecta las moléculas en el aire, y el sentido del gusto, que detecta las sustancias químicas disueltas en el agua o en la saliva.

Los receptores olfatorios detectan las sustancias químicas en el aire

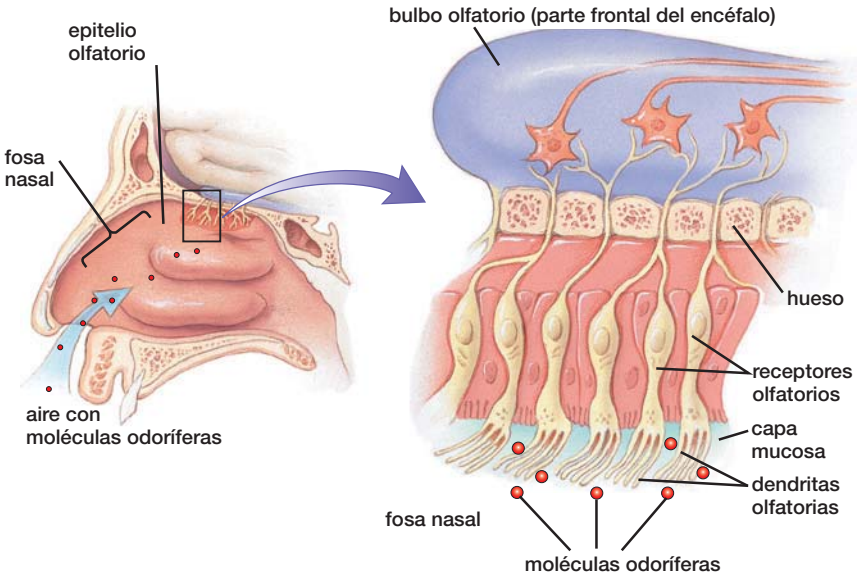
En el ser humano y en casi todos los vertebrados terrestres, las células receptoras del olfato son neuronas que se encuentran en una porción de mucosa que recubre el tejido epitelial en la parte superior de cada fosa nasal (**FIGURA 39-13**). Las neuronas de los receptores olfatorios tienen dendritas largas que sobresalen en la fosa nasal y se incrustan en el moco. Las moléculas odoríferas en el aire, como las producidas por el café, se difunden en la capa de moco y se unen a las proteínas receptoras en las dendritas. Las neuronas de los receptores olfatorios envían axones directamente al bulbo olfatorio en el cerebro.

(a) Visión binocular

(b) Visión de casi 360°

▲ **FIGURA 39-12 La posición de los ojos difiere en los depredadores y las presas** **(a)** Los primates y casi todos los depredadores, como este búho, tienen los ojos al frente; ambos ojos pueden enfocarse en un blanco, lo cual ofrece una visión binocular. **(b)** La mayoría de los animales de presa, como los conejos, tienen los ojos a los lados, lo que les permite avistar a los depredadores.

PREGUNTA ¿Por qué algunos herbívoros y frugívoros, como los monos y los murciélagos que comen fruta, tienen los ojos al frente?



◀ FIGURA 39-13 Receptores olfatorios humanos Los receptores del olfato en los seres humanos son neuronas con proyecciones microscópicas parecidas al pelo y dirigidas hacia la fosa nasal. Las proyecciones están incrustadas en una capa de moco donde las moléculas odoríferas se disuelven antes de entrar en contacto con los receptores.

Los seres humanos producimos de 350 a 400 proteínas receptoras olfatorias diferentes, cada una codificada por un gen independiente, pero cada neurona del receptor olfatorio sólo expresa un tipo de proteína receptora. Cada proteína receptora se especializa para unirse a un tipo de molécula en particular y estimular que la neurona olfatoria produzca un potencial de receptor. Si éste es lo bastante grande, rebasa el umbral, produciendo potenciales de acción que viajan a lo largo del axón de la neurona al cerebro. Muchos olores son mezclas complejas de moléculas que estimulan varias proteínas receptoras, de modo que nuestra percepción de olores es el resultado de las señales interpretativas cerebrales de muchas neuronas receptoras olfatorias.

Como sabes, hay muchos otros animales que detectan olores mejor que nosotros. Por ejemplo, los perros tienen de 20 a 40 más neuronas receptoras olfatorias y el doble de diferentes tipos de proteínas receptoras. Por eso el sentido del olfato de un perro es mucho más sensible que el nuestro.

Los receptores del gusto detectan las sustancias químicas disueltas en los líquidos

La lengua humana tiene alrededor de cinco mil **papilas gustativas** incrustadas en pequeñas protuberancias (**FIGURA 39-14a**). También hay algunas papilas gustativas en la parte posterior de la boca y la faringe. Cada una de ellas es un pequeño foso en el epitelio que se abre hacia la cavidad oral a través de un poro gustativo. Una papila gustativa contiene un racimo de 50 a 150 células de diversos tipos: células de soporte, células madre y células receptoras gustativas (**FIGURA 39-14b**). Las células de soporte actúan de modo muy semejante a las células gliales en el sistema nervioso; regulan la composición del líquido extracelular y ayudan a que las células receptoras funcionen correctamente. Las células madre se dividen para producir nuevas células receptoras y de soporte, tras el desgaste normal o un encuentro cercano con un café hirviendo. Las células receptoras gustativas tienen microvellosidades (diminutas proyecciones de la membrana plasmática) que salen del poro gustativo. Las sustancias químicas disueltas ingresan en el poro y entran en contacto con las microvellosidades. Aunque antes se pensaba que las papilas gustativas de sabores específicos se concentraban en ciertas áreas de la lengua, de hecho están distribuidas de modo un tanto uniforme.

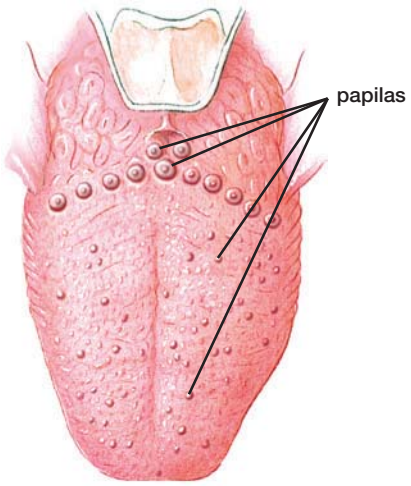
Hay cinco sabores conocidos: ácido, salado, dulce y amargo, y una sensación conocida como *umami*, palabra japonesa que significa "delicioso". (La célula receptora de umami responde al glutamato, un aminoácido que tiene función de neurotransmisor. El glutamato monosódico [MSG] se utiliza desde hace tiempo como sazonador, en especial de alimentos asiáticos, porque mejora el sabor). Los iones hidrógeno y sodio que entran a ciertas células receptoras gustativas a través de los canales iónicos en las membranas plasmáticas de las microvellosidades provocan las sensaciones de ácido y salado, respectivamente. Las sensaciones de dulce, amargo y umami se deben a moléculas orgánicas específicas que se unen a las proteínas receptoras en la superficie de las microvellosidades de otras células receptoras gustativas, estableciendo una cadena de reacciones intracelulares. En todos los casos, las células receptoras gustativas responden con la producción de un potencial de receptor.

Percibimos una gran variedad de sabores a través de dos mecanismos. Primero, una sustancia en particular puede estimular dos o más tipos receptores a diferente grado, lo que hace que el sabor de la sustancia sea, por ejemplo, "dulce y ácida". Segundo y más importante, una sustancia que se prueba por lo común libera moléculas en el aire dentro de la boca. Estas moléculas odoríferas se difunden hasta los receptores olfatorios, que aportan un componente de olor al sabor básico. (Recuerda del capítulo 34, que la boca se conecta con el pasaje nasal; *véanse* las páginas 665-667.)

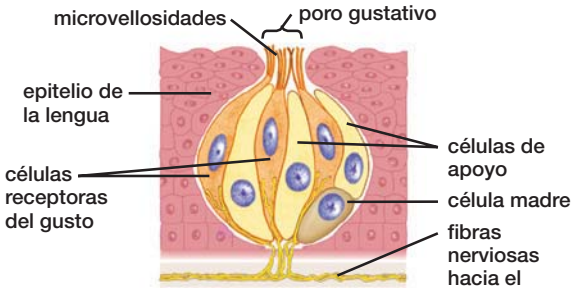
Para comprobar que aquello a lo que llamamos sabor en realidad es principalmente olor, intenta taparte la nariz (con los ojos cerrados) y prueba diferentes sabores de gomitas. Todos los sabores (uva, cereza, pera, fresa y hasta palomitas con mantequilla) te resultarán dulces, sin ninguna otra diferencia. Del mismo modo, cuando tienes un resfriado fuerte, toda la comida que normalmente es sabrosa sabe insípida.

39.6 ¿CÓMO SE PERCIBE EL DOLOR?

Si te quemas, cortas, machucas o derramas un ácido fuerte en la mano, sientes lo mismo: dolor. Éste es una sensación subjetiva que surge del cerebro y se produce por la estimulación de los



(a) La lengua humana



(b) Una papila gustativa

▲ **FIGURA 39-14 Receptores del gusto humanos** **(a)** La lengua humana está cubierta de papilas: protuberancias en las que están incrustadas las papilas gustativas. **(b)** Cada papila gustativa consiste en células receptoras del gusto, células de apoyo y células madre. Las microvellosidades tienen receptores de proteínas que se unen a las moléculas del sabor que entran por el poro gustativo y producen un potencial de receptor.

receptores de dolor (también conocidos como *nociceptores*). Las partes que perciben el dolor de los receptores correspondientes son terminaciones nerviosas libres (muy parecidas a las dendritas). Los receptores de dolor se encuentran en casi todo el cuerpo.

La percepción del dolor es fundamentalmente importante para el bienestar y la supervivencia, ya que enseña tanto a los seres humanos como a otros animales a evitar comportamientos y objetos que pueden causar daño corporal. Muchas personas no tienen percepción del dolor desde que nacieron y por lo general sufren lesiones frecuentes e incluso mueren a edad temprana porque no pueden evitar de manera consciente todas las situaciones potencialmente peligrosas.

¿Te has preguntado…

por qué pican los chiles?

El ingrediente picante de los chiles es un compuesto químico llamado capsaicina. El "picor" de los chiles depende de la capsaicina que contienen, en un rango que va desde los pimientos muy suaves a los jalapeños (cerca de 20 veces más picantes), los habaneros (50 veces más picantes), hasta el dolorosísimo Naga (casi otras 10 veces más picante). La capsaicina se une a las proteínas receptoras en muchos receptores del dolor —incluyendo algunos en la boca— y los activa. Estos receptores también se activan con el calor superior a 43 °C, el ácido, y una variedad de moléculas producidas durante la inflamación (por eso a veces duelen las lesiones infectadas). Recuerda uno de los principios básicos de la percepción sensorial: *el tipo de estímulo* que percibimos depende de las *células sensoriales* que encienden los potenciales de acción. Debido a que los receptores individuales del dolor responden al calor y a la capsaicina que son dañinos, el cerebro interpreta estos dos estímulos como dolor ardiente.

Muchos tipos de estímulos dañinos se perciben como dolor

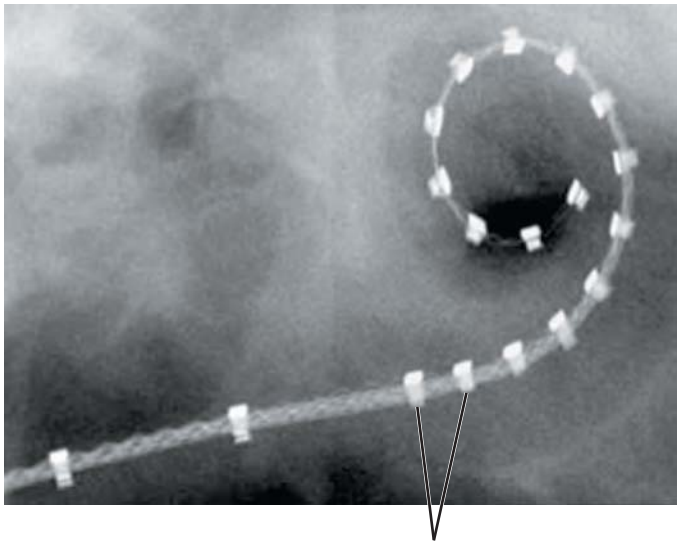
Hay tantos tipos de receptores del dolor como formas de que te lastimes. Algunos nociceptores térmicos responden a altas temperaturas, con un umbral típico de alrededor de 43 °C. Otros responden a bajas temperaturas, por debajo de 15 °C, lo cual puede no ser muy frío, pero recuerda que no es en la temperatura ambiente donde se encuentran los nociceptores del frío, sino en la temperatura de la piel. Otros receptores del dolor son mecanorreceptores que responden al estiramiento excesivo, como podría ocurrirle a tu piel si te machucaras el dedo con la puerta. Si te cortas o golpeas, las células dañadas liberan su contenido, incluyendo iones potasio (K^+) y varias enzimas. Los iones potasio activan directamente muchos nociceptores. Algunas enzimas convierten las proteínas de la sangre en bradicinina, una sustancia química que activa los receptores del dolor, llamados *quimiorreceptores*. Algunos nociceptores particulares responden a varios estímulos que causan daño, incluyendo el calor excesivo, el ácido o ciertos compuestos químicos.

Estudio de caso otro vistazo

Oídos biónicos

Como ya sabes, las ondas sonoras producidas por la vibración de un tambor estimulan los huesos del oído medio, la ventana oval, el líquido y las membranas en la cóclea, y por último las vellosidades de las células pilosas. La inclinación de la vellosidad propicia que las células pilosas liberen neurotransmisores en las terminaciones de los axones nerviosos auditivos, lo que estimula los potenciales de acción que viajan a los centros auditivos del cerebro. La frecuencia de potenciales de acción le informa al cerebro acerca de la intensidad del sonido, y los axones que se activan informan al cerebro sobre el tono musical.

Un implante coclear pasa una serie de 16 a 22 electrodos de cables de platino a través de la cóclea (**FIGURA 39-15**). Estos electrodos se acomodan cuidadosamente desde el principio de la cóclea (cerca de la ventana oval) hasta su punta. Cada electrodo después se activa de modo independiente de otros. En la unidad receptora del sonido, que se lleva en el exterior de la cabeza, se conecta un micrófono diminuto a un microprocesador. Cuando recibe información del micrófono, el microprocesador activa el implante, enviando una corriente eléctrica a los electrodos en la



▲ **FIGURA 39-15 Implante coclear** En esta radiografía, cada rectángulo brillante es un electrodo. Cada uno puede activarse de modo independiente de los otros mediante la corriente eléctrica, lo que estimula sólo una pequeña porción de los axones del nervio auditivo que enerva la cóclea. Desenrollado, el implante mide cerca de 25 milímetros.

cóclea, donde estimulan los potenciales de acción en los axones del nervio auditivo.

El microprocesador ordena los sonidos de acuerdo con la intensidad y el tono. Envía corrientes eléctricas a los electrodos con una fuerza proporcional a la intensidad del sonido (aunque la magnitud real de las corrientes siempre es muy diminuta): cuanto más fuerte es la corriente más rápido se encienden los axones del nervio auditivo. Para notas bajas, el microprocesador envía una corriente eléctrica a los electrodos colocados cerca de la punta de la cóclea. En el caso de las notas altas, el microprocesador envía la corriente a los electrodos cerca de la ventana oval. Estas corrientes eléctricas estimulan los potenciales de acción en casi los mismos axones que estimularían las células pilosas en estos sitios en una cóclea funcional.

A pesar de lo maravillosos que son los implantes cocleares para sus usuarios, todavía son poco sofisticados en comparación con una cóclea biológica funcional. La cóclea contiene de 18 mil a 24 mil células pilosas, 3,500 de las cuales participan principalmente en la detección del sonido y la estimulación de los axones en el nervio auditivo. De 16 a 22 electrodos en un implante podría parecer inevitablemente rústico para escuchar música, pero el cerebro es un procesador fantástico que puede hacer maravillas con muy poca información. Cuando Jennifer recibió su implante coclear, sintió "vibraciones en la cabeza, como un martilleo". Cuando Sam encendió por primera vez su implante, "lo único que podía escuchar eran pitidos por cada sílaba en una palabra". Pero, con el tiempo, las vibraciones y los pitidos se convirtieron en sonidos útiles. Como dice Sam: "Lleva tiempo 'entrenar' el cerebro".

Siempre puede haber limitantes en cuanto a lo que se puede hacer con los implantes cocleares. Por ejemplo, la física de la electricidad dicta que los electrodos en la cóclea deben tener una separación relativa, lo cual establece un límite superior sobre cuántos puede haber, y a su vez limita qué tan bien se puede escuchar música y quizá detectar tonos altos emocionales en el habla. Pero como dice Sam, el implante coclear le permite "entrar a un mundo nuevo".

BioÉtica Considera esto

Sam tenía 16 años y Jennifer más de 30 cuando recibieron sus implantes. Pensaron mucho antes de tomar esta decisión y ninguna se arrepiente. Sin embargo, algunos niños muy pequeños reciben ya implantes cocleares, mucho antes de que sean lo bastante grandes para entender su condición, los beneficios de los implantes, los riesgos de la cirugía, la posibilidad de que en el futuro se desarrollen mejores tecnologías y lo que sería una vida sin escuchar. Por otro lado, es probable que los niños pequeños se adapten mejor a un implante coclear que los adultos. ¿Es una decisión que los padres deben tomar para sus hijos pequeños, como si fueran vacunas? ¿O debe esperarse hasta que crezcan y tomen la decisión de usar el implante coclear?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

39.1 ¿Cómo percibe el sistema nervioso el entorno?

Los receptores sensoriales convierten un estímulo del ambiente interno o externo en una señal eléctrica llamada potencial de receptor. Directa o indirectamente, los potenciales receptores al final resultan en potenciales de acción formados en axones específicos que se conectan a las regiones cerebrales correspondientes. El tipo de estímulo se codifica por las neuronas que se activan en el cerebro. La intensidad de un estímulo se codifica por la frecuencia de los potenciales de acción que llegan al cerebro. Los receptores sensoriales se clasifican de acuerdo con el estímulo al cual responden. Muchos receptores sensoriales están contenidos en estructuras auxiliares que les ayudan a responder a un estímulo específico.

39.2 ¿Cómo se detectan los estímulos mecánicos?

Una variedad de diferentes mecanorreceptores detectan estímulos como el contacto, la vibración, la presión, el estiramiento o el sonido. Algunos mecanorreceptores, incluyendo aquellos del contacto y la sensación de comezón, son terminaciones nerviosas libres. Otros mecanorreceptores están incluidos en estructuras auxiliares que regulan el estímulo detectado, como la presión o el sonido.

39.3 ¿Cómo detecta el oído el sonido?

En el oído de los vertebrados, el aire hace vibrar la membrana timpánica, que transmite las vibraciones a los huesecillos del oído medio y de ahí a la ventana oval de la cóclea llena de líquido. En la cóclea, las vibraciones doblan las vellosidades de las células pilosas, que son receptores situados entre la membrana basilar y la tectorial. Esta flexión produce potenciales de receptor en las células pilosas que liberan neurotransmisores a las terminaciones de los axones del nervio auditivo, lo que ocasiona potenciales de acción que viajan a los centros auditivos en el cerebro. El tono (la nota musical) del sonido se codifica por una frecuencia determinada de las vibraciones sonoras, lo cual estimula a las células pilosas. La

intensidad (fuerza) del sonido se codifica por la frecuencia de los potenciales de acción en los axones del nervio auditivo.

El aparato vestibular consta del utrículo y el sáculo en el vestíbulo, los cuales detectan la dirección de la gravedad y la orientación de la cabeza, así como de los canales semicirculares, que detectan el movimiento de la cabeza.

39.4 ¿Cómo detectan los ojos la luz?

En el ojo de los vertebrados, la luz entra por la córnea y pasa por la pupila hasta el cristalino, que enfoca la imagen en la fóvea de la retina. En la profundidad de la córnea se encuentran dos tipos de fotorreceptores, bastones y conos, que producen potenciales de receptor en respuesta a la luz. Estas señales se procesan en varias capas de neuronas en la retina y se traducen a potenciales de acción en las células ganglionares, cuyos axones conforman el nervio óptico que conduce al cerebro. Los bastones son más abundantes y más sensibles a la luz que los conos, que permiten una visión en blanco y negro en luz tenue. Los conos, concentrados en la fóvea, permiten distinguir los colores.

39.5 ¿Cómo se perciben las sustancias químicas?

Los vertebrados terrestres detectan sustancias del ambiente externo a través del olfato o el gusto. Cada tipo de célula receptora olfatoria o del gusto responde a uno o varios tipos específicos de moléculas, lo que permite distinguir entre sabores y olores. Las neuronas olfatorias de los vertebrados se encuentran en un tejido que cubre la fosa nasal. Los receptores del gusto se encuentran dentro de las papilas gustativas en la lengua.

39.6 ¿Cómo se percibe el dolor?

Los nociceptores (receptores del dolor) responden a los estímulos que causan daño, como cortadas, quemaduras, ácidos o temperaturas sumamente altas o bajas. La mayoría de los nociceptores son terminaciones nerviosas libres con receptores que responden a las sustancias químicas del entorno (por ejemplo, ácidos) o a las que produce el cuerpo durante el daño a los tejidos. Algunos de estos nociceptores responden a temperaturas extremas.

Términos clave

aparato vestibular *764*
bastón *766*
canal auditivo *762*
canal semicircular *765*
célula ganglionar *767*
célula pilosa *763*
cóclea *763*
conducto auditivo *762*
cono *766*
córnea *765*
coroides *765*
cristalino *765*
esclerótica *766*
estribo *762*
fotopigmento *765*
fotorreceptor *765*
fóvea *766*
hipermetropía *766*
humor acuoso *765*
humor vítreo *765*
intensidad *760*
iris *765*
martillo *762*
membrana basilar *763*
membrana tectorial *763*
membrana timpánica *762*
miopía *766*
nervio auditivo *763*
nervio óptico *767*
oído externo *762*
oído interno *763*
oído medio *762*
ojo compuesto *765*
omatidio *765*
pabellón auricular *762*
papila gustativa *769*
potencial de receptor *760*
punto ciego *767*
pupila *765*
receptor *759*
receptor del dolor *770*
receptor sensorial *759*
retina *765*
sáculo *764*
trompa de Eustaquio *762*
utrículo *764*
ventana oval *763*
ventana redonda *763*
visión binocular *768*
yunque *762*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Los receptores sensoriales responden a un estímulo adecuado con una señal eléctrica llamada _____. Los estímulos más grandes propician que estas señales sean mayores que las señales de estímulos pequeños. Al final, la intensidad de un estímulo se transmite al cerebro codificado por el/la _____ de los potenciales de acción en axones conectados a zonas sensoriales específicas del cerebro.
2. Los receptores sensoriales se sintonizan con precisión para responder a estímulos específicos. Los/Las _____ responden a la deformación física, como el contacto o la presión. Los/Las _____ responden a la luz. Los receptores en las papilas gustativas y el epitelio olfatorio son ejemplos de _____.
3. El oído de los mamíferos consta de tres partes: el oído externo, medio e interno. El cartílago cubierto de piel unido a la superficie de la cabeza es el/la _____, que recoge las ondas sonoras y los canaliza hacia el canal auditivo hacia la membrana flexible llamada el/la _____. Esto se conecta a tres huesos pequeños, el/la _____, _____ y _____. El último huesillo hace vibrar el/la _____, el principio de la cóclea. Dentro de la cóclea, las vibraciones finalmente mueven los cilios de los mecanorreceptores especializados llamados _____.
4. La luz entra al ojo humano a través de _____ y _____, y después pasa por la pupila, que es un orificio en el/la _____. La luz después pasa por el/la _____ y _____ antes de llegar a la retina. Ambos, _____ y _____, participan en el enfoque de la luz.
5. La retina del ojo humano contiene dos tipos de fotorreceptores, llamados _____ y _____. Los/Las _____ son más grandes y sensibles a la luz y producen visión en blanco y negro. Los/Las _____ se sitúan principalmente en la región central de la retina, llamada _____. Estos fotorreceptores son más pequeños y menos sensibles a la luz, pero permiten distinguir los colores.
6. En los humanos, hay cinco tipos de sensaciones del gusto: _____, _____, _____, _____ y _____. Las moléculas desprendidas del alimento que se incorporan al aire dentro de la boca se detectan por el sentido del _____, que de hecho representa una función importante en la percepción del gusto del cerebro.

Preguntas de repaso

1. ¿Cómo codifican los sentidos la intensidad y el tipo de un estímulo?
2. ¿Cuáles son los nombres de los receptores específicos utilizados para el gusto, la visión, el oído, el olfato y el tacto?
3. ¿Por qué aparentemente podemos distinguir cientos de sabores diferentes si sólo tenemos cinco tipos de receptores del gusto? ¿Cómo podemos distinguir tantos olores diferentes?
4. Describe la estructura y función de las diversas partes del oído humano mediante el trazo de la trayectoria de una onda sonora desde el aire fuera del oído hasta los potenciales de acción en el nervio auditivo.

5. ¿De qué forma la estructura del oído interno permite la percepción del tono? ¿Y de la intensidad?
6. Elabora un diagrama de la estructura general del ojo humano. Identifica la córnea, el iris, el cristalino, la esclerótica, la retina y la coroides.
7. ¿Cómo cambia de forma el cristalino del ojo para permitir enfocar objetos distantes? ¿Qué defecto hace imposible enfocar objetos distantes y cómo se llama esta condición? ¿Qué tipo de tratamiento se puede usar para corregirla y en qué consiste?
8. Menciona las semejanzas y diferencias entre los bastones y los conos.
9. Menciona la diferencia entre el gusto y el olfato.

Aplicación de conceptos

1. Dijimos que tus percepciones sensoriales son creación pura del cerebro. Analiza este enunciado. ¿Estás de acuerdo o en desacuerdo con ello? ¿Cuáles son las implicaciones para la comunicación con otros seres humanos, con otros animales, con vida inteligente en alguna parte del universo?
2. No sólo identificamos olores. También los clasificamos como buenos o malos, agradables o desagradables. ¿Cuál crees que podría ser la ventaja evolutiva de las respuestas emocionales a los olores? ¿Consideras que los animales tienen las mismas respuestas emocionales a los olores que los humanos?
3. A muchas personas les gustan los alimentos picantes, pero a la mayoría de los mamíferos no. Históricamente, la tendencia general ha sido que cuanto más caliente es el clima, por tradición se prefieren alimentos más picantes. Con estos hechos como punto de partida, ¿cuál sería la ventaja selectiva de las plantas que pueden producir sustancias picantes? ¿Por qué podría ser útil para los seres humanos tolerar, e incluso disfrutar, los alimentos picantes?
4. Recuerda los conceptos implícitos en los potenciales de reposo, el umbral y los potenciales de acción estudiados en el capítulo 38. ¿Por qué piensas que los iones de potasio que liberan las células dañadas podrían activar los receptores del dolor?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eTex, videos y otras novedades (disponible en inglés).

Acción y sostén: músculos y esqueleto

Capítulo 40

▲ Una perfecta coordinación de músculos y esqueleto: Usain Bolt (izquierda) y Samuel Wansiru (derecha) califican ambos como los seres humanos más rápidos del mundo, cada uno en su categoría.

Estudio de caso

Músculos de oro

CUANDO USAIN BOLT DE JAMAICA (izquierda) salió disparado del bloque de salida en las Olimpiadas de 2008, en Beijing, los músculos de sus piernas impulsaron su cuerpo con una rapidez mayor a la de cualquier ser humano antes visto (100 metros en sólo 9.69 segundos). Habría podido correr con mayor rapidez, pero iba tan adelante que sólo recorrió los últimos 20 metros hasta la meta sin mayor esfuerzo; él no es sólo un medallista de oro, sino el ser humano más rápido del mundo.

¿Lo es? Pocos días después, Kenyan Samuel Wansiru (derecha) estableció un nuevo récord olímpico en la maratón (más de 41 kilómetros en sólo dos horas, seis minutos y 32 segundos). Es cierto, la velocidad promedio de Wansiru sólo fue de alrededor de 18 segundos por cada 100 metros, pero mantuvo su ritmo a lo largo de 42 mil metros.

¿Podría Bolt vencer a Wansiru en una maratón? De ninguna manera. Y tampoco Wansiru podría siquiera calificar para las Olimpiadas en la carrera corta de 100 metros. ¿Por qué no? La respuesta es obvia; sólo compara sus tipos de cuerpo. Bolt pesa alrededor de 86 kilogramos y Wansiru apenas más de 50 kilogramos. Bolt tiene tanto un esqueleto más largo como músculos más grandes que Wansiru. El peso de Bolt sería un problema serio durante una maratón, pero los largos músculos de sus piernas son esenciales para impulsarlo de la salida y llevarlo a la meta de 100 metros.

Bolt y Wansiru son atletas increíbles, ¿pero cómo es que sus cuerpos llegaron a ser tan diferentes? ¿Qué hay de los levantadores de pesas olímpicos, como el medallista de oro Matthias Steiner (*véase* la figura E10-1)? ¿Estos atletas "nacieron" para sus eventos? ¿O Bolt se habría podido convertir en un maratonista? Algo todavía más extremo, en otra vida, ¿Wansiru podría aumentar peso y competir con Steiner en el levantamiento de pesas? A medida que leas este capítulo, considera los músculos de Usain Bolt, de Samuel Wansiru y tus propias piernas. ¿Cómo se contraen los músculos? ¿Qué les proporciona la energía que necesitan? ¿Y por qué no tienes "músculos de oro", como Bolt o Wansiru?

De un vistazo

Estudio de caso Músculos de oro

40.1 ¿Cómo funcionan juntos los músculos y el esqueleto para proporcionar el movimiento?

El reino animal tiene tres tipos de sistemas coordinados de esqueleto y músculo

40.2 ¿Cuáles son las estructuras de los músculos de los animales vertebrados?

Los músculos esqueléticos tienen estructuras repetitivas muy organizadas

Estudio de caso continuación Músculos de oro

40.3 ¿Cómo se contraen los músculos esqueléticos?

Las fibras musculares se contraen por medio de interacciones entre filamentos delgados y gruesos

El sistema nervioso controla la contracción de los músculos esqueléticos

BioFlix™ Muscle Contraction (disponible en inglés)

Las fibras musculares están especializadas en distintos tipos de actividad

Estudio de caso continuación Músculos de oro

40.4 ¿En qué difieren los músculos cardiaco y liso del esquelético?

El músculo cardiaco acciona el corazón

El músculo liso produce contracciones lentas e involuntarias

40.5 ¿Cuáles son las funciones y las estructuras del esqueleto de los vertebrados?

El esqueleto de los vertebrados se compone de cartílagos, huesos y ligamentos

Guardián de la salud Osteoporosis: cuando los huesos se vuelven frágiles

40.6 ¿Cómo mueven los músculos el esqueleto de un vertebrado?

Estudio de caso otro vistazo Músculos de oro

40.1 ¿CÓMO FUNCIONAN JUNTOS LOS MÚSCULOS Y EL ESQUELETO PARA PROPORCIONAR EL MOVIMIENTO?

La mayoría de los animales tiene varios tipos de músculos, especializados para desempeñar funciones tales como mover el cuerpo, contraer el corazón, o impulsar el alimento a lo largo del aparato digestivo. Este capítulo se enfoca en la forma en la cual los músculos interactúan con el esqueleto para mover el cuerpo de un animal.

A pesar de las enormes diferencias que existen en la forma y en la estructura del cuerpo, casi todos los animales (medusas, lombrices de tierra, cangrejos, caballos y personas) se mueven utilizando el mismo mecanismo fundamental: la contracción de los músculos ejerce cierta fuerza sobre una estructura que soporta al cuerpo, llamada **esqueleto**, y hace que el cuerpo cambie de forma. Imagina por un momento que tu cuerpo con todo su complemento es sólo músculos, no hay esqueleto. La contracción muscular podría hacer que tu cuerpo sin huesos se contorsionara y tal vez se podría mover un poco torpe, pero no tendría un movimiento coordinado; no sería posible caminar, escribir, lanzar una pelota o incluso levantarte del suelo. Y por supuesto, si únicamente tuvieras un esqueleto sin músculos, tu cuerpo permanecería en una sola posición a menos que alguien más te moviera.

Como se verá en la sección 40.3, los músculos producen fuerza al contraerse. Un músculo sólo se puede contraer o no contraer (relajarse), pero no puede utilizar la energía celular para alargarse. El alargamiento de los músculos es pasivo; ocurre cuando los músculos se relajan y se estiran por medio de otras fuerzas, como contracciones de otros músculos, el peso de un miembro, o la presión de los alimentos (en el sistema digestivo) o la sangre (en el corazón).

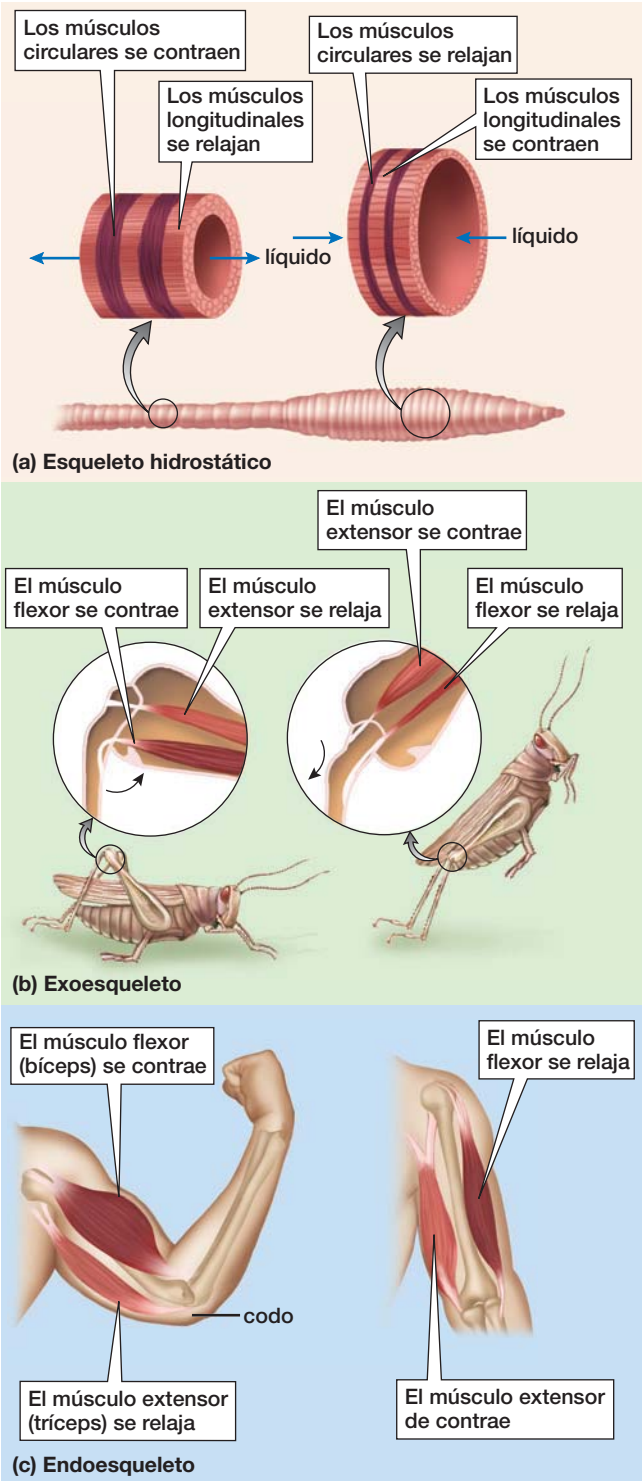
El movimiento coordinado del cuerpo de un animal se produce al alternar las contracciones de los músculos con acciones opuestas, llamadas **músculos antagonistas**. Como se verá en breve, los músculos antagonistas generalmente hacen que una estructura tubular (como el sistema digestivo o el cuerpo completo de un animal semejante a un tubo) sea más delgada o más gruesa de manera alternada, o mueven apéndices como los brazos, las piernas y las alas de un lado a otro.

El reino animal tiene tres tipos de sistemas coordinados de esqueleto y músculo

En los animales existen tres formas diferentes de esqueletos: esqueletos hidrostáticos, exoesqueletos y endoesqueletos. Los músculos antagonistas actúan sobre cada tipo de esqueleto para proporcionar movimiento (**FIGURA 40-1**).

Las lombrices, los cnidarios (medusas, anémonas y sus parientes) y muchos moluscos (caracoles, pulpos y sus parientes) tienen un **esqueleto hidrostático**, que básicamente es un saco o tubo lleno de líquido (**FIGURA 40-1a**). *Hidrostático* significa "sostenerse con agua" y eso es justo lo que hacen los esqueletos hidrostáticos. Piensa en un globo lleno de agua: el globo "se yergue" debido a que contiene agua. Si pinchas el globo, se colapsa. Además, el volumen del globo es fijo (debido a que el líquido no se puede comprimir), pero puedes cambiar su forma apretándolo en varios lugares.

Un animal con un esqueleto hidrostático controla la forma general de su cuerpo con la utilización de dos series de músculos antagonistas en la pared de su cuerpo, uno circular y el otro longitudinal. Piensa en un animal tubular como una lombriz (*véase* la figura 40-1a). Para moverse hacia delante a lo largo de su madriguera, una lombriz utiliza contracciones alternativas de sus músculos longitudinales y circulares, lo que resulta en un movimiento semejante a una ola. Para ver cómo funciona esto, primero céntrate en cuando la lombriz contrae los músculos longitudinales en su extremo delantero. Este extremo se hace más corto y más grueso, presionando las setas en la piel de la lombriz contra la pared de la madriguera; después se contraen otros músculos longitudinales a la mitad y en el extremo de la cola de la lombriz, lo que hace que el animal sea más corto, y finalmente presiona las setas en su cola hacia la pared de la madriguera. Luego la lombriz contrae los músculos circulares en su mitad delantera, lo cual hace que ésta sea más larga y más delgada, y libera al mismo tiempo las setas


Los músculos circulares se contraen
Los músculos circulares se relajan
Los músculos longitudinales se relajan
Los músculos longitudinales se contraen
líquido
líquido
(a) Esqueleto hidrostático
El músculo extensor se contrae
El músculo flexor se contrae
El músculo extensor se relaja
El músculo flexor se relaja
(b) Exoesqueleto
El músculo flexor (bíceps) se contrae
El músculo flexor se relaja
codo
El músculo extensor (tríceps) se relaja
El músculo extensor de contrae
(c) Endoesqueleto

▲ FIGURA 40-1 Los músculos antagonistas mueven a los esqueletos hidrostáticos, los exoesqueletos y los endoesqueletos **(a)** Un esqueleto hidrostático, como el que se encuentra en las lombrices, es básicamente un tubo lleno de líquido encerrado dentro de paredes que contienen músculos antagonistas circulares y longitudinales. La contracción de los músculos circulares hace que el tubo sea más largo y delgado (izquierda); la contracción de los músculos longitudinales hace que el tubo sea más corto y grueso (derecha). **(b)** Los músculos antagonistas flexor y extensor se unen a las superficies internas de un exoesqueleto en los lados opuestos de una articulación flexible. Las contracciones alternantes de los músculos antagonistas doblan y enderezan la articulación. **(c)** Los músculos antagonistas flexores y extensores se unen a un endoesqueleto en los lados opuestos de las superficies exteriores de las articulaciones.

frontales de la pared. Debido a que las setas anclan la cola, la cabeza se mueve hacia delante. Cuando la lombriz está totalmente extendida, los músculos longitudinales en la cabeza se vuelven a contraer, de tal forma que la cabeza engorda y se ancla. Mientras tanto, a medida que la onda de contracciones de los músculos circulares se mueve a lo largo de la lombriz, la cola se adelgaza y sus setas se apartan de la pared. Las contracciones musculares longitudinales en la mitad posterior de la lombriz tiran de la cola hacia la cabeza, hasta que la cola engorda lo suficiente para anclar una vez más las setas en la pared. Este ciclo se repite una y otra vez a medida que la lombriz se arrastra por el suelo.

Los cuerpos de los artrópodos (como arañas, crustáceos e insectos) están cubiertos por **exoesqueletos** rígidos (literalmente, "esqueletos externos"; FIGURA 40-1b). Como un exoesqueleto no tiene posibilidad de expandirse, un artrópodo debe mudar de vez en cuando su exoesqueleto con el fin de poder crecer (FIGURA 40-2). El movimiento de un exoesqueleto por lo común ocurre sólo en las **articulaciones** de las patas, las partes que conforman la boca, las antenas, las bases de las alas y los segmentos del cuerpo, en donde un tejido delgado y flexible une a las secciones rígidas del exoesqueleto. Los músculos antagonistas se unen a los lados opuestos del interior de una articulación (*véase* figura 40-1b). La contracción de un músculo **flexor** dobla una articulación; la contracción de un músculo **extensor** endereza una articulación. La contracción alternada de los músculos antagonistas mueve las articulaciones de un lado a otro, permitiendo que el animal camine, vuele o teja una telaraña.

Los **endoesqueletos** ("esqueletos internos") son estructuras rígidas que se encuentran en el interior de los cuerpos de los equinodermos (estrellas de mar y sus parientes) y los cordados

▲ FIGURA 40-2 Un cangrejo cambia su exoesqueleto Los artrópodos, como este cangrejo azul, deben mudar sus exoesqueletos con el fin de crecer. Aquí un cangrejo oscuro recién mudado acaba de salir de su antiguo esqueleto.

PREGUNTA ¿Por qué los exoesqueletos gruesos, semejantes a armaduras, se encuentran en su mayor parte en los animales que viven en el agua, mientras que los insectos y las arañas que viven en la tierra tienden a tener exoesqueletos más delgados?

[animales con un notocordio o notocorda (cuerpo flexible con forma de vara), la mayoría de los cuales son vertebrados]. En la sección 40.5 se examinan con mayor detalle los endoesqueletos de los vertebrados. En los animales con endoesqueletos, el movimiento ocurre particularmente en las articulaciones, en el que dos partes del esqueleto están unidos uno al otro en una forma firme pero flexible. Los músculos antagonistas, como el bíceps (un flexor) y el tríceps (un extensor), se unen en lados opuestos de la parte exterior de una articulación (en este caso, el codo; **FIGURA 40-1c**). Los músculos antagonistas mueven las articulaciones de un lado a otro, o los hacen girar en una dirección o en otra.

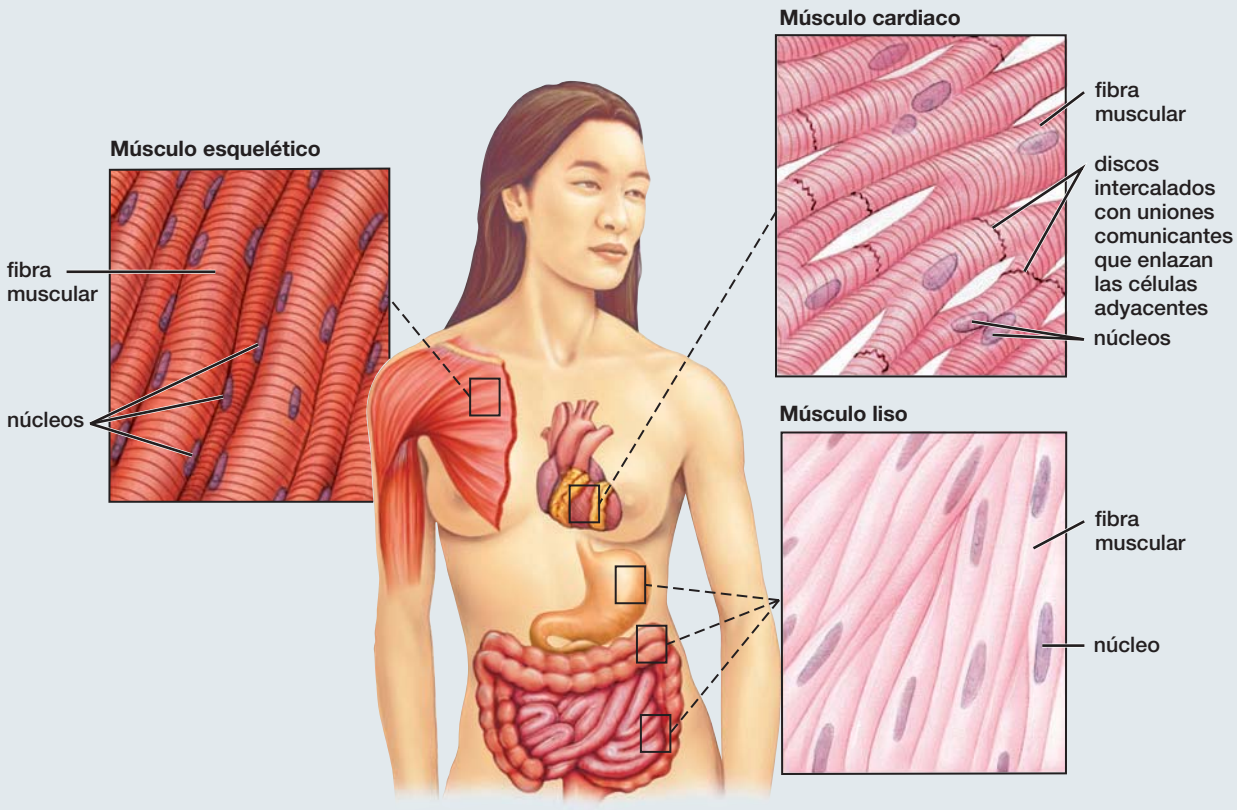
40.2 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS DE LOS MÚSCULOS DE LOS ANIMALES VERTEBRADOS?

Los músculos de todos los animales tienen similitudes sorprendentes tanto en los componentes celulares que producen las contracciones como en el arreglo estructural de esos componentes. Sin embargo, los detalles estructurales y la función muscular muestran una increíble gama de adaptaciones. Por ejemplo, las almejas poseen un tipo especial de músculo que mantiene sus conchas herméticamente cerradas durante horas, utilizando muy poca energía. Algunas moscas tienen músculos para volar que se pueden contraer mil veces por segundo. En este capítulo se estudia la estructura y la función de los músculos de los vertebrados, con referencia al sistema muscular del ser humano como ejemplo.

Los vertebrados tienen tres tipos de músculo: esquelético, cardiaco y liso. Todos trabajan acorde a los mismos principios básicos pero difieren en su función, apariencia y control (**Tabla 40-1**). El **músculo esquelético**, llamado así porque mueve al esqueleto, si se observa a través de un microscopio tiene una apariencia rayada (como si fueran franjas o estrías), y a menudo se hace referencia a él como estriado (que significa "rayado", *véase* la figura 31-9a). Casi todo el músculo esquelético está bajo un control voluntario, o consciente. Los músculos esqueléticos pueden producir contracciones que varían desde aquellas rápidas (como en el parpadeo) hasta la tensión poderosa y sostenida (como cuando se lleva en brazos muchos libros de texto). El **músculo cardiaco**, también es estriado (*véase* la figura 31-9b), se encuentra solamente en el cora-

Tabla 40-1 Propiedades de los tres tipos de músculos

Propiedad	Tipo de músculo: Liso	Cardiaco	Esquelético
Aspecto del músculo	No estriado	Estriado	Estriado
Forma de la célula	Fusiforme en ambos extremos	Ramificada	Fusiforme en ambos extremos
Número de núcleos	Uno por célula	Uno por célula	Muchos por célula
Rapidez de la contracción	Lenta	Intermedia	Lenta a rápida
Estímulos de la contracción	Espontáneos, estiramiento, sistema nervioso, hormonas	Espontáneos	Sistema nervioso
Función	Controla el movimiento de sustancias a través de órganos y conductos huecos	Bombea la sangre	Mueve el esqueleto
¿Bajo control voluntario?	No	No	Sí



zón. Está activo de modo espontáneo (es decir, inicia sus propias contracciones), pero también está bajo la influencia del sistema nervioso y de las hormonas. El músculo cardiaco no está bajo un control consciente, aunque el entrenamiento con biorretroalimentación permite que muchas personas regulen su latido cardiaco en un grado limitado. El **músculo liso** no es estriado (*véase* la figura 31-9c). Reviste a los vasos sanguíneos grandes y a la mayoría de los órganos huecos, produciendo contracciones lentas y sostenidas que no se pueden controlar de forma voluntaria.

El análisis que a continuación se presenta hace hincapié en el músculo esquelético, aunque el músculo cardiaco y el músculo liso tienen muchas similitudes en su estructura y fisiología.

Estudio de caso continuación

Músculos de oro

Los músculos pueden ser increíblemente fuertes; de hecho, más fuertes que los huesos, los tendones y los ligamentos. En ocasiones, los levantadores de pesas se dislocan una articulación, se desgarran un tendón desprendiéndolo de su unión a un hueso, o incluso se fracturan un hueso. Los esteroides anabólicos (*véase* el capítulo 37) parecen incrementar la fuerza de un músculo más que la fuerza del esqueleto y, como consecuencia, hacen que esas lesiones sean más probables.

Los músculos esqueléticos tienen estructuras repetitivas muy organizadas

Los músculos esqueléticos consisten en una serie de partes concéntricas repetitivas, un poco como las muñecas matrioskas rusas (FIGURA 40-3). Enseguida se abordan estos músculos a partir del exterior y luego avanzando hacia el interior.

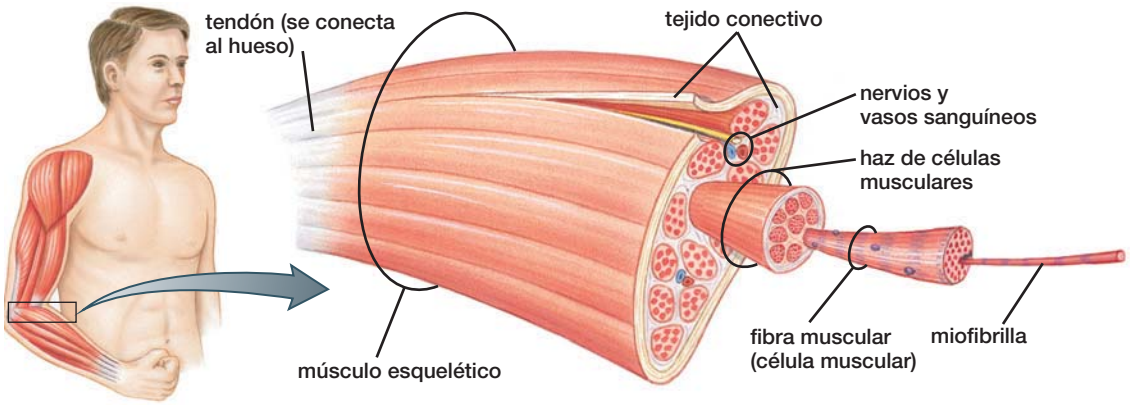
Los músculos esqueléticos están encerrados en vainas de tejido conectivo y se unen al esqueleto por medio de **tendones** fibrosos resistentes (también un tipo de tejido conectivo). Dentro de la cubierta externa del músculo, las células musculares individuales, llamadas **fibras musculares**, se agrupan en haces por medio de revestimientos adicionales de tejido conectivo. Los vasos sanguíneos y los nervios pasan a través del músculo en el espacio entre los haces. Cada fibra muscular individual tiene también su propio revestimiento delgado de tejido conectivo. Estas múltiples cubiertas de tejido conectivo, cada una conectada con las demás, proporcionan la resistencia necesaria para impedir que el músculo se reviente durante una contracción.

Las fibras musculares se encuentran entre las células más grandes del cuerpo humano. Cada fibra muscular tiene un rango de 10 hasta 100 micras de diámetro (un poco más pequeñas que el punto al final de esta frase), y algunas abarcan toda la longitud del músculo, la cual puede llegar a medir 30 centímetros de largo. Cada fibra del músculo esquelético contiene muchos núcleos, ubicados justo debajo de la membrana plasmática de la célula; las fibras más largas tienen varios miles de núcleos.

Las fibras musculares individuales contienen muchos cilindros paralelos llamados **miofibrillas** (FIGURA 40-4; *véase* también la figura 40-3). Cada miofibrilla está rodeada de un tipo especializado de retículos endoplasmáticos llamados **retículos sarcoplasmáticos (RS)**, que cubren la miofibrilla un poco como si tu brazo estuviera cubierto de globos llenos de agua entretejidos juntos para hacer una manga de camisa muy peculiar (FIGURA 40-4a). El retículo sarcoplasmático consiste en compartimientos aplanados encerrados en una membrana (los globos), llenos de un líquido que contiene una elevada concentración de iones calcio (el agua en el interior de los globos). Como se verá en la sección 40.3, el calcio desempeña una función clave en la contracción muscular. Alrededor de cada fibra muscular está una membrana plasmática que penetra muy hondo en el interior de la célula a intervalos regulares, formando unos canales llamados **túbulos T**, los cuales rodean a las miofibrillas, de tal forma que producen conexiones estrechas con los segmentos del RS y envían señales que provocan la liberación de calcio (*véase* la figura 40-4a).

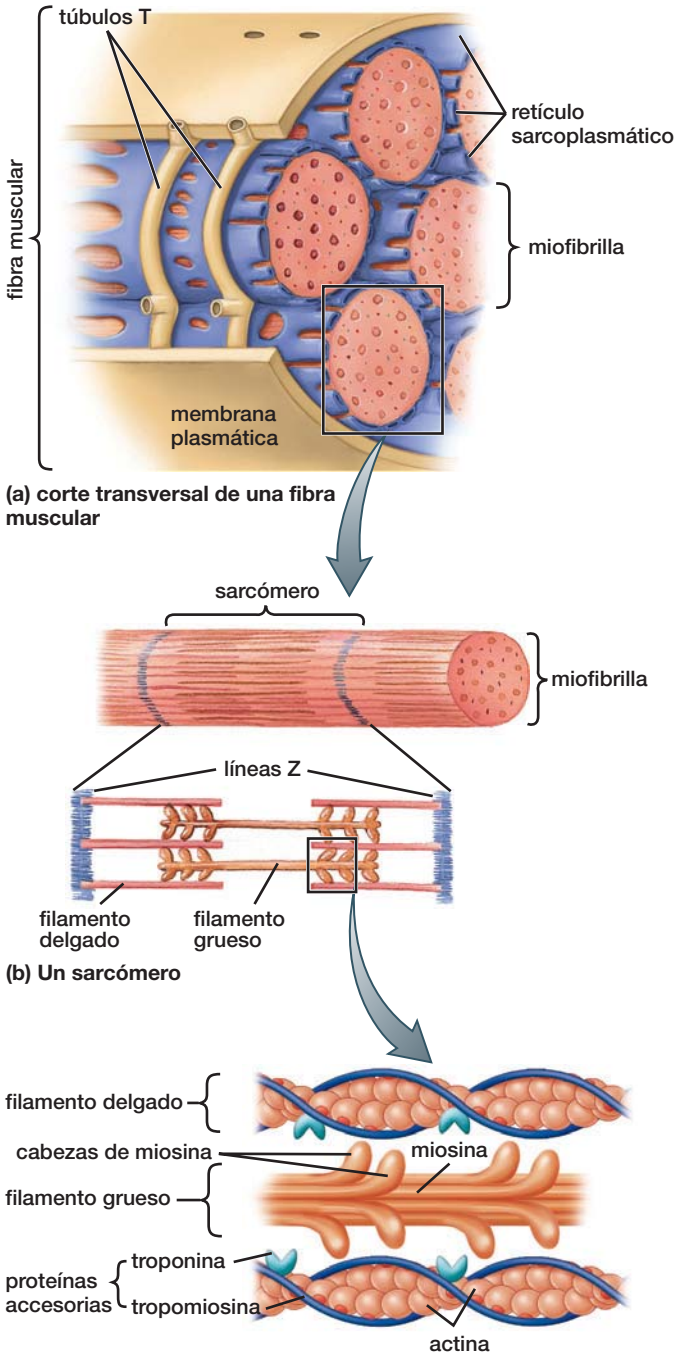
Cada miofibrilla, a su vez, consta de subunidades que se repiten llamadas **sarcómeros**, los cuales están alineados de un extremo a otro a lo largo de la miofibrilla (FIGURA 40-4b), conectados uno con otro por discos de proteínas llamados **líneas Z** (como si hubieras tomado miles de latas de sopa en miniatura y las hubieras pegado extremo con extremo). Dentro de cada sarcómero hay un arreglo preciso de filamentos de proteínas delgados y gruesos. Cada **filamento delgado** está anclado a una línea Z en un extremo. Suspendidos entre los filamentos delgados se encuentran los **filamentos gruesos**. El arreglo regular de filamentos delgados y gruesos dentro de cada miofibrilla le da a la fibra muscular su apariencia estriada.

Los filamentos delgados y gruesos de las miofibrillas se componen en particular de dos proteínas, **actina** y **miosina**, respectiva-



▲ **FIGURA 40-3 Estructura del músculo esquelético** Un músculo está rodeado de tejido conectivo y está unido a los huesos por los tendones. Los células musculares, llamadas fibras musculares, están agrupadas en haces dentro del músculo. Las fibras musculares individuales y los haces de fibras también están envueltos en tejido conectivo. Cada fibra está llena de subunidades cilíndricas llamadas miofibrillas.

mente, que interactúan una con otra para contraer la fibra muscular (FIGURA 40-4c). Una miofibrilla también contiene cantidades más pequeñas de otras proteínas que mantienen unida a la fibrilla, las cuales unen los filamentos delgados a las líneas Z y regulan la contracción. Una de estas proteínas, la distrofina, se mencionó en el capítulo 10 (*véanse* las páginas 194 y 195); ésta une a los filamentos delgados con las proteínas en la membrana plasmática, que a su vez están unidos a las proteínas extracelulares que rodean la fibra muscular. La distrofina ayuda a distribuir las fuerzas generadas durante la contracción muscular, de tal manera que la fibra no se separe.



▲ **FIGURA 40-4 Una fibra muscular esquelética** **(a)** Cada fibra muscular está rodeada de una membrana plasmática que penetra al interior de la fibra, formando túbulos T. El retículo sarcoplasmático rodea a cada miofibrilla en el interior de la célula muscular. **(b)** Cada miofibrilla consiste en una serie de subunidades llamadas sarcómeros, unidos de extremo a extremo por bandas de proteínas llamadas líneas Z. **(c)** Dentro de cada sarcómero se alternan filamentos delgados, compuestos de actina, troponina y tropomiosina; y filamentos gruesos, compuestos de miosina.

Las proteínas de actina individuales son casi esféricas (*véase* la figura 40-4c). Un filamento delgado consta de dos hebras de proteínas de actina, enrolladas una alrededor de la otra como dos collares de perlas entrelazados. Las proteínas accesorias más pequeñas, llamadas troponina y tropomiosina, que regulan la contracción, están encima de la actina.

Una proteína de miosina individual tiene forma como de un palo de jockey (una cabeza unida en ángulo en la parte superior de una vara larga). Sin embargo, a diferencia de la hoja de un palo de jockey, la **cabeza de miosina** está articulada al palo y se puede mover de un lado a otro. Un filamento delgado consiste en un haz de proteínas de miosina, con los palos a la mitad del haz y las cabezas sobresaliendo. Las cabezas en los dos extremos de un filamento grueso están orientadas en direcciones opuestas (*véase* la figura 40-4b).

40.3 ¿CÓMO SE CONTRAEN LOS MÚSCULOS ESQUELÉTICOS?

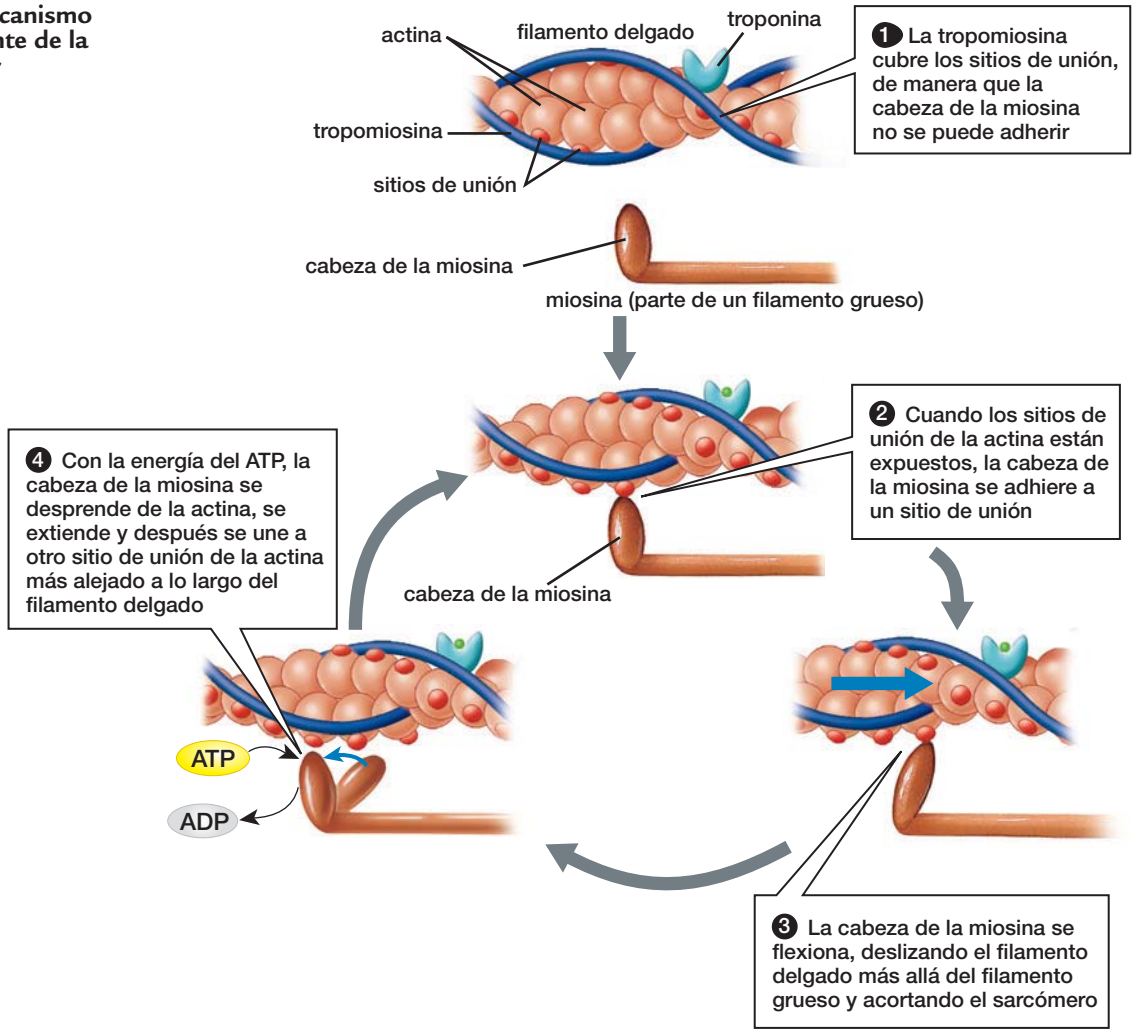
Para describir la contracción muscular, se iniciará con los movimientos de los filamentos delgados y gruesos que hacen que una fibra individual se acorte, se continuará con el control de las fibras musculares individuales por medio del sistema nervioso y se concluirá con una descripción de la forma en la cual el sistema nervioso controla la fuerza y la duración de la contracción de músculos enteros.

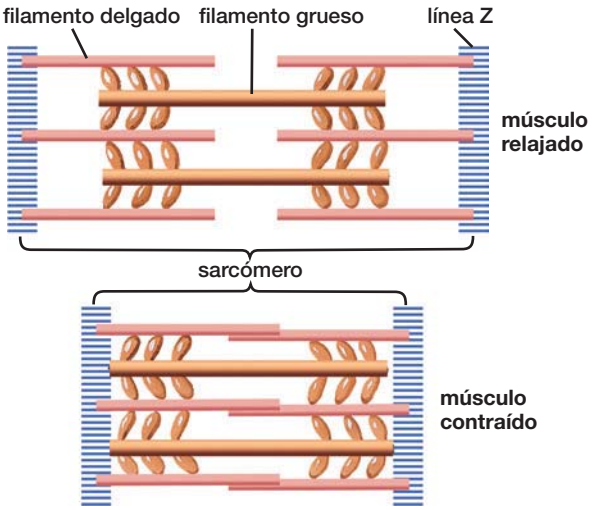
Las fibras musculares se contraen por medio de interacciones entre filamentos delgados y gruesos

La estructura molecular y el arreglo de los filamentos delgados y gruesos les permite a ambos asirse y deslizarse unos sobre otros, acortando los sarcómeros y produciendo la contracción muscular mediante lo que se llama *mecanismo de deslizamiento del filamento* (FIGURA 40-5).

Cada proteína de actina esférica tiene un sitio de unión para una cabeza de miosina. Sin embargo, en una célula muscular relajada, esos sitios de unión están cubiertos de tropomorfina, que impide que las cabezas de miosina se adhieran (FIGURA 40-5 ❶). Cuando un músculo se contrae, la tropomorfina se mueve hacia un lado, de tal manera que quedan expuestos los sitios de unión en las proteínas de actina. Las cabezas de miosina se unen entonces a esos sitios, enlazando de forma temporal a los filamentos gruesos y delgados (FIGURA 40-5 ❷). Las cabezas de miosina se flexionan, con lo cual tiran de los filamentos delgados y hacen que se deslicen una distancia diminuta a lo largo del filamento grueso. (FIGURA 40-5 ❸). Las cabezas de miosina en los dos extremos de cada filamento grueso tiran del filamento hacia la mitad del sarcómero. Debido a que los filamentos delgados están unidos a las líneas Z en los extremos del sarcómero, este movimiento acorta al sarcómero (FIGURA 40-6). Todos los sarcómeros de la fibra muscular se acortan simultáneamente, de manera que toda la fibra muscular se contrae un poco. Después, las cabezas de miosina liberan al filamento delgado, se extienden, se vuelven a unir más adelante a lo largo del filamento delgado (FIGURA 40-5 ❹) y se vuelven a flexionar, acortando la fibra muscular un poco más, en una forma semejante a un marinero que tira de una larga línea del ancla un poco a la vez, mano sobre mano. El ciclo se repite mientras el músculo se contrae.

▶ **FIGURA 40-5 El mecanismo del filamento deslizante de la contracción muscular**


actina
filamento delgado
troponina
tropomiosina
sitios de unión
❶ La tropomiosina cubre los sitios de unión, de manera que la cabeza de la miosina no se puede adherir
cabeza de la miosina
miosina (parte de un filamento grueso)
❷ Cuando los sitios de unión de la actina están expuestos, la cabeza de la miosina se adhiere a un sitio de unión
cabeza de la miosina
❸ La cabeza de la miosina se flexiona, deslizando el filamento delgado más allá del filamento grueso y acortando el sarcómero
❹ Con la energía del ATP, la cabeza de la miosina se desprende de la actina, se extiende y después se une a otro sitio de unión de la actina más alejado a lo largo del filamento delgado
ATP
ADP



▲ **FIGURA 40-6 El deslizamiento del filamento acorta los sarcómeros** La flexión de las cabezas de miosina desliza los filamentos delgados hacia el centro de cada sarcómero, acortando éste.

PREGUNTA Los músculos por lo común generan una fuerza máxima cuando empiezan desde un estado relajado (ni contraído ni estirado). ¿Por qué un músculo muy estirado genera menos fuerza cuando se empieza a contraer?

La contracción muscular requiere ATP

La contracción de los músculos necesita mucha energía. Como de costumbre, la energía proviene del ATP. Podrías pensar que la energía se utiliza para flexionar la cabeza de miosina y tirar del filamento delgado. Pero en sí, la energía del ATP no se utiliza para flexionar la cabeza de la miosina (*véase* la figura 40-5 ❸), sino para extenderla (*véase* la figura 40-5 ❹). Esto no es tan extraño como podría parecer. Imagínate lanzar una piedra con una anticuada honda hecha de un palo en forma de Y y una banda elástica de hule. Se necesita energía para estirar la banda de hule. Una vez que la banda se ha estirado, todo lo que necesitas hacer es soltarla y la piedra sale disparada. De manera similar, la energía del ATP se utiliza para extender la cabeza de la miosina, almacenando la energía en la posición "estirada". Cuando la cabeza se une a la actina, es como soltar la banda de hule en una honda: la energía almacenada flexiona la cabeza de la miosina y tira del filamento delgado hacia el centro del sarcómero.

Hay otra función crucial para el ATP en la contracción muscular. Imagina ahora a un marinero que tira de la cuerda de un ancla. Cuando ha tirado de la cuerda del ancla hasta donde puede con un brazo, debe soltar la cuerda antes de que pueda mover su brazo más abajo y tomar la cuerda para volver a tirar de ella. De igual modo, cuando la cabeza de una miosina se flexiona y se tira del filamento

delgado, la cabeza debe soltar a la actina antes de que la cabeza se pueda extender y tomar la cuerda una vez más para otro tirón en una segunda ubicación un poco más lejos a lo largo del filamento delgado. Cuando el ATP se enlaza a una cabeza de miosina, hace que la cabeza libere actina. Sólo entonces se puede utilizar la energía del ATP para extender la cabeza, almacenando la energía para utilizarla durante el siguiente tirón sobre el filamento delgado.

Las reservas de ATP de un músculo esquelético se agotan después de unos pocos segundos de efectuar ejercicio de elevada intensidad. Los músculos esqueléticos también almacenan una dotación de fosfato de creatina, una molécula de almacenamiento de energía que le puede donar un fosfato de alta energía al ADP, para sintetizar de nuevo el ATP. Sin embargo, el fosfato de creatina también se agota de inmediato. Durante un esfuerzo breve de alta intensidad, las células musculares generan un poco más de ATP con glucólisis, que no requiere oxígeno, pero que tampoco es muy eficiente (*véanse* las páginas 129 y 130, y la figura 8-2). Para un ejercicio prologando o de baja intensidad, las células musculares producen ATP de la glucosa y ácidos grasos utilizando la respiración celular aerobia, que requiere un suministro continuo de oxígeno, entregado a los músculos por el sistema cardiovascular.

El sistema nervioso controla la contracción de los músculos esqueléticos

La contracción del músculo esquelético es voluntaria, controlada por el sistema nervioso. Como ya se ha visto, el alejamiento de las proteínas accesorias de los sitios de unión sobre la actina inicia el ciclo de movimientos de la cabeza de miosina que hace que las fibras esqueléticas se contraigan. ¿Qué es lo que vincula la actividad en el sistema nervioso y la posición de las proteínas accesorias?

Las fibras musculares pueden estimular los potenciales para la acción en una forma muy parecida a como lo pueden hacer las neuronas (*véase* la figura 38-2). Como se verá más adelante, los potenciales de acción en las fibras musculares hacen que las fibras se contraigan. La función del sistema nervioso es provocar los potenciales de acción en las fibras musculares.

Las neuronas motrices, en su mayor parte en la médula espinal, envían axones a los músculos esqueléticos. Estos axones estimulan a la fibras musculares en sinapsis especializadas llamadas **uniones neuromusculares** (FIGURA 40-7; *véase* también la figura 38-4, la cual muestra una sinapsis entre dos células nerviosas). Todas las uniones neuromusculares de los vertebrados utilizan el neurotransmisor acetilcolina (*véase* la Tabla 38-1). Cada potencial de acción en una neurona motriz libera la acetilcolina suficiente para producir un gran potencial excitatorio postsináptico en la fibra muscular, lo que lleva su potencial de membranas más arriba del umbral y provoca un potencial de acción (FIGURA 40-7 ❶).

Recuerda que la membrana plasmática de una fibra muscular envía a los túbulos T hacia la parte profunda de la fibra y a lo largo del retículo sarcoplasmático que rodea a cada miofibrilla. El potencial de acción de la fibra muscular desplaza hacia abajo los túbulos T hasta el RS (FIGURA 40-7 ❷), en donde hace que se liberen los iones calcio (Ca^{2+}) del RS hacia el citosol que rodea a los filamentos gruesos y delgados (FIGURA 40-7 ❸). El Ca^{2+} enlaza a la proteína accesoria más pequeña, la troponina; esto hace que tire de la proteína accesoria más grande, la tropomiosina, fuera de los sitios de unión de la actina (FIGURA 40-7 ❹). Con la troponina fuera del camino, las cabezas de miosina se pueden enlazar a la actina (FIGURA 40-7 ❺). Las cabezas de miosina se unen, se flexionan, se liberan, se extienden y se vuelven a unir repetidas veces a la actina, tirando de los filamentos delgados hacia el centro de cada sarcómero. Un solo potencial de acción en una fibra muscular hace que todos sus sarcómeros se acorten simultáneamente, lo que acorta un poco la fibra.

¿Por qué se produce el *rigor mortis*? Cuando el potencial de acción en la fibra muscular termina (en sólo pocas milésimas de segundo), el RS deja de liberar Ca^{2+}. Las proteínas de transporte activo en la membrana del retículo sarcoplasmático bombean el Ca^{2+} de regreso al RS. El Ca^{2+} sale de las proteínas accesorias, que se mueven de regreso a los sitios de unión de la actina. Por consiguiente, las cabezas de miosina ya no se pueden unir a la actina. La contracción se detiene en el transcurso de pocas centésimas de segundo.

¿Te has preguntado…

por qué ocurre el rigor mortis?

Tal vez has escuchado hablar del *rigor mortis*, en el cual los músculos se ponen rígidos después de la muerte. Al morir, no hay respiración ni latido cardiaco, de manera que no les llega oxígeno a los músculos y se sintetiza muy poco ATP. El rigor mortis ocurre por dos razones, ambas relacionadas con la falta de ATP. En primer lugar, el ATP impulsa las bombas de Ca^{2+} del retículo sarcoplasmático. Sin el ATP, el Ca^{2+} que se libera del RS no se puede volver a bombear al interior, de manera que la concentración de Ca^{2+} alrededor de los filamentos sigue siendo elevada y, como resultado, las cabezas de miosina se enlazan con la actina. En segundo lugar, el ATP se requiere para que las cabezas de miosina se desprendan de los sitios de unión de la actina. Sin ATP, todos los filamentos delgados y gruesos permanecen unidos, lo que hace que los músculos se pongan rígidos. El *rigor mortis* desaparece poco a poco, muchas horas después, a medida que las células musculares se empiezan a descomponer.

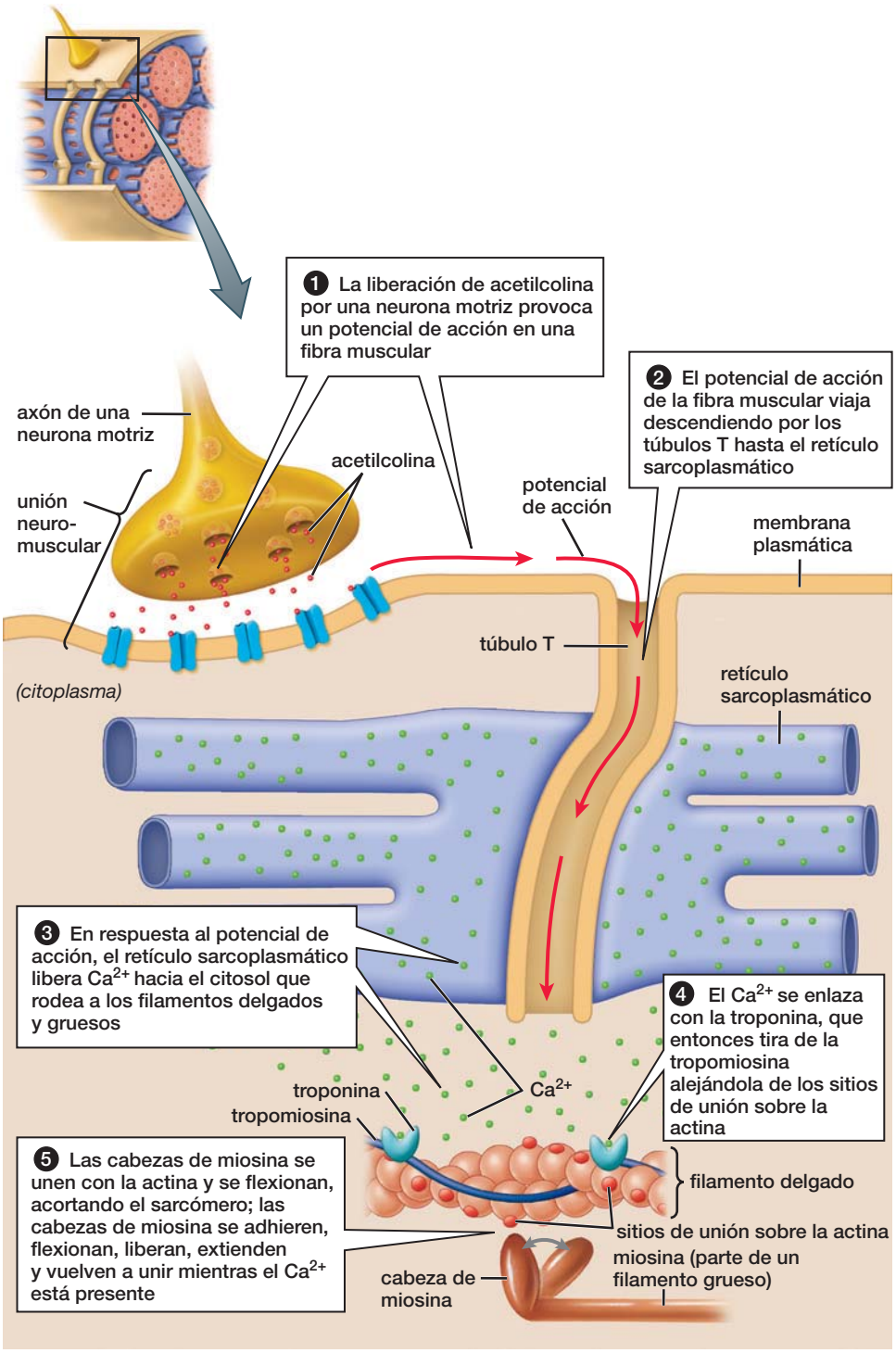
BioFlix™ Muscle Contraction (disponible en inglés)

Regulación de la intensidad de la contracción muscular

Esta descripción de una contracción muscular (una neurona motriz que hace que una sola fibra muscular se contraiga un mínimo durante pocas centésimas de segundo) probablemente no se ajusta a tus experiencias cotidianas, en las cuales los músculos a menudo se contraen varios centímetros y pueden permanecer contraídos durante varios segundos. Para controlar la fuerza, la distancia y la duración de la contracción muscular debes ser capaz de controlar la forma de cómo y cuántas fibras en su solo músculo se contraen, cuánto se contraen y durante cuánto tiempo se contraen. ¿Cómo funciona esto?

En primer lugar, una sola neurona motriz por lo común hace sinapsis con varias fibras musculares en un solo músculo. Una neurona motriz y todas las fibras musculares a las que ésta estimula se llaman **unidad motriz**. El tamaño de las unidades motrices varía. En los músculos que se utilizan para un control fino, como los que mueven los ojos o los dedos, las unidades motrices son pequeñas; aquí, una sola neurona motriz puede hacer sinapsis en sólo unas cuantas fibras musculares. En los músculos que se utilizan para movimientos en gran escala, como los del muslo y los glúteos, las unidades motrices son grandes; aquí, una sola neurona motriz puede hacer sinapsis en docenas o incluso cientos de fibras musculares. Para ver la diferencia en el control, amarra un pedazo de gis a tu rodilla e ¡intenta escribir tu nombre en un pizarrón!

▶ FIGURA 40-7 La actividad en una neurona motriz estimula la contracción de una fibra muscular esquelética


1 La liberación de acetilcolina por una neurona motriz provoca un potencial de acción en una fibra muscular
2 El potencial de acción de la fibra muscular viaja descendiendo por los túbulos T hasta el retículo sarcoplasmático
axón de una neurona motriz
acetilcolina
unión neuro-muscular
potencial de acción
membrana plasmática
túbulo T
(citoplasma)
retículo sarcoplasmático
3 En respuesta al potencial de acción, el retículo sarcoplasmático libera Ca2+ hacia el citosol que rodea a los filamentos delgados y gruesos
4 El Ca2+ se enlaza con la troponina, que entonces tira de la tropomiosina alejándola de los sitios de unión sobre la actina
troponina
tropomiosina
Ca2+
5 Las cabezas de miosina se unen con la actina y se flexionan, acortando el sarcómero; las cabezas de miosina se adhieren, flexionan, liberan, extienden y vuelven a unir mientras el Ca2+ está presente
filamento delgado
sitios de unión sobre la actina
miosina (parte de un filamento grueso)
cabeza de miosina

En segundo lugar, el sistema nervioso controla la fuerza de la contracción muscular variando tanto el número de fibras estimuladas como la frecuencia de potenciales de acción en cada fibra. Debido a que las neuronas motrices hacen sinapsis en múltiples fibras musculares en un músculo determinado y puesto que las fibras musculares están unidas una a otra y a los tendones musculares, un solo potencial de acción en una sola neurona motriz causará cierta contracción en todo el músculo. Las contracciones causadas por una sola neurona motriz estimulan múltiples potenciales de acción en rápida sucesión, sumándose a una contracción más grande. El estímulo simultáneo de varias neuronas motrices que estimulan a múltiples fibras en el mismo músculo también causará una contracción más grande del músculo. Por último, el estímulo rápido de todas las neuronas motrices que enervan a todas las fibras en el músculo causará una contracción máxima.

Este esquema general debe ser conocido para ti, pues se vio en el capítulo 39. *Cuáles músculos* se contraen, está determinado por cuáles neuronas motrices estimulan a los potenciales de acción. *Con qué fuerza* se contraen los músculos, está determinado por el número de neuronas motrices estimuladas, a cuántas fibras musculares enerva cada neurona motriz y con qué rapidez se estimulan las neuronas motrices.

Las fibras musculares están especializadas para distintos tipos de actividad

Las fibras musculares esqueléticas vienen en dos tipos básicos: de contracción lenta y de contracción rápida. Las fibras de contracción lenta y de contracción rápida tienen formas diferentes de miosina, lo que hace que se contraigan de modo lento y más rápido, respectivamente. Sin embargo, también hay muchas otras diferencias.

Las fibras de contracción lenta se contraen con menos fuerza que los músculos de contracción rápida, pero se pueden seguir contrayendo durante mucho tiempo. ¿Cómo? Los músculos de contracción lenta tienen muchas mitocondrias y un suministro abundante de sangre que proporciona oxígeno para la respiración muscular en la mitocondria. Las fibras de contracción lenta también son delgadas. Las fibras delgadas con abundantes mitocondrias tienen menos miofibrillas, pero cambian el poder disminuido resultante por una rápida difusión de oxígeno de entrada y salida. Por consiguiente, las fibras de contracción lenta producen abundante ATP y tienen menos filamentos para usarlos, de manera que resisten la fatiga.

Las fibras de contracción rápida, por otra parte, se contraen con más fuerza. Tienen un suministro de sangre más pequeño, menos mitocondrias y un diámetro grande. Las fibras gruesas con pocas mitocondrias tienen más miofibrillas y por consiguiente son más fuertes. Las versiones extremas de las fibras de contracción rápida utilizan en su mayor parte la glucólisis para la producción de energía, que no requiere oxígeno pero suministra mucho menos ATP que la respiración celular aerobia. Por tanto, las fibras de contracción rápida se fatigan con mayor rapidez que las fibras de contracción lenta.

Estudio de caso continuación

Músculos de oro

Las piernas de los corredores campeones en carreras cortas, como Usain Bolt, tienen alrededor de 80% de fibras de contracción rápida, capaces de las contracciones rápidas y explosivas que son tan esenciales para la salida. Los maratonistas de clase mundial como Samuel Wansiru, por otra parte, tienen alrededor de 80% de fibras de contracción lenta, que son menos poderosas pero tienen la capacidad de contraerse una y otra vez, cada pierna avanzando más de 10 mil veces para completar rápidamente una maratón. Es probable que estos dos atletas tengan casi el mismo número de fibras musculares en sus piernas, pero Bolt tiene músculos más grandes que Wansiru, porque las fibras de contracción rápida de Bolt son mucho más gruesas y las fibras de contracción lenta de Wansiru son muy delgadas. Los levantadores de pesas como Matthias Steiner también tienen muchos músculos de contracción rápida, y son todavía más voluminosos que los de Bolt.

40.4 ¿EN QUÉ DIFIEREN LOS MÚSCULOS CARDIACO Y LISO DEL MÚSCULO ESQUELÉTICO?

Aun cuando todas las células musculares están hechas con los mismos principios generales (filamentos de actina y miosina unidos, y deslizándose uno sobre el otro), los músculos cardiacos y lisos difieren en gran medida de los músculos esqueléticos.

El músculo cardiaco acciona el corazón

El músculo cardiaco, lo mismo que el músculo esquelético, es estriado debido a su arreglo regular de sarcómeros con sus filamentos delgados y gruesos alternantes (*véase* la Tabla 40-1). Las fibras del músculo cardiaco están ramificadas, son más pequeñas que la mayoría de las células del músculo esquelético y poseen un solo núcleo. Como los músculos cardiacos se deben contraer alrededor de 70 veces cada minuto —y en ocasiones con mucha mayor rapidez— durante toda tu vida, las fibras de los músculos cardiacos tienen un enorme número de mitocondrias, las cuales ocupan 25% del volumen de las fibras. A diferencia de las fibras del músculo esquelético, las fibras del músculo cardiaco pueden iniciar sus propias contracciones. Esta capacidad está muy bien desarrollada en las fibras musculares especializadas del marcapaso cardiaco (*véase* la página 624). Los potenciales de acción del marcapaso se difunden rápidamente a través de las uniones abiertas que interconectan las fibras musculares cardiacas. Las fuertes uniones de célula a célula en los discos intercalados, llamadas *desmosomas*, mantienen a las fibras del músculo cardiaco muy unidas una a la otra, lo cual impide que las fuerzas de la contracción las separen.

El músculo liso produce contracciones lentas e involuntarias

El músculo liso rodea a los vasos sanguíneos y a la mayoría de los órganos huecos; entre ellos, el útero, la vejiga y el aparato digestivo. Las células del músculo liso no son estriadas, porque carecen del arreglo regular de los sarcómeros, debido a que los filamentos delgados y gruesos están dispersos por todas las células (*véase* la Tabla 40-1). Al igual que las fibras del músculo cardiaco, las fibras del músculo liso están conectadas directamente una a la otra por uniones abiertas, lo que permite que sus células se contraigan en sincronía, y cada una contiene un solo núcleo. La contracción del músculo liso es lenta y sostenida (como la constricción de las arterias que sube la presión sanguínea durante momentos de estrés; *véase* la página 634), o lenta y ondulatorio semejante a las olas (como las ondas peristálticas que mueven el alimento a lo largo del sistema digestivo; *véase* la página 666). El músculo liso se alarga con facilidad, como se puede observar en la vejiga, el estómago y el útero. La contracción del músculo liso es involuntaria y se puede iniciar mediante un estiramiento, o por medio de hormonas, señales del sistema nervioso autónomo (*véanse* las páginas 744 y 745) o por una combinación de estos estímulos.

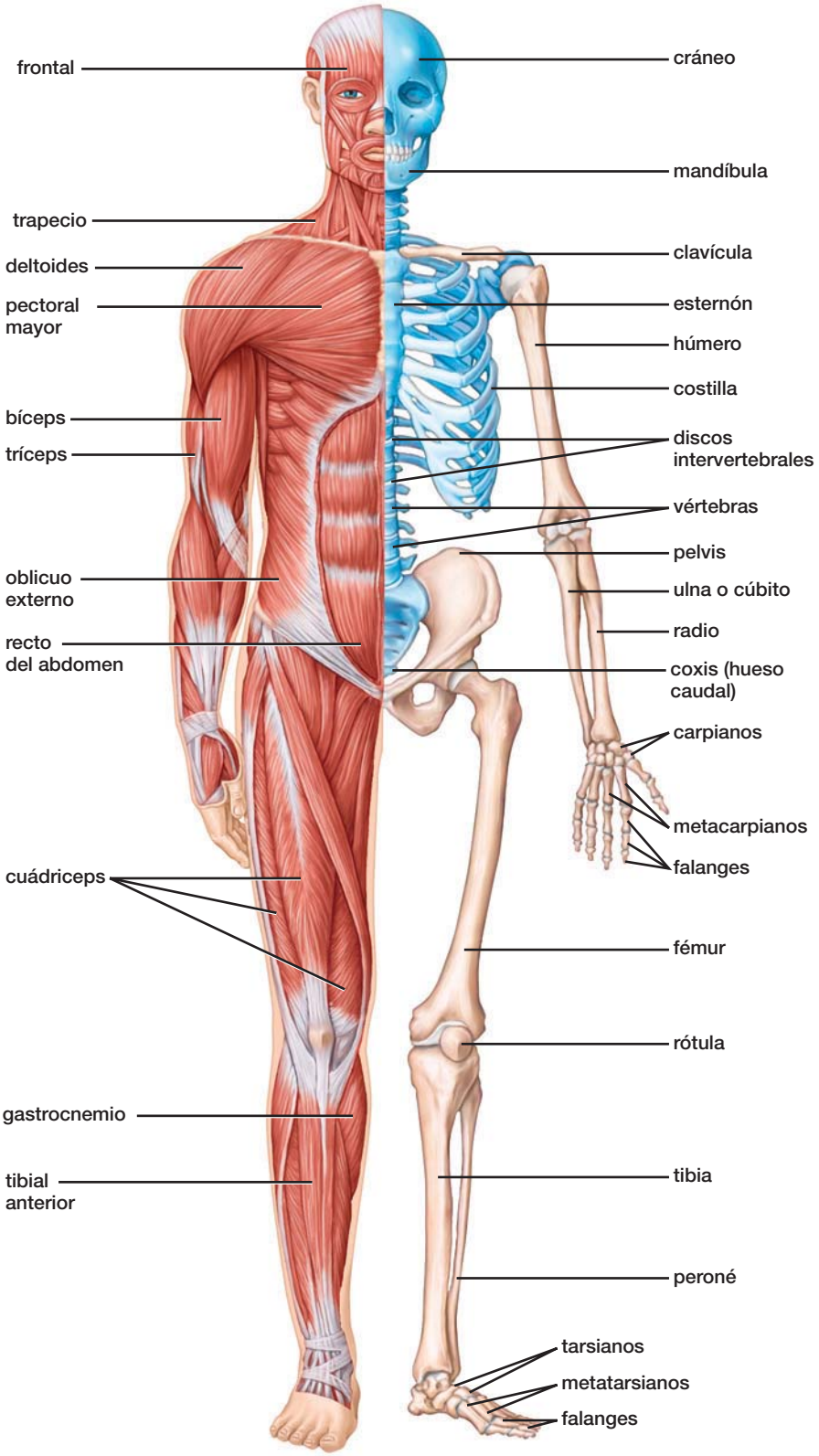
40.5 ¿CUÁLES SON LAS FUNCIONES Y LAS ESTRUCTURAS DEL ESQUELETO DE LOS VERTEBRADOS?

El esqueleto óseo de los seres humanos y de otros vertebrados tiene una extensa gama de funciones:

- El esqueleto proporciona una estructura rígida que sostiene al cuerpo y protege sus órganos internos. El cerebro y la médula espinal están casi completamente encerrados dentro del cráneo y la columna vertebral; la caja torácica protege a los pulmones y al corazón, mientras que el cinturón pélvico sostiene y protege de modo parcial los órganos abdominales.
- El esqueleto permite la locomoción. Diferentes tipos de vertebrados tienen esqueletos adaptados para caminar, correr, saltar, nadar, volar o una combinación de todo esto. Los huesos homólogos pueden asumir diferentes formas, posiciones y funciones en los cuerpos de diferentes especies de vertebrados (*véase* la figura 14-8).
- El esqueleto participa en la función sensorial. Los huesos del oído medio transmiten vibraciones de sonido entre el tímpano y el caracol (*véanse* las páginas 762 a 763).

- Los huesos producen glóbulos rojos, glóbulos blancos y plaquetas (*véanse* las páginas 627 a 629) en la médula ósea ubicada en el esternón, las costillas, la parte superior de brazos y piernas, y las caderas.
- Los huesos almacenan calcio y fósforo. Absorben y liberan estos minerales según sea necesario, manteniendo una concentración constante en la sangre (*véase* la página 725).

Los huesos de los vertebrados terrestres se pueden agrupar en dos categorías (FIGURA 40-8). El **esqueleto axial** incluye los huesos de la cabeza, la columna vertebral y la caja torácica. El **esqueleto apendicular** incluye dos cinturones de sostén; el cinturón pectoral y el cinturón pélvico, y los apéndices unidos a ellas: los miembros delanteros (los brazos y las manos, en los seres humanos) y los miembros traseros (las piernas y los pies, en los seres humanos). El



▶ **FIGURA 40-8 Los sistemas muscular y esquelético humanos** Los sistemas muscular y esquelético trabajan juntos para mover el cuerpo. Aquí se ilustran algunos de los principales músculos y huesos del cuerpo humano. El esqueleto humano se compone de 206 huesos agrupados en el esqueleto axial (azul) y el esqueleto apendicular (beige).

cinturón pectoral, que consiste en la clavícula y la escápula en los seres humanos, une a los brazos con el esqueleto axial y proporciona sitios de unión para el tronco y los brazos. Los huesos de la cadera forman el cinturón pélvico, que une a las piernas con el esqueleto axial, ayuda a proteger los órganos abdominales y forma sitios de unión para los músculos del tronco y las piernas.

El esqueleto de los vertebrados se compone de cartílagos, huesos y ligamentos

El esqueleto está compuesto de tres tipos de tejido conectivo especializado: cartílagos, huesos y ligamentos (*véase* el capítulo 31 para mayor información acerca del tejido conectivo). Los tres se componen de células vivas incrustadas en una matriz constituida de la proteína de colágeno, con otras distintas sustancias incluidas en la matriz. El **hueso** incluye grandes cantidades de minerales compuestos en su mayoría de calcio y fosfato y, por consiguiente, es duro y rígido. El **cartílago** contiene grandes cantidades de glicoproteínas (glucosamina, un popular complemento dietético) y a menudo incluye fibras elásticas, lo que hace que algunos cartílagos sean bastante flexibles (por ejemplo, el pabellón del oído externo). Los **ligamentos**, que mantienen unidos a los huesos en las articulaciones (*véase* la figura 40.11 más adelante en el capítulo), tienen cantidades pequeñas de fibras elásticas, aunque no muchas.

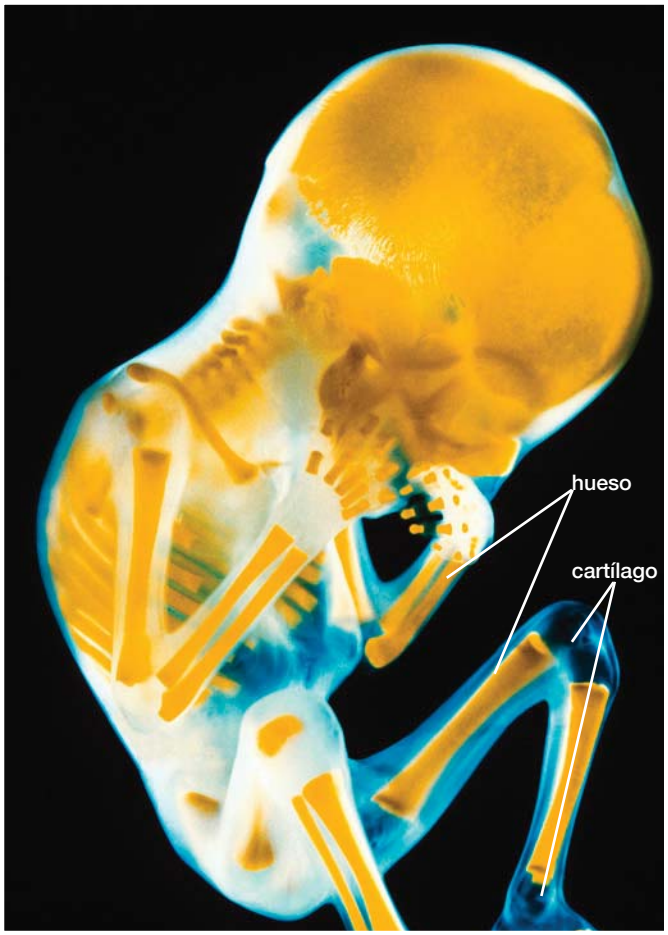
El cartílago proporciona un apoyo flexible y conexiones

El cartílago desempeña muchas funciones en el esqueleto vertebrado. En algunos peces, como los tiburones y las mantarrayas, todo el esqueleto se compone de cartílago. Durante el desarrollo embrionario de otros vertebrados, el esqueleto, con excepción del cráneo y la clavícula, se forma primero de cartílago, que más adelante es reemplazado por hueso (**FIGURA 40-9**). El cartílago también cubre los extremos de los huesos en las articulaciones (**FIGURA 40-10**), sostiene las porciones flexibles de la nariz y las orejas, y proporciona la estructura para la laringe, la tráquea y los bronquios del sistema respiratorio. Además, el cartílago forma los duros discos intervertebrales que absorben los choques entre las vértebras de la espina dorsal (*véase* la figura 40-8).

Las células vivas del cartílago se llaman **condrocitos**. Estas células secretan las glicoproteínas y el colágeno que constituyen la mayor parte de la matriz del cartílago (*véase* la figura 40-10, izquierda). Ningún vaso sanguíneo penetra en el cartílago. Para intercambiar desperdicios y nutrientes, los condrocitos dependen de la difusión de materiales a través de la matriz de colágeno. Como lo podrías predecir, las células del cartílago tienen un índice metabólico muy bajo, de manera que el cartílago dañado se repara a sí mismo muy despacio, si acaso lo hace.

El hueso proporciona una estructura fuerte y rígida para el cuerpo

Un hueso está conformado por una dura capa externa de **hueso compacto** que encierra al **hueso esponjoso** en su interior (*véase* la figura 40-10, centro). El hueso compacto es denso y fuerte y proporciona un sitio de unión para el músculo. El hueso compacto desarrolla pequeños conductos llamados *osteonas*, con colágeno y calcio rodeando a un canal central que contiene los vasos sanguíneos (*véase* la figura 40-10, derecha). El hueso esponjoso se compone de una red abierta de fibras óseas; es poroso, de peso ligero y rico en vasos sanguíneos. La médula ósea, donde se forman los glóbulos, se encuentra en las cavidades del hueso esponjoso. En contraste con el cartílago, el hueso está bien provisto de vasos sanguíneos.



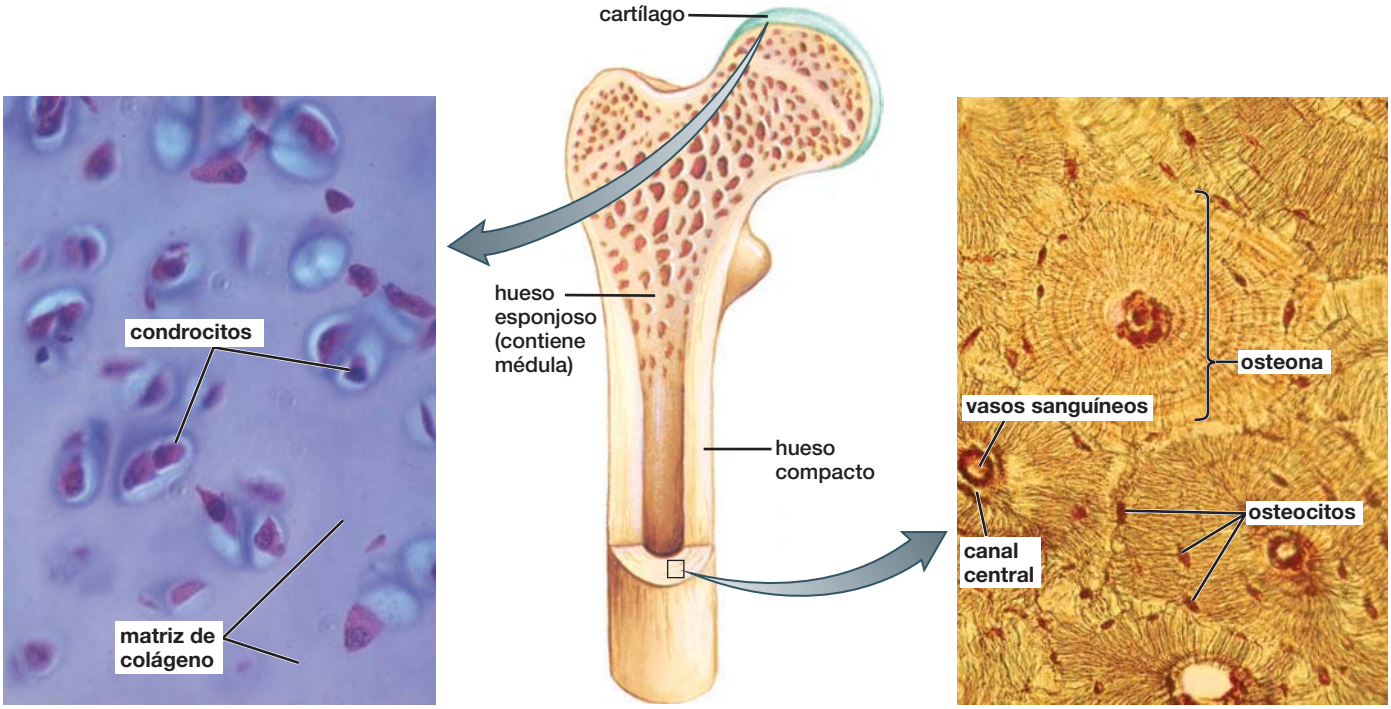
▲ **FIGURA 40-9 El hueso reemplaza al cartílago durante el desarrollo** En este feto humano de 16 semanas, el hueso está teñido en color naranja. Las áreas claras en las muñecas, las rodillas, los tobillos, los codos y el esternón muestran cartílagos que más adelante serán reemplazados por huesos.

Hay tres tipos de células óseas: **osteoblastos** (células que forman el hueso), **osteocitos** (células del hueso maduro) y **osteoclastos** (células que disuelven el hueso). Al principio de su desarrollo, cuando el hueso reemplaza al cartílago en el esqueleto, los osteoblastos invaden el cartílago y lo disuelven. Después, los osteoblastos secretan una matriz endurecida de hueso y poco a poco se encuentran atrapados en ella.

A medida que los huesos maduran, los osteoblastos atrapados maduran también y se convierten en osteocitos. Aun cuando en general no son capaces de agrandar un hueso, los osteocitos son esenciales para la salud del hueso, debido a que constantemente elaboran de nuevo los depósitos de fosfato de calcio, evitando así la excesiva cristalización que haría que el hueso fuera frágil y con tendencia a romperse.

La remodelación del hueso permite la reparación esquelética y la adaptación a las tensiones

Cada año, de 5 a 10% de todos los huesos en tu cuerpo se disuelve y es reemplazado por medio de la actividad coordinada de los osteoclastos (que secretan un ácido que disuelve pequeñas cantidades de hueso) y los osteoblastos (que secretan nuevo hueso). Este proceso, llamado *remodelación ósea*, permite que el esqueleto altere su forma en respuesta a las demandas que le imponen. Los huesos que llevan cargas pesadas o están sujetos a un estrés extra



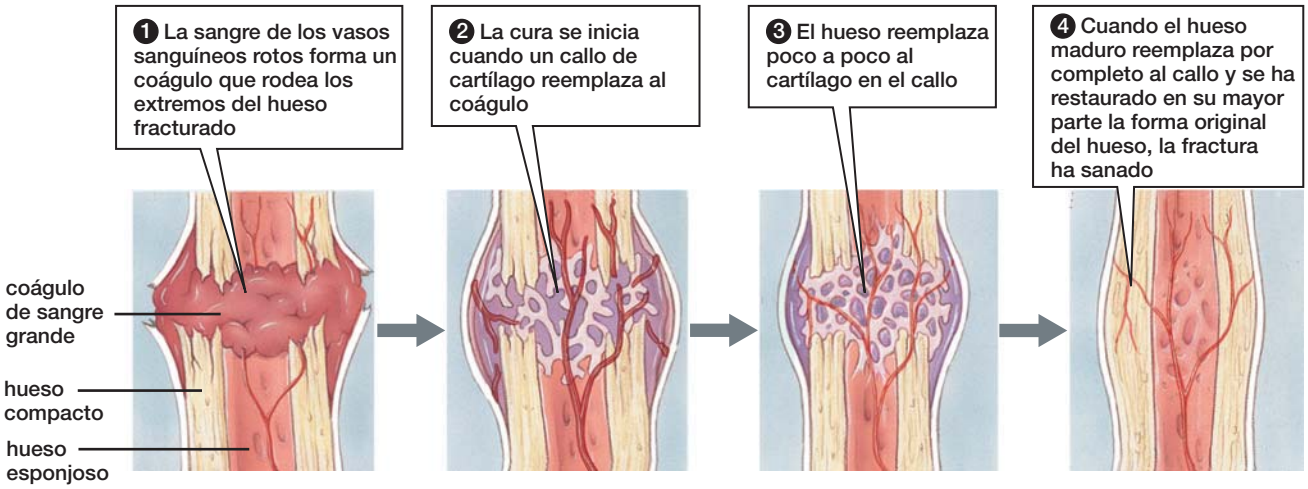
▲ **FIGURA 40-10 Cartílago y hueso** (Izquierda) En el cartílago, los condrocitos o células de cartílago están incrustados en una matriz extracelular de la proteína colágeno, el cual secretan. (Centro) Un hueso consta de una capa externa de hueso compacto con hueso esponjoso en su interior. A fin de simplificar, no se muestran los vasos sanguíneos. (Derecha) El hueso compacto está conformado de osteonas, cada una de las cuales incluye un canal central que contiene vasos sanguíneos. Las células óseas maduras, llamadas osteocitos, están incrustadas en los anillos concéntricos del material óseo.

PREGUNTA Si el hueso compacto es más fuerte que el esponjoso, entonces ¿por qué no está todo el esqueleto conformado de hueso compacto?

se vuelven más gruesos, proporcionando más fuerza y apoyo. Por ejemplo, un jugador de tenis profesional puede tener 30% más de masa ósea en el brazo que sostiene la raqueta. La tensión cotidiana, como caminar, también ayuda a mantener la fuerza ósea.

La remodelación ósea varía con la edad. En los primeros años de vida, la actividad de los osteoblastos supera a la de los osteoclastos, lo que permite que los huesos se hagan más largos y más gruesos a medida que un niño crece. Sin embargo, en el cuerpo que envejece, el equilibrio del poder cambia a favor de los osteoclastos y, como resultado, los huesos se vuelven más frágiles. Aun cuando ambos sexos pierden masa ósea con la edad, por lo común es más pronunciado en las mujeres, como se verá en la sección "Guardián de la salud: Osteoporosis: cuando los huesos se vuelven frágiles".

La máxima remodelación ósea ocurre después de una fractura. Por lo regular, un médico vuelve a colocar los extremos de un hueso fracturado en su alineación apropiada e inmoviliza la fractura con un vendaje enyesado o un entablillado. El resto del proceso de curación depende de los propios mecanismos de reparación del cuerpo y por lo común se lleva alrededor de seis semanas. Una fractura desgarra la capa delgada de tejido conectivo, rico en capilares y


1 La sangre de los vasos sanguíneos rotos forma un coágulo que rodea los extremos del hueso fracturado
2 La cura se inicia cuando un callo de cartílago reemplaza al coágulo
3 El hueso reemplaza poco a poco al cartílago en el callo
4 Cuando el hueso maduro reemplaza por completo al callo y se ha restaurado en su mayor parte la forma original del hueso, la fractura ha sanado
coágulo de sangre grande
hueso compacto
hueso esponjoso

▲ **FIGURA 40-11 Reparación ósea**

Guardián de la salud

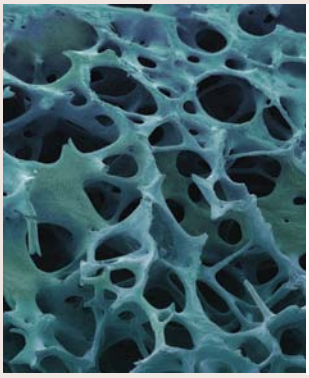
Osteoporosis: cuando los huesos se vuelven frágiles

La densidad ósea en los seres humanos llega a su máximo entre los 25 y los 35 años de edad. En la edad madura, a medida que la actividad de los osteoclastos empieza a exceder a la de los osteoblastos, la densidad ósea inicia una lenta disminución. En los 10 millones de estadounidenses con **osteoporosis** (literalmente, "huesos porosos"), la pérdida es lo bastante significativa como para debilitar los huesos, haciéndolos vulnerables a fracturas y deformidades (**FIGURA E40-1a**). En muchos casos, las vértebras de las personas con osteoporosis se comprimen, lo que les da una apariencia jorobada (**FIGURA E40-1b**). En los casos extremos, el solo hecho de levantar una bolsa de compras, abrir una ventana o incluso estornudar, puede provocar la fractura de un hueso. Las personas con osteoporosis tienen muchas probabilidades de fracturarse un hueso durante una caída. Las fracturas de la cadera son muy debilitantes, en especial en las personas de edad avanzada.

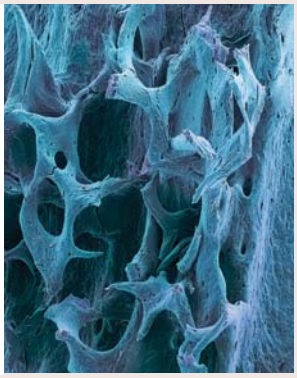
Las mujeres tienen alrededor de cuatro veces más probabilidades que los hombres de padecer osteoporosis. Para empezar, por lo común sus huesos son menos masivos que los de los hombres. Además, los elevados niveles de estrógenos de la premenopausia estimulan a los osteoblastos y ayudan a mantener la densidad ósea, pero después de la menopausia, la producción de estrógenos baja en gran medida y la densidad ósea disminuye rápido. En los hombres, la testosterona estimula a los osteoblastos. Aun cuando los niveles de testosterona disminuyen con la edad, por lo común esto no ocurre con tanta rapidez como pasa con los niveles de estrógeno en las mujeres después de la menopausia. En ambos sexos, el alcoholismo y el tabaquismo también contribuyen a la pérdida ósea.

Las personas con osteoporosis, en consulta con sus médicos, pueden elegir una terapia médica que las ayude a mantener la densidad ósea. Por lo general, los medicamentos que inhiben la actividad de los osteoclastos [entre ellos, Fosamax® (alendronato sódico), Actonel® (risedronato sódico) y Boniva® (ibandronato sódico)] son los medicamentos de primera línea en el tratamiento de la osteoporosis. La hormona calcitonina también inhibe la actividad de los osteoclastos, aunque algunos estudios sugieren que no es tan efectiva como estos medicamentos para tratar la osteoporosis. Aun cuando no carece de efectos secundarios, la terapia de reemplazo de estrógenos (por lo común con cantidades muy bajas de estrógenos) puede demorar la pérdida ósea en las mujeres posmenopáusicas, lo mismo que un medicamento, el raloxifeno, que imita los efectos de los estrógenos sobre el hueso.

¿Se puede evitar la osteoporosis? El calcio, por supuesto, es un componente importante del hueso. Además, los huesos medran con un estrés moderado. Por consiguiente, el ejercicio regular a todo lo largo de la vida, combinado con una dieta que contenga una cantidad adecuada de calcio y vitamina D (que se requiere para la absorción del calcio desde el intestino), ayuda a asegurar que la masa ósea sean tan elevada como sea posible antes de que se inicien las pérdidas relacionadas con la edad, y retrasa el índice de pérdida al envejecer. Las personas de edad avanzada tienden a ser menos activas, lo que resulta en una pérdida de minerales óseos, pero un ejercicio de bajo impacto, como caminar o bailar, puede reducir la pérdida ósea y en ocasiones incluso incrementar la masa ósea.



(a) Hueso normal



Hueso con osteoporosis

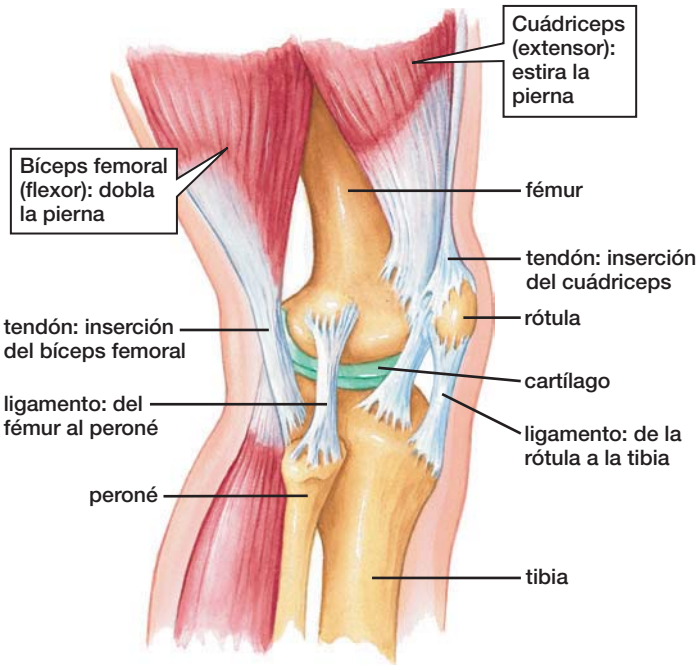
(b) Una víctima de la osteoporosis

▶ **FIGURA E40-1**
Osteoporosis **(a)** Corte transversal (izquierda) de un hueso normal comparado con (derecha) un hueso de una mujer con osteoporosis. **(b)** Los devastadores efectos de la osteoporosis van más allá de la apariencia jorobada; sus víctimas también tienen un alto riesgo de fracturas óseas.

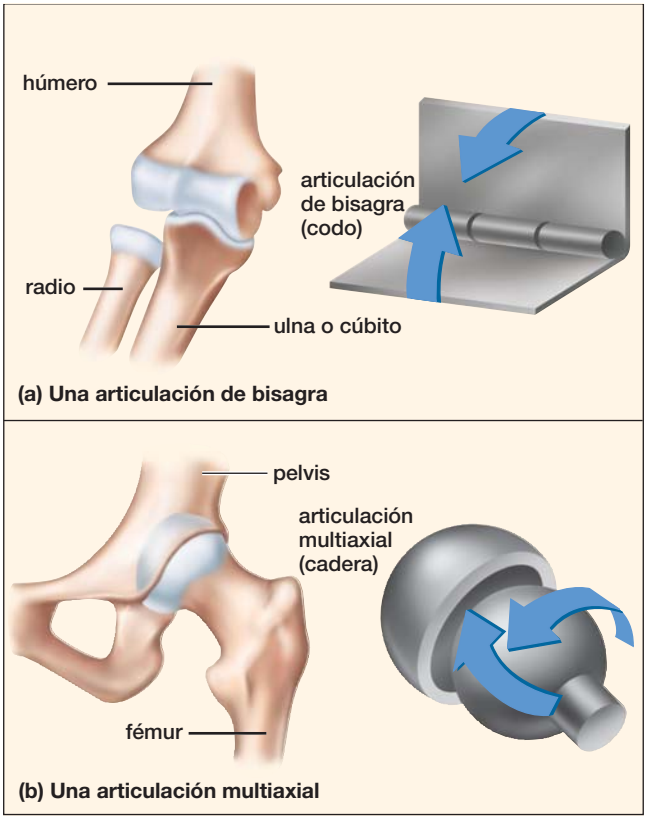
osteoblastos que rodean al hueso. La cicatrización se inicia cuando un coágulo de sangre grande rodea la fractura (**FIGURA 40-11** ❶). Las células fagocíticas de la sangre y los osteoclastos del hueso dañado ingieren el desecho celular y disuelven los fragmentos óseos. Los osteoblastos, en unión con las células que forman cartílagos, secretan un callo, una masa porosa de hueso y cartílago que rodea la fractura (**FIGURA 40-11** ❷). El callo reemplaza al coágulo sanguíneo temporal y mantiene unidos los extremos de la fractura. Los osteoclastos, los osteoblastos y los capilares invaden al callo. Nutridos por los capilares, los osteoclastos desintegran el cartílago mientras que los osteoblastos añaden hueso nuevo (**FIGURA 40-11** ❸). Por último, los osteoclastos eliminan el exceso de hueso hasta restaurarlo a la forma original, aunque a menudo dejan un ligero engrosamiento (**FIGURA 40-11** ❹).

40.6 ¿CÓMO MUEVEN LOS MÚSCULOS EL ESQUELETO DE UN VERTEBRADO?

Como se observó en la sección 40.1, casi todos los animales se mueven por la acción de pares de músculos antagonistas que trabajan sobre un esqueleto. Aquí, la atención se centrará en el orden y el movimiento de los músculos alrededor de las articulaciones del esqueleto humano, donde se unen dos huesos (**FIGURA 40-12**). No todas las articulaciones son móviles; por ejemplo, las articulaciones inmóviles llamadas suturas unen a los huesos del cráneo. Sin embargo, en las articulaciones móviles, la porción de cada hueso que forma la articulación está cubierta con una capa de cartílago, cuya superficie lisa y elástica permite que las superficies del hueso se deslicen una sobre la otra con poca fricción (*véase* la



▲ **FIGURA 40-12 La rodilla humana** La rodilla humana, con los músculos antagonistas (el bíceps femoral y el cuádriceps del muslo), los tendones y los ligamentos. La complejidad de esta articulación, aunada a la tensión extrema ejercida sobre ella durante actividades tales como saltar, correr o esquiar, hace que sea muy susceptible a las lesiones.



▲ **FIGURA 40-13 Articulaciones de bisagra y multiaxial** **(a)** El codo humano es un buen ejemplo de una articulación de bisagra. **(b)** La cadera humana puede girar debido a que tiene una articulación multiaxial; consiste del extremo redondeado del fémur (la cabeza) que se ajusta a una depresión semejante a una copa en el hueso pélvico.

figura 40-12). Las articulaciones se mantienen juntas por medio de ligamentos, que son fuertes y flexibles, pero no muy elásticos. Los tendones unen los músculos a los huesos.

Cuando un par de músculos antagonistas se contrae, mueve el hueso alrededor de su articulación y al mismo tiempo estira el músculo relajado opuesto (recuerda que los músculos sólo se pueden contraer de manera activa, no así extender). Los músculos antagonistas pueden propiciar una gama notable de movimientos, según la configuración de una articulación; esto incluye mover los huesos de atrás hacia delante, moverlos de un lado a otro, o hacerlos girar.

Las **articulaciones de bisagra** están ubicadas en los codos, las rodillas y los dedos. Lo mismo que una puerta con bisagras, estas articulaciones sólo se mueven en dos dimensiones (**FIGURA 40-13a**). En este caso, el par de músculos antagonistas, los músculos tensor y flexor, se encuentran casi en el mismo plano que la articulación (*véase* la figura 40-12). El tendón en un extremo de cada músculo, llamado el **origen**, está fijo a un hueso que se mantiene estacionario, mientras que el otro extremo, la **inserción**, está unido al hueso en el extremo más alejado de la articulación, movida por el músculo. Cuando el músculo flexor se contrae, flexiona la articulación; cuando el músculo extensor se contrae, endereza la articulación. Por ejemplo, en la figura 40-12, la contracción del bíceps femoral (el flexor) flexiona la pierna en la rodilla, mientras que la contracción del cuádriceps (el extensor) la endereza. La contracción alternante de los músculos flexor y extensor hace que la parte inferior de la pierna se balancee adelante y atrás en la articulación de la rodilla.

Algunas otras articulaciones, como las de la cadera y el hombro, son **articulaciones multiaxiales**, en las cuales el extremo redondo de un hueso se ajusta a una depresión hueca en otro (**FIGURA 40-13b**). Las articulaciones multiaxiales permiten el movimiento en varias direcciones (compara la gama de movimiento de la parte superior de tu pierna alrededor de su articulación con la flexión limitada de tu rodilla). La gama de movimiento en las articulaciones multiaxiales se logra mediante al menos dos pares de músculos antagonistas, orientados en ángulo uno con el otro, lo cual mueve la articulación en tres dimensiones.

Estudio de caso otro vistazo

Músculos de oro

Como ya se ha visto, las fibras musculares difieren en su composición y capacidades. Las fibras de contracción rápida tienden a ser gruesas y a contraerse con rapidez, pero se fatigan con facilidad. Las fibras de contracción lenta son delgadas y se contraen despacio, pero resisten la fatiga. Estos hechos plantean algunas preguntas interesantes.

En primer lugar, ¿las diferencias en los tipos de fibras es lo que hace que Usain Bolt sea campeón olímpico en carreras cortas de alta velocidad de 100 y 200 metros y Samuel Wansiru sea medallista de oro en la maratón? Sí y no. Sin una abrumadora mayoría de fibras musculares de contracción rápida, Bolt sin duda no habría ganado la medalla de oro en las carreras cortas de alta velocidad. Sin embargo, probablemente todos los que participan en las carreras cortas dentro de las competencias finales tienen la misma proporción elevada de fibras de contracción rápida que Bolt. Todos los mejores maratonistas se asemejan —al menos superficialmente— a Wansiru, pues cuentan con fibras musculares muy delgadas, en su mayor parte de contracción lenta, en sus piernas. Por consiguiente, los tipos "apropiados" de fibras musculares son esenciales para la gloria olímpica, pero por sí solos no son suficientes para ganar la medalla de oro.

En segundo lugar, los corredores de carreras cortas y los maratonistas ¿nacen o se hacen? Tal vez ambas cosas. Las proporciones de fibras musculares de contracción rápida y de contracción lenta varían mucho en la población humana. La investigación publicada en la década de 1990 concluyó que alrededor de la mitad de la diferencia en el tipo de fibras es genética y la otra mitad es ambiental. Es probable que las personas con una elevada proporción de fibras de contracción lenta sobresalgan en los deportes de resistencia y, por consiguiente, los prefieran, mientras que aquellas con más fibras de contracción rápida muy probablemente muestren preferencia por los deportes que requieren derroches repentinos de rapidez o de fuerza. El entrenamiento intensivo por lo general no cambia el número de fibras que tiene una persona, pero puede convertir algunas fibras de contracción lenta en fibras de contracción rápida y viceversa. Bolt y Wansiru entrenan muy arduamente y en formas muy especializadas para sus eventos. Por consiguiente, aun cuando sería difícil o imposible hacer los experimentos apropiados en seres humanos, es probable que un maratonista de clase mundial haya nacido con una tendencia a desarrollar músculos de contracción lenta, y convirtiera muchas fibras musculares de contracción rápida en fibras musculares de contracción lenta por medio de un prolongado entrenamiento en distancias largas. Lo opuesto sería cierto en el caso de los corredores de carreras cortas.

Además, en 2009, los genetistas especializados en deportes y buena condición física concluyeron que por lo menos 221 genes cromosómicos y 18 genes mitocondriales contribuyen al desempeño atlético, de manera que no es sólo una cuestión de fibras de contracción lenta *versus* fibras de contracción rápida, regímenes de entrenamiento o correr a pesar del dolor, lo que hace de alguien un atleta de élite. Nadie sabe qué alelos de todos estos genes tiene Bolt, Wansiru o cualquier otro atleta de élite, pero no cabe duda de que tanto Bolt como Wansiru tienen un soberbio conjunto de genes de condición física.

Por último, ¿qué implicación tiene la genética, los tipos de fibra muscular y la capacitación en las personas regulares? Bien, nadie puede llegar a las Olimpiadas, y mucho menos traer a casa la medalla de oro, sin ganar la "lotería genética". Además, ser un atleta olímpico es una carrera, no un pasatiempo. Se necesitan muchos años de entrenamiento (donde se conjugue tanto la preparación física como la técnica) para alcanzar la condición física que se necesita para aspirar a una oportunidad. Los días del "atleta nato" que un día despierta y decide ganar los Juegos Olímpicos pasaron hace mucho tiempo.

Lo que es particularmente frustrante es que las personas difieren considerablemente en su respuesta al entrenamiento. Con el mismo régimen de ejercicio, algunas personas mejoran con rapidez la salud cardiovascular, la resistencia para correr o la fuerza, mientras que otras muestran muchos menos beneficios. Por ahora sólo se conocen unos pocos de los genes responsables de tales diferencias. Uno de esos genes, que produce una proteína con el intimidante nombre de peroxisoma receptor delta activado por proliferador (PPARD, por sus siglas en inglés), influye con fuerza en la respuesta al ejercicio tanto en los ratones como en las personas. Los ratones diseñados para producir cantidades anormalmente grandes de PPARD tienen una proporción mucho más elevada de fibras de contracción lenta que los ratones normales y pueden correr con el doble de rapidez. Los ratones manipulados genéticamente para producir grandes cantidades de la enzima fosfoenolpiruvato carboxiquinasa corren de 10 a 20 veces más rápido que los ratones normales. Otros genes, como factor-1 de crecimiento semejante a la insulina, también influyen en el tipo y la fuerza del músculo. En qué momento o qué tan probable es que los tratamientos basados en esos "genes para la buena habilidad física" lleguen a la práctica clínica para curar una enfermedad, o para triunfar en la pista, dándoles a los atletas una ventaja injusta al proporcionarles alguna "droga genética", es algo que cualquiera se pregunta.

BioÉtica Considera esto

Muchos padres tratan de darles a sus hijos un impulso en la vida, lo cual es algo muy comprensible. Una empresa llamada Atlas Sports Genetics (Genética del Deporte Atlas) realiza una prueba a los niños pequeños para ver qué alelo tienen en un gen que codifica una proteína importante en las células musculares. Un alelo se ha asociado con los músculos de contracción rápida y una habilidad en los deportes que requieren velocidad o fuerza. Se cree que se debería guiar a los niños homocigotos de este alelo a las carreras cortas de alta velocidad o al futbol americano, más que a las carreras de larga distancia o al futbol. Sin embargo, alrededor de 18% de la población es homocigota para este alelo y difícilmente cualquiera de esas personas son superatletas. ¿Crees que esa prueba genética es útil, en particular para los niños? ¿Qué sucedería si pudieras hacer una prueba para, por decir, 20 genes relacionados con la habilidad física?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

40.1 ¿Cómo funcionan juntos los músculos y el esqueleto para proporcionar el movimiento?

Los músculos sólo se pueden contraer. Los músculos esqueléticos trabajan con el esqueleto, que proporciona una estructura contra la cual la contracción puede mover el cuerpo. Los animales pueden tener esqueletos hidrostáticos, exoesqueletos o endoesqueletos. En todos los casos, los pares de músculos antagonistas actúan sobre el esqueleto para mover al cuerpo.

40.2 ¿Cuáles son las estructuras de los músculos de los animales vertebrados?

Los vertebrados tienen tres tipos de músculos: esquelético, cardiaco y liso. El músculo esquelético está unido al cuerpo y mueve el esqueleto cuando se contrae. El músculo cardiaco, que sólo se encuentra en el corazón, bombea la sangre. El músculo liso mueve el alimento a lo largo del aparato digestivo, ajusta el diámetro de

los vasos sanguíneos y contrae los órganos huecos como la vejiga y el útero.

Las fibras del músculo esquelético consisten en subunidades de miofibrillas rodeadas de retículo sarcoplasmático. Las miofibrillas se componen de subunidades que se repiten llamadas sarcómeros, unidas de un extremo al otro. Cada sarcómero consiste en filamentos alternantes gruesos hechos de miosina y filamentos delgados hechos de actina y dos proteínas accesorias más pequeñas (troponina y tropomiosina). Estos filamentos están unidos a proteínas llamadas líneas Z que forman los límites de los sarcómeros.

40.3 ¿Cómo se contraen los músculos esqueléticos?

Una neurona motriz enerva a cada fibra muscular en una sinapsis llamada unión neuromuscular. Un potencial de acción en la neurona motriz hace que libere acetilcolina hacia la fibra muscular, estimulando un potencial excitador postsináptico que provoca un potencial de acción en la fibra. Este potencial de acción estimula la liberación de Ca^{2+} del retículo sarcoplasmático. El Ca^{2+} hace que las proteínas accesorias del filamento delgado se muevan y revelen de esta manera sitios de unión sobre la actina a la cual están unidas las cabezas de miosina. Éstas se flexionan repetidas veces, lo que hace que los filamentos delgados y gruesos se deslicen unos más allá de otros, acortando el sarcómero. El acortamiento de los sarcómeros reduce el tamaño de toda la fibra muscular. Cuando el potencial de acción ha terminado, el calcio se transporta activamente de regreso al retículo sarcoplasmático, terminando la contracción. La energía para la contracción muscular proviene del ATP, que se puede derivar de la respiración celular, o, en el caso de arranques repentinos de actividad enérgica, de la glucólisis, que no utiliza oxígeno.

El grado de la contracción muscular está determinado por el número de fibras musculares estimuladas por una neurona motriz y la frecuencia de los potenciales de acción en cada fibra. El estímulo rápido en todas las fibras de un músculo causa una contracción máxima.

BioFlix™ Muscle Contraction (disponible en inglés)

40.4 ¿En qué difieren los músculos cardiaco y liso del esquelético?

El músculo cardiaco es estriado debido a su arreglo regular de filamentos gruesos y delgados. Sus células se contraen de modo rítmico y espontáneo; estas contracciones están sincronizadas por señales eléctricas producidas por fibras musculares especializadas en el marcapasos del corazón. Las fibras musculares cardiacas están interconectadas por discos intercalados que contienen muchas uniones abiertas. Éstas conducen señales eléctricas, produciendo una contracción coordinada.

El músculo liso carece de sarcómeros organizados. Al igual que el músculo cardiaco, las células del músculo liso están eléctricamente apareadas por uniones abiertas. El músculo liso rodea a los órganos huecos como el útero, el aparato digestivo, la vejiga, las arterias y las venas, produciendo contracciones involuntarias, lentas, y sostenidas o rítmicas.

40.5 ¿Cuáles son las funciones y las estructuras del esqueleto de los vertebrados?

El esqueleto vertebrado proporciona apoyo al cuerpo, sitios de unión para los músculos y protección para los órganos internos. Los glóbulos rojos, los glóbulos blancos y las plaquetas se producen en la médula ósea. El hueso actúa como un sitio de almacenamiento para el calcio y el fósforo. El esqueleto axial incluye el cráneo, la columna vertebral y la caja torácica. El esqueleto apendicular consiste en los cinturones pectoral y pélvico y los huesos de brazos, piernas y pies.

El esqueleto vertebrado está conformado de cartílagos, huesos y ligamentos. Todos se componen de células que secretan colágeno y varias otras sustancias hacia una matriz extracelular. El cartílago está ubicado en los extremos de los huesos y forma almohadillas en muchas articulaciones y en los discos intervertebrales. También sostiene la nariz, las orejas y los pasajes respiratorios. Durante el desarrollo embrionario, el cartílago es el precursor del hueso. Los ligamentos conectan a los huesos en las articulaciones móviles. El hueso está formado por osteoblastos, que secretan una matriz de colágeno que se endurece debido al fosfato de calcio. Un hueso típico está conformado por una cubierta externa de hueso duro compacto (a la cual están unidos los músculos) y un hueso esponjoso interno (que puede contener médula ósea). El remodelamiento del hueso ocurre mediante la acción coordinada de los osteoclastos (que disuelven el hueso) y los osteoblastos (que crean hueso nuevo).

40.6 ¿Cómo mueven los músculos el esqueleto de un vertebrado?

En el esqueleto de un vertebrado, el movimiento ocurre alrededor de las articulaciones. Los tendones unen a los pares de músculos antagonistas a los huesos a cada lado de una articulación. La contracción de un músculo mueve a la articulación y estira a su músculo antagonista. En las articulaciones de bisagra, los músculos están unidos a un hueso estacionario en sus orígenes y a un hueso en movimiento en sus inserciones. La contracción del músculo flexor dobla la articulación; la contracción de su extensor antagonista la endereza.

Términos clave

actina *778*
articulación *776*
articulación de bisagra *788*
articulación multiaxial *788*
cabeza de miosina *779*
cartílago *785*
condrocito *785*
endoesqueleto *776*
esqueleto *775*
esqueleto apendicular *784*
esqueleto axial *784*
esqueleto hidrostático *775*
exoesqueleto *776*
extensor *776*
fibra muscular *778*
filamento delgado *778*
filamento grueso *778*
flexor *776*
hueso *785*
hueso compacto *785*
hueso esponjoso *785*
inserción *788*
ligamento *785*
línea Z *778*
miofibrilla *778*
miosina *778*
músculo cardiaco *777*
músculo esquelético *777*
músculo liso *778*
músculos antagonistas *775*
origen *788*
osteoblasto *785*
osteocito *785*
osteoclasto *785*
osteoporosis *787*
retículo sarcoplasmático (RS) *778*
sarcómero *778*
tendón *778*
túbulo T *778*
unidad motriz *781*
unión neuromuscular *781*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Los tres tipos de sistema esquelético que se encuentran en los animales son _____, _____ y _____. Los tres mueven el esqueleto utilizando pares de músculos _____.
2. Los músculos _____ y _____ son estriados debido a que tienen un arreglo regular de sarcómeros. Los músculos

_____ y _____ por lo común no están bajo un control consciente. Los músculos _____ y _____ por lo común están interconectados por uniones abiertas.

3. La célula de un músculo esquelético se llama _____. Está conformada por haces de estructuras cilíndricas llamadas _____, que a su vez se componen de cilindros mucho más pequeños, los _____, unidos de extremo a extremo a sus _____.
4. La contracción del músculo resulta de las interacciones entre los filamentos delgados, compuestos principalmente de la proteína _____. Las "cabezas" de la proteína del filamento grueso se aferran a la proteína del filamento delgado y se flexionan. La energía de _____ se utiliza para extender la cabeza, que almacena la energía para impulsar el movimiento de flexión de la cabeza, tirando del filamento delgado más allá del filamento grueso.
5. Las neuronas motrices enervan a las fibras del músculo con sinapsis especializadas llamadas _____. La liberación de acetilcolina en esas sinapsis finalmente provoca un potencial de acción en la fibra del músculo, que invade el interior de la fibra por medio de _____, y estimula la liberación de iones calcio de _____.
6. El esqueleto se compone de tres tipos de tejido conectivo: _____, _____ y _____. Todos tienen células incrustadas en una matriz de proteína de _____ y otros componentes extracelulares, como glicoproteínas y fosfato de calcio.
7. Una articulación _____ se mueve en dos dimensiones, mientras que una articulación _____ tiene un movimiento significativo en tres dimensiones. En una articulación bidimensional, el músculo _____ flexiona la articulación y el músculo _____ endereza la articulación.

Preguntas de repaso

1. Haz un bosquejo de una fibra muscular relajada que contenga una miofibrilla, sarcómeros y filamentos gruesos y delgados. ¿Cómo se vería en comparación con una fibra muscular contraída?
2. Describe el proceso de una contracción del músculo esquelético, empezando con un potencial de acción en una neurona motriz y terminando con el relajamiento del músculo. Tu respuesta debe incluir las siguientes palabras: unión neuromuscular, túbulo T, retículo sarcoplasmático, calcio, filamentos delgados, sitios de unión, filamentos gruesos, sarcómero, línea Z y transporte activo.
3. Explica los dos enunciados siguientes: los músculos sólo se pueden contraer de manera activa; las fibras musculares se alargan de manera pasiva.
4. ¿Cuáles son los tres tipos de esqueleto que se encuentran en los animales? Para uno de ellos describe la forma en la cual están dispuestos los músculos alrededor del esqueleto y la forma en que las contracciones de los músculos resultan en el movimiento del esqueleto.
5. Compara las estructuras de los siguientes pares: hueso esponjoso y compacto, músculo liso y esquelético, y cartílago y hueso.
6. Explica las funciones de los osteoblastos y los osteoclastos.
7. Describe una articulación de bisagra y la forma en la cual la mueven los músculos antagonistas.

Aplicación de conceptos

1. Analiza algunos de los problemas que resultarían si el corazón humano estuviera hecho de músculo esquelético en vez de músculo cardiaco.
2. Lo que causa la miastenia gravis es la producción anormal de anticuerpos que se unen a los receptores de acetilcolina en las células musculares y con el tiempo destruyen a los receptores. La enfermedad hace que los músculos se vuelvan flácidos, se debiliten o se paralicen. Los medicamentos, como la neostigmina, que inhiben la acción de la acetilcolinesterasa (la enzima que degrada la acetilcolina) se utilizan para el tratamiento de la miastenia gravis. ¿En qué forma restaura la neostigmina la actividad muscular? ¿Consideras que la neostigmina podría restaurar la función muscular normal durante toda la vida?
3. El hecho de tomar eritropoyetina, una hormona que incrementa el número de glóbulos rojos, ¿beneficiaría en especial a los corredores de carreras cortas de alta velocidad, o a los atletas de resistencia? ¿Por qué? Explica tu respuesta en términos de las características de las fibras musculares de contracción rápida y de contracción lenta.

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Reproducción animal

Capítulo 41

▲ Gracias a la experiencia y al trabajo arduo de los biólogos de la reproducción, el rinoceronte de Sumatra Emi tuvo a su tercera cría, Harapan, en el Zoológico de Cincinnati.

Estudio de caso

Crianza de un rinoceronte

LOS RINOCERONTES SON ENORMES, a menudo agresivos, y aparentemente indestructibles. No obstante, tres de las cinco especies se encuentran en grave peligro de extinción. ¿Cómo es posible que estos animales estén en peligro de extinción? Su nombre —rinocerontes o "cuerno en la nariz"— nos da una clave.

Algunas culturas dan gran valor a los cuernos de los rinocerontes. En Yemen, a los hombres jóvenes se les regala una daga ceremonial, la jambiyya, con el mango hecho de cuerno de rinoceronte. En China y otras culturas de Asia Oriental se cree que el cuerno de rinoceronte en polvo reduce la fiebre y cura el reumatismo, la gota y muchos otros trastornos. (Contrario a la creencia popular, pocas personas utilizan el cuerno de rinoceronte como afrodisíaco.) Como los rinocerontes son muy raros (la población de las cinco especies en conjunto es probablemente inferior a 20 mil individuos), el cuerno de rinoceronte es costoso. El precio en el mercado negro es de alrededor de dos mil dólares por cuerno de rinoceronte africano y de 14 mil dólares por cuerno de rinoceronte asiático. Tanto en el África subsahariana como en el sureste asiático, un cazador furtivo puede ganar mucho más dinero vendiendo un solo cuerno de lo que la mayoría de las personas ganan durante un año en un trabajo regular.

Los rinocerontes de Sumatra se encuentran en grave peligro de extinción, con una población por debajo de los 300. Por tanto, se ha hecho un esfuerzo por criar rinocerontes de Sumatra en cautiverio, tanto para preservarlos de la extinción como para reintroducirlos en su hábitat salvaje si las condiciones lo permiten.

Parece fácil, ¿no es así? Colocar a un macho y a una hembra en el mismo corral y dejar que la naturaleza cumpla su función. Por desgracia, a menudo esto no funciona, sobre todo con animales solitarios grandes y agresivos como los rinocerontes. Fueron necesarios muchos años de esfuerzo por parte del fisiólogo de la reproducción Terri Roth en el Cincinnati Zoo's Center for Conservation and Research of Endangered Wildlife (Centro para la Conservación y la Investigación de la Vida Salvaje en Peligro de Extinción del Zoológico de Cincinnati) para tener éxito en la crianza de rinocerontes de Sumatra.

La Lista Roja de 2008 publicada por la International Union for Conservation of Nature (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) incluye 187 mamíferos más en peligro crítico de extinción, entre los que se incluyen gacelas, tigres, murciélagos, marsopas y monos. Es probable que algunos de ellos sólo puedan salvarse mediante la crianza en cautiverio, la inseminación artificial o la fecundación *in vitro*. Hasta el momento, los programas de crianza en cautiverio han evitado la extinción del venado de Pere David, el caballo de Przewalski (que se reintrodujo a la vida salvaje en Mongolia) y los hurones (que también fueron liberados a su hábitat salvaje en Wyoming).

Piensa en los rinocerontes de Sumatra y otros mamíferos en peligro de extinción mientras estudias la reproducción. ¿Cómo los machos y las hembras identifican que son pertenecientes a la misma especie, que tienen distintos géneros y que están listos para aparearse? ¿Por qué los animales terrestres tienen una fecundación interna? ¿Cómo se producen los espermatozoides y los óvulos, y cómo ocurre la fecundación?

De un vistazo

Estudio de caso Crianza de un rinoceronte

41.1 ¿Cómo se reproducen los animales?

En la reproducción asexual, un organismo se reproduce solo

La reproducción sexual requiere de la unión del espermatozoide y el óvulo

41.2 ¿Cuáles son las estructuras y las funciones del aparato reproductor de los seres humanos?

La capacidad para reproducirse empieza en la pubertad

Estudio de caso continuación Crianza de un rinoceronte

El aparato reproductor masculino incluye los testículos y las estructuras auxiliares

El aparato reproductor femenino incluye los ovarios y las estructuras auxiliares

Las interacciones hormonales controlan el ciclo menstrual

Estudio de caso continuación Crianza de un rinoceronte

Durante la copulación, los espermatozoides son depositados en la vagina

Guardián de la salud Infecciones de transmisión sexual

Durante la fecundación, los núcleos del espermatozoide y del óvulo se fusionan

41.3 ¿De qué manera la gente puede limitar la fecundidad?

La esterilización ofrece una anticoncepción permanente

Guardián de la salud Reproducción de alta tecnología

Los métodos temporales para el control de la natalidad son fácilmente reversibles

Estudio de caso otro vistazo Crianza de un rinoceronte

41.1 ¿CÓMO SE REPRODUCEN LOS ANIMALES?

Los animales se reproducen ya sea sexual o asexualmente. En la **reproducción asexual**, un solo organismo produce descendientes, por lo general a través de divisiones repetidas de las células mitóticas en alguna parte de su cuerpo. Por tanto, los descendientes son genéticamente idénticos a la madre. En la **reproducción sexual**, los órganos llamados **gónadas** producen espermatozoides u óvulos haploides a través de la división celular meiótica. Un espermatozoide y un óvulo, casi siempre de padres diferentes, se fusionan para producir un cigoto fecundado diploide, que luego lleva a cabo numerosas divisiones celulares mitóticas para producir un descendiente. Como el descendiente recibe los genes de ambos padres, no es genéticamente idéntico a ninguno de ellos.

En la reproducción asexual, un organismo se reproduce solo

La reproducción asexual es eficiente en lo que respecta a esfuerzo (no es necesario buscar parejas, cortejar individuos del sexo opuesto ni luchar contra los rivales), materiales (no se desperdician gametos) y genes (la cría tiene todos los genes de su madre). Probablemente, la eficiencia ha sido la fuerza motriz detrás de la evolución de una variedad de métodos de reproducción asexual.

La gemación produce una versión en miniatura del adulto

Muchas esponjas y cnidarios se reproducen mediante **gemación**. Una versión en miniatura del adulto, una yema, crece directamente en el cuerpo del adulto (FIGURA 41-1). Cuando crece lo suficiente, la yema se desprende y se vuelve independiente.

La fisión seguida por la regeneración puede producir un nuevo individuo

Muchos animales tienen la capacidad de la **regeneración**, la habilidad de que vuelvan a crecer las partes del cuerpo perdidas. La regeneración forma parte de la reproducción en especies que se reproducen por **fisión**. Algunos anélidos, gusanos planos, corales, medusas y estrellas de mar se reproducen dividiéndose en dos o más piezas, cada una de las cuales regenera las partes faltantes de un cuerpo completo.

▲ **FIGURA 41-1 Gemación** Los descendientes de algunos cnidarios, como estas anémonas, crecen como yemas o brotes que nacen del cuerpo de la madre. Cuando alcanzan un desarrollo suficiente, las yemas o brotes se separan e inician una existencia independiente.

PREGUNTA ¿Qué tipo de división celular da lugar a las células del cuerpo de la yema o brote?

Durante la partenogénesis, los huevos se desarrollan sin fecundación

Las hembras de algunas especies animales pueden reproducirse mediante un proceso conocido como **partenogénesis**, en el que los óvulos haploides se dividen por mitosis y se desarrollan sin ser fecundados para constituir adultos. En algunas especies, los descendientes producidos mediante partenogénesis son haploides. Por ejemplo, las abejas macho se desarrollan a partir de óvulos haploides sin fecundar y permanecen haploides; sus hermanas diploides se desarrollan a partir de óvulos fecundados. Algunos peces, anfibios y reptiles partenogenéticos producen descendientes diploides duplicando el número de cromosomas en los óvulos, ya sea antes o después de la meiosis. En la mayoría de las especies, todos los descendientes diploides resultantes son hembras. De hecho, algunas especies de peces y ciertas lagartijas, como la

▲ **FIGURA 41-2 La lagartija cola de látigo** Esta especie consiste en hembras que se reproducen partenogenéticamente; no existen los machos.

lagartija cola de látigo del suroeste de Estados Unidos y México (FIGURA 41-2), tienen poblaciones que consisten totalmente de hembras que se reproducen por partenogénesis. Otros animales, como algunos áfidos, pueden reproducirse ya sea sexualmente o por partenogénesis, dependiendo de factores ambientales como la estación del año y la disponibilidad de alimento (FIGURA 41-3).

La reproducción sexual requiere de la unión del espermatozoide y el óvulo

Nadie sabe a ciencia cierta por qué la reproducción sexual evolucionó ni por qué la selección natural la ha convertido, por mucho, en la forma de reproducción más común en los animales. Sin embargo, el sexo tiene un resultado importante: la recombinación genética que resulta de la reproducción sexual crea genotipos nuevos y, por tanto, fenotipos nuevos, que constituyen una fuente de variación importante sobre la cual puede actuar la selección natural.

En la mayoría de las especies animales, un organismo es macho o hembra, definido por el tipo de gameto que produce. La gónada femenina, conocida como **ovario**, produce **óvulos**, que son células haploides grandes, inmóviles, que contienen reservas alimentarias que nutren al **embrión**, el cual es un organismo en las primeras etapas de desarrollo antes del nacimiento o eclosión. La gónada masculina, llamada **testículo**, produce **espermatozoides** haploides, pequeños y móviles, que prácticamente no tienen citoplasma y por tanto tampoco reservas alimentarias. La **fecundación**, la fusión del núcleo del espermatozoide con el del óvulo, forma un **cigoto** diploide.

En algunos animales, como las lombrices de tierra y muchos caracoles, un solo individuo produce espermatozoides y óvulos. Estos individuos se llaman **hermafroditas**. La mayoría de los hermafroditas participan en actos sexuales, en los que dos organismos intercambian espermatozoides (FIGURA 41-4). Sin embargo, algunos hermafroditas pueden fecundar sus propios óvulos, si no hay una pareja disponible. Estos animales, entre los que se incluyen algunos tipos de caracoles y la solitaria, a menudo son relativamente inmóviles y pueden hallarse aislados de otros individuos de su especie. La autofecundación es una ventaja en estas circunstancias.

Para las especies con sexos separados y hermafroditas que no pueden autofecundarse, la reproducción exitosa requiere que el espermatozoide y el óvulo de distintos organismos se fusionen para la fecundación.

La fecundación externa ocurre fuera del cuerpo de los padres

En la **fecundación externa**, el núcleo del espermatozoide y el del óvulo se fusionan fuera del cuerpo de los padres. Por lo regular, los espermatozoides y los óvulos son liberados en el agua (proceso conocido como **desove**), y el espermatozoide nada hasta alcanzar el óvulo. Como los espermatozoides y los óvulos tienen una vida relativamente corta, los animales que desovan deben sincronizar sus comportamientos reproductores, tanto en tiempo (machos y hembras desovan al mismo tiempo) como en espacio (machos y hembras desovan en el mismo lugar). La sincronía se puede lograr a través de claves ambientales, señales químicas, comportamientos de cortejo o una combinación de dichos factores.

La mayoría de los animales que desovan dependen de las señales ambientales hasta cierto punto. Los cambios de estación

▲ **FIGURA 41-3 Un áfido da a luz** En primavera y principios del verano, cuando la comida es abundante, las hembras de los áfidos se reproducen partenogenéticamente; de hecho, ¡las hembras nacen embarazadas! En otoño se reproducen sexualmente, ya que las hembras se aparean con machos.

PREGUNTA ¿Por qué los áfidos cambian a la reproducción sexual en otoño?

▲ **FIGURA 41-4 Las lombrices de tierra hermafroditas intercambian espermatozoides**

▲ **FIGURA 41-5 Las señales ambientales pueden sincronizar el desove** En la Gran Barrera de Coral en Australia, miles de corales desovan al mismo tiempo, creando el efecto de una "nevada". En estos corales el desove está relacionado con las fases lunares.

a lo largo del día a menudo estimulan los cambios fisiológicos necesarios para la reproducción, lo que la limita a ciertas épocas del año. Sin embargo, se requiere una sincronía más precisa para coordinar la liberación de espermatozoides y óvulos. Por ejemplo, muchas especies de coral de la Gran Barrera de Coral en Australia sincronizan el desove con base en las fases de la Luna, liberando de manera simultánea espermatozoides y óvulos en el agua (**FIGURA 41-5**).

Algunos animales se comunican cuando están sexualmente disponibles enviando señales visuales, acústicas o químicas. A menudo, una hembra libera en el agua óvulos en forma simultánea a un compuesto químico conocido como *feromona sexual*. Los machos que se encuentran cerca la detectan y de inmediato liberan espermatozoides. En muchos animales, los espermatozoides también son atraídos por una sustancia química producida por los óvulos.

La sincronía del momento del desove en sí no garantiza una reproducción eficiente. En los animales en movimiento, tanto la sincronía temporal como espacial pueden asegurarse mediante comportamientos de apareamiento. Por ejemplo, la mayoría de los peces tienen alguna forma de ritual de cortejo en el que el macho y la hembra se acercan y liberan sus gametos en el mismo lugar y al mismo tiempo (**FIGURA 41-6**). Las ranas y los sapos asumen una postura de apareamiento característica conocida como amplexo (**FIGURA 41-7**). En aguas poco profundas cerca de las orillas de estanques y lagos, el macho monta a la hembra y comprime los costados de su abdomen. Esto la estimula a liberar óvulos, que el macho fecunda liberando espermatozoides sobre ellos.

La fecundación interna ocurre dentro del cuerpo de la hembra

Durante la **fecundación interna**, los espermatozoides son colocados dentro del aparato reproductor húmedo de la hembra,

▲ **FIGURA 41-6 Los rituales de cortejo sincronizan el desove** Durante el desove, los peces siameses macho y hembra realizan una danza de cortejo que culmina cuando ambos liberan gametos al mismo tiempo. El macho (con aletas largas) recolecta los óvulos fecundados en la boca y los escupe en el nido de burbujas visible arriba de los peces en cortejo. El macho cuida los huevos y a las nuevas crías en el nido hasta que pueden nadar y alimentarse por ellas mismas.

PREGUNTA Además de garantizar la liberación sincronizada de los gametos, ¿qué otras ventajas ofrecen los rituales de cortejo?

▲ **FIGURA 41-7 Apareamiento de los sapos dorados** El macho, que es más pequeño, comprime a la hembra y la estimula para que libere óvulos. Los sapos dorados vivían en los bosques nublados de Costa Rica, pero no se han visto desde 1989. Es probable que ya estén extintos.

donde el óvulo es fecundado. La fecundación interna es una adaptación importante a la vida terrestre porque los espermatozoides mueren en poco tiempo si se secan. Incluso en ambientes acuáticos, la fecundación interna puede aumentar las probabilidades de éxito, porque los espermatozoides y los óvulos están confinados a un espacio más pequeño en lugar de encontrarse dispersos en grandes volúmenes de agua.

Por lo general, la fecundación interna ocurre mediante la **copulación**, en la que el macho deposita espermatozoides de manera directa en el aparato reproductor femenino (**FIGURA 41-8**). En una variación de la fecundación interna, los machos de algunas especies guardan sus espermatozoides en una cápsula conocida como **espermatóforo** (que en griego significa "transportador de espermatozoides"). Por ejemplo, algunos alacranes, grillos y salamandras no copulan; el macho simplemente deja caer un espermatóforo en el suelo y, si una hembra lo encuentra,

▲ **FIGURA 41-8 La fecundación interna permite la reproducción terrestre** Estas catarinas se aparean en una hoja de césped.

se fecunda a sí misma insertándolo en su cavidad reproductora, donde los espermatozoides son liberados.

En la mayoría de los animales, ni los espermatozoides ni los óvulos viven durante mucho tiempo. Por tanto, la fecundación interna exitosa requiere que la **ovulación** (la liberación de un óvulo maduro del ovario de la hembra) ocurra poco antes o poco después de que el espermatozoide es depositado en el aparato reproductor femenino. Por ejemplo, la mayoría de los mamíferos copulan cuando la hembra indica que está preparada para aparearse, lo cual suele ocurrir casi al mismo tiempo que la ovulación. En algunos animales, como los conejos, el cortejo y el apareamiento estimulan la ovulación, de tal manera que casi está garantizado que se reúnan espermatozoides y óvulos nuevos y sanos. En contraste, algunos caracoles e insectos hembra tienen óvulos de vida muy corta, pero los machos producen espermatozoides que siguen siendo funcionales durante días, semanas o incluso meses. Después de la copulación, la hembra guarda los espermatozoides en un saco especial dentro de su cuerpo y los libera cada vez que produce óvulos.

41.2 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS Y LAS FUNCIONES DEL APARATO REPRODUCTOR EN LOS SERES HUMANOS?

Los seres humanos y otros mamíferos tienen sexos separados, copulan y fecundan sus óvulos internamente. Aunque la mayoría de los mamíferos se reproducen sólo durante ciertas estaciones del año, la reproducción humana no está limitada por las temporadas. Los hombres producen espermatozoides en forma más o menos continua, y las mujeres ovulan alrededor de una vez al mes.

La capacidad para reproducirse empieza en la pubertad

La madurez sexual en los seres humanos ocurre en la **pubertad**, una etapa del desarrollo que se caracteriza por un crecimiento rápido y la aparición de características sexuales secundarias en ambos sexos. Aunque por lo regular la pubertad comienza a principios de la adolescencia, en ocasiones puede empezar desde los ocho o hasta los 15 años de edad. En ambos sexos, la maduración del cerebro hace que el hipotálamo libere la **hormona liberadora de gonadotropina (GnRH)**, que estimula la hipófisis anterior para producir la **hormona luteinizante (LH)** y la **hormona folículo estimulante (FSH)**. Aunque la LH y la FSH deben su nombre a sus funciones en las mujeres, también son esenciales en los hombres.

Estas hormonas estimulan los testículos para que produzcan la hormona sexual masculina (**testosterona**), y los ovarios para que produzcan la hormona sexual femenina (**estrógeno**). En respuesta a los incrementos en la testosterona, los hombres desarrollan las características sexuales secundarias: el **pene** (que deposita los espermatozoides en la vagina de la mujer) y los testículos se agrandan; aparece el vello púbico, vello facial y vello en las axilas; la laringe se agranda (haciendo la voz más grave), y aumenta el desarrollo muscular. En respuesta al incremento de estrógeno (y otras hormonas que surgen en la pubertad), las mujeres desarrollan senos más grandes, caderas más anchas, vello púbico y vello en las axilas, y comienzan a menstruar. Los comportamientos de cortejo también aparecen en ambos sexos.

Estudio de caso continuación

Crianza de un rinoceronte

Los comportamientos de apareamiento varían en gran medida entre los animales. Los rinocerontes de Sumatra orinan, levantan la cola, vocalizan, y se golpean uno al otro en la cabeza y en los genitales con el hocico. En ocasiones, este cortejo se torna lo suficientemente violento para lastimar e incluso matar a uno o a ambos animales, sobre todo si la hembra se resiste a los acercamientos del macho y no puede escapar por el hecho de estar encerrados en un corral.

El aparato reproductor masculino incluye los testículos y las estructuras auxiliares

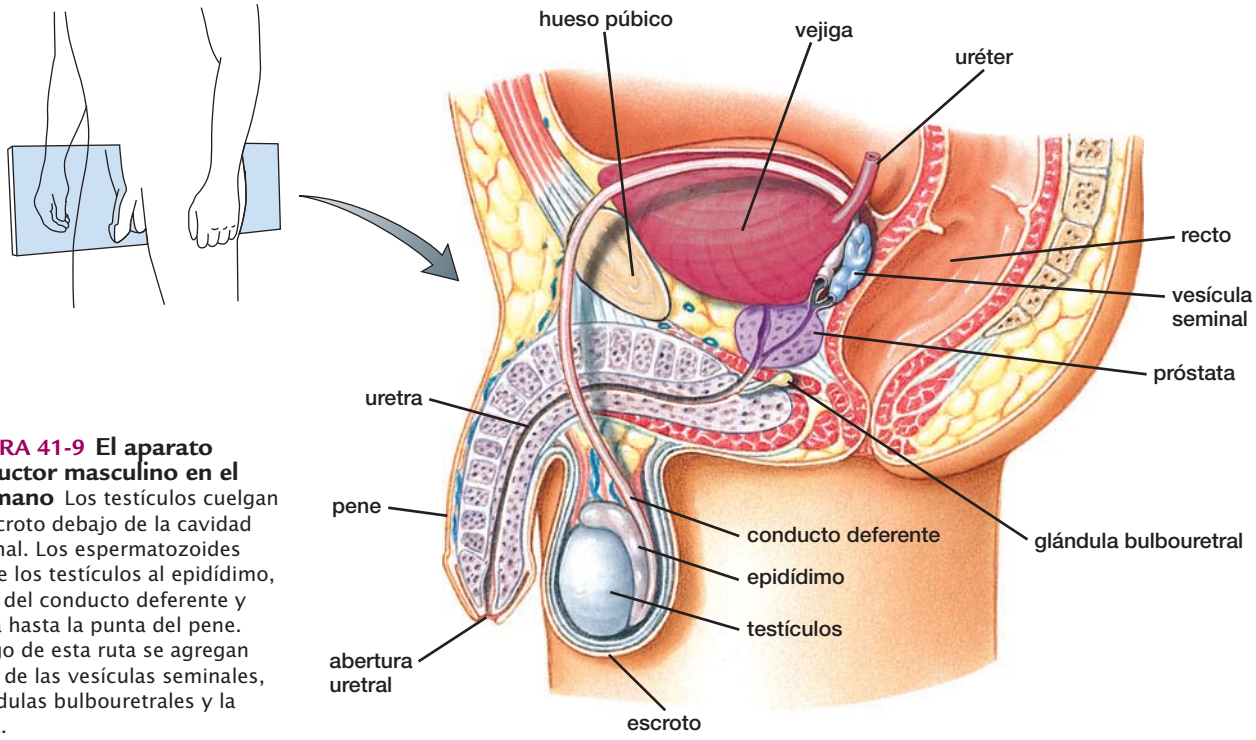
El aparato reproductor masculino consta de los testículos, que producen testosterona y espermatozoides, glándulas que secretan sustancias que activan y nutren el esperma, y conductos que guardan los espermatozoides y los conducen hasta el aparato reproductor femenino (FIGURA 41-9 y Tabla 41.1).

Los espermatozoides se producen en los testículos

Los testículos se localizan en el **escroto**, un saco que cuelga en el exterior de la cavidad corporal principal. Esta ubicación mantiene a los testículos entre 0.5 y 3 °C más fríos que el centro del cuerpo, dependiendo de si el hombre se encuentra de pie (más fríos) o

Tabla 41-1 El aparato reproductor del hombre

Estructura	Función
Testículos (gónadas masculinas)	Produce espermatozoides y testosterona
Epidídimo y conducto deferente (conductos)	Guardan los espermatozoides; los conducen de los testículos a la uretra
Uretra (conducto)	Conduce el semen desde el conducto deferente y la orina desde la vejiga hasta la punta del pene
Pene	Deposita los espermatozoides en el aparato reproductor femenino
Vesículas seminales (glándulas)	Secretan líquido en el semen
Próstata	Secreta líquidos en el semen
Glándulas bulbouretrales	Secretan líquido en el semen

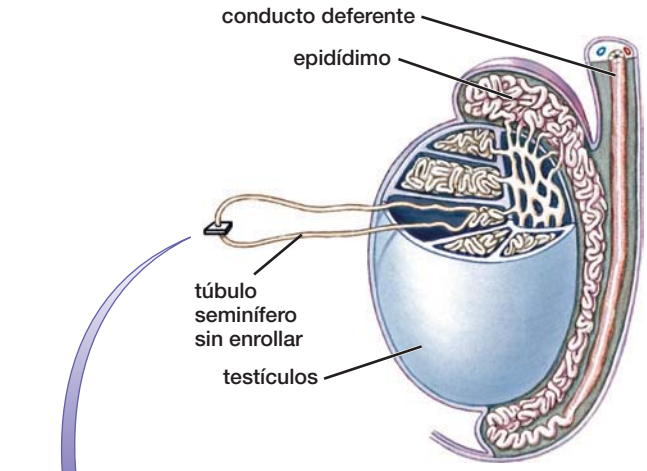


▶ **FIGURA 41-9 El aparato reproductor masculino en el ser humano** Los testículos cuelgan en el escroto debajo de la cavidad abdominal. Los espermatozoides pasan de los testículos al epidídimo, a través del conducto deferente y la uretra hasta la punta del pene. A lo largo de esta ruta se agregan líquidos de las vesículas seminales, las glándulas bulbouretrales y la próstata.

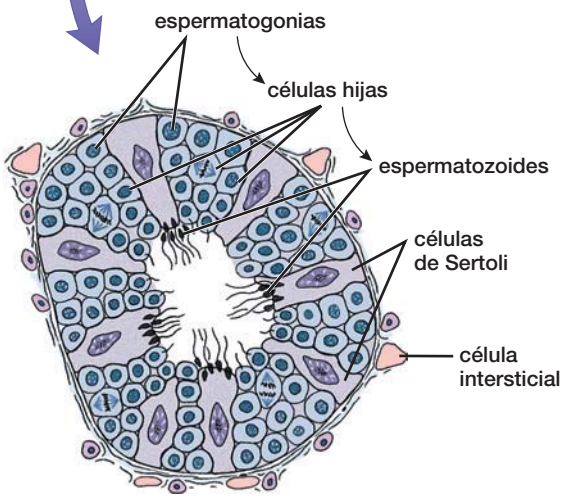
sentado (más calientes) y el tipo de ropa que use. Las temperaturas más bajas promueven el desarrollo de espermatozoides. Los **túbulos seminíferos** huecos y enrollados, en los que se producen los espermatozoides, casi llenan los testículos (FIGURA 41-10a). Las **células intersticiales**, que sintetizan la testosterona, se localizan en los espacios entre los túbulos (FIGURA 41-10b).

Justo en el interior de la pared de cada túbulo seminífero se encuentran las células conocidas como **espermatogonias**, que producen los espermatozoides, así como unas células mucho más grandes, las **células de Sertoli**, que nutren a los espermatozoides en desarrollo y regulan su crecimiento (*véase* la figura 41-10b). Las espermatogonias son células diploides que llevan a cabo una división celular mitótica, formando dos tipos de células hijas (FIGURA 41-11). Una célula hija sigue siendo una espermatogonia, asegurando el suministro continuo durante toda la vida del hombre. La otra célula hija se hace cargo de la **espermatogénesis**, el proceso de desarrollo que produce espermatozoides haploides.

La espermatogénesis empieza cuando la célula hija encargada de este proceso se diferencia en un **espermatocito primario**, una célula diploide grande que lleva a cabo la división celular meiótica (descrita en las páginas 162 a 166). Al término de la meiosis I, cada espermatocito primario da lugar a dos **espermatocitos secundarios** haploides, cada uno de los cuales pasa por una meiosis II, produciendo dos **espermátidas**. De esta manera, cada espermatocito primario genera un total de cuatro espermátidas. Las espermátidas se diferencian en los espermatozoides sin otra división celular. Las espermatogonias, los espermatocitos y las espermátidas se

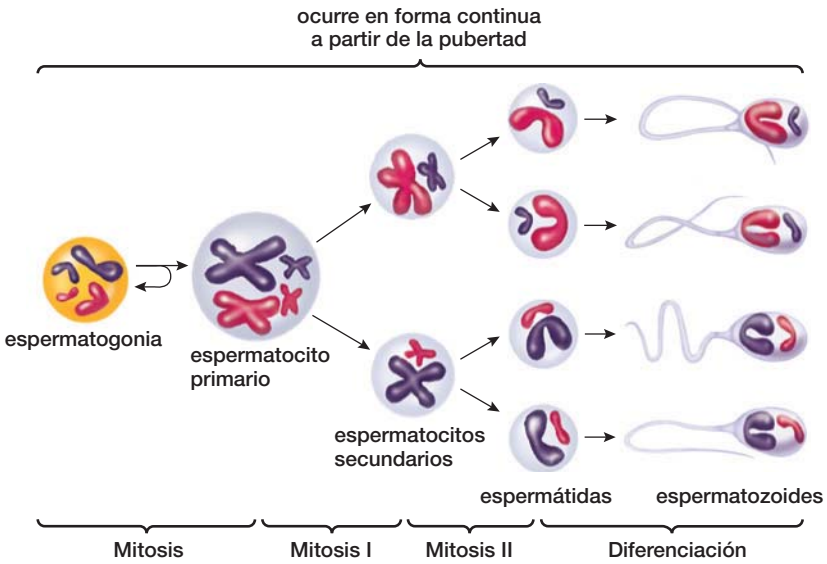


(a) Corte a través de los testículos



(b) Corte transversal de un túbulo seminífero

▶ **FIGURA 41-10 La anatomía de los testículos** **(a)** Corte de los testículos que muestra los túbulos seminíferos, el epidídimo y el conducto deferente. **(b)** Las paredes de los túbulos seminíferos están revestidas con células de Sertoli y espermatogonias. Al dividirse las espermatogonias, las células hijas se mueven hacia dentro. Los espermatozoides maduros son liberados en la cavidad central, que es continua con el interior del epidídimo. Las células intersticiales producen testosterona.



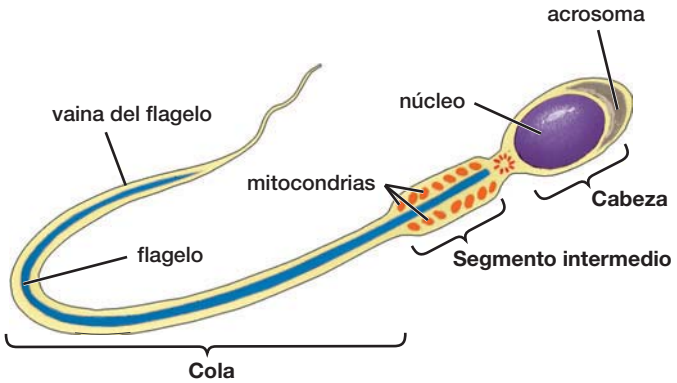
▶ **FIGURA 41-11 Espermatogénesis** Una espermatogonia se divide mediante una división celular mitótica; una de sus dos células hijas sigue siendo una espermatogonia (flecha curva), mientras que la otra se agranda y se convierte en un espermatocito primario (flecha recta), que se encarga de la división celular meiótica seguida por la diferenciación, produciendo un espermatozoide haploide. En la figura sólo se muestran cuatro cromosomas con el fin de que se observen con claridad, pero en los seres humanos el número diploide es 46 y haploide es 23.

encuentran envueltas en pliegues de las células de Sertoli. Durante la esparmatogénesis, los espermatozoides en desarrollo migran hacia la cavidad central del túbulo seminífero en el cual los espermatozoides maduros son liberados (*véase* la figura 41-10b).

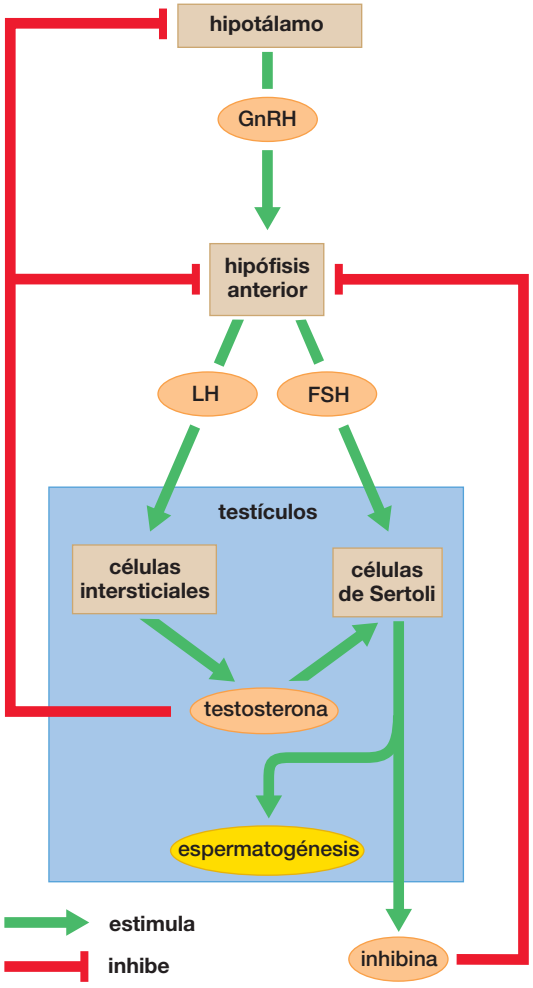
Un espermatozoide humano (**FIGURA 41-12**) es diferente a cualquier otra célula del cuerpo. La mayor parte del citoplasma desaparece, de modo que el núcleo haploide casi llena la cabeza del espermatozoide. Arriba del núcleo se encuentra un lisosoma especializado llamado **acrosoma**. Éste contiene enzimas que disuelven las capas protectoras alrededor del óvulo, permitiendo que el espermatozoide entre en éste y lo fecunde. Detrás de la cabeza se encuentra el segmento intermedio, rodeado de mitocondrias. Éstas proporcionan la energía necesaria para mover la cola, que en realidad es un flagelo largo. Los movimientos en forma de látigo de la cola impulsan al espermatozoide a través del aparato reproductor femenino.

Las hormonas de la hipófisis anterior y los testículos regulan la espermatogénesis

La espermatogénesis empieza en la pubertad, cuando el hipotálamo libera GnRH que estimula la hipófisis anterior para que pro-



▲ **FIGURA 41-12 Espermatozoide humano** Un espermatozoide maduro es una célula equipada sólo con lo esencial: un núcleo haploide, un acrosoma (que contiene enzimas que digieren las barreras que rodean al óvulo), mitocondrias para la producción de energía y una cola (un flagelo largo) para la locomoción.



▲ **FIGURA 41-13 Control hormonal de la espermatogénesis** Las interacciones de retroalimentación negativa entre el hipotálamo, la hipófisis anterior y los testículos mantienen la concentración de testosterona y la producción de espermatozoides en niveles casi constantes.

PREGUNTA ¿Por qué las inyecciones de testosterona suprimen la producción de espermatozoides?

duzca LH y FSH. La LH estimula las células intersticiales de los testículos para que produzcan testosterona (FIGURA 41-13). En combinación con la FSH, la testosterona estimula las células de Sertoli y promueve la espermatogénesis.

La función testicular es regulada por retroalimentación negativa. La testosterona inhibe la liberación de GnRH, LH y FSH, lo que limita aún más la producción de testosterona y el desarrollo de espermatozoides. Al ser estimuladas con la FSH y la testosterona, las células de Sertoli secretan una hormona llamada inhibina, que inhibe la producción de FSH por parte de la hipófisis anterior. Este proceso complejo de retroalimentación mantiene niveles relativamente constantes de testosterona y producción de espermatozoides.

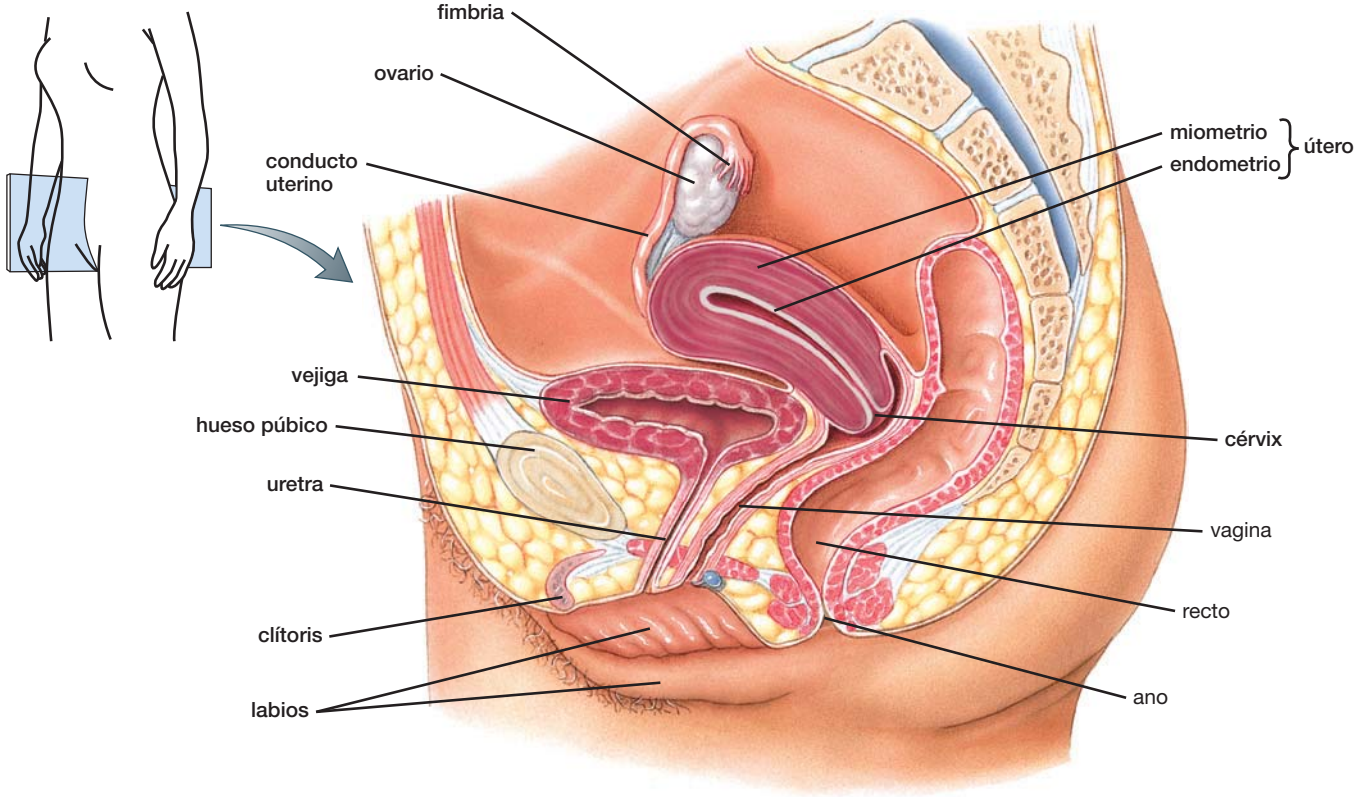
Las estructuras auxiliares producen semen y conducen a los espermatozoides al exterior del cuerpo

Los túbulos seminíferos se unen para formar el **epidídimo**, un conducto plegado, continuo y largo (*véanse* las figuras 41-9 y 41-10a). El epidídimo llega hasta el **conducto deferente**, tubo que transporta a los espermatozoides fuera del escroto. La mayor parte de los casi 100 millones de espermatozoides producidos por un hombre al día son almacenados en el conducto deferente y el epidídimo. El conducto deferente se une a la **uretra**, que conduce la orina fuera del cuerpo durante la micción y a los espermatozoides durante la eyaculación.

El líquido, llamado **semen**, es eyaculado del pene y consiste en alrededor de 5% de espermatozoides, mezclados con secreciones de tres tipos de glándulas que se vacían en el conducto deferente o la uretra: las vesículas seminales, la glándula prostática y las glándulas bulbouretrales (*véase* la figura 41-9 y la tabla 41-1). El líquido producido por las **vesículas seminales** comprende alrededor de 60% del semen. Este líquido es rico en fructosa, un monosacárido que proporciona energía para los espermatozoides. El pH ligeramente alcalino del líquido protege a los espermatozoides de la acidez de la orina restante en la uretra del hombre y de las secreciones ácidas en la vagina de la mujer. Asimismo contiene prostaglandinas (*véase* la página 715), que estimulan las contracciones uterinas que ayudan a transportar los espermatozoides hasta el aparato reproductor femenino. La **glándula prostática** (conocida sólo como próstata) produce una secreción alcalina rica en nutrimentos que comprende aproximadamente 30% del volumen del semen. El líquido de la próstata incluye enzimas que aumentan la fluidez del semen después de que éste es liberado en la vagina, permitiendo que los espermatozoides naden con mayor libertad. Las **glándulas bulbouretrales** secretan una pequeña cantidad de moco alcalino en la uretra, neutralizando los rastros de orina ácida.

El aparato reproductor femenino incluye los ovarios y las estructuras auxiliares

El aparato reproductor femenino está contenido casi en su totalidad dentro de la cavidad abdominal (FIGURA 41-14 y Tabla 41-2). Está conformado por los ovarios y las estructuras que reciben a los espermatozoides, los conducen hasta el óvulo y nutren al embrión en desarrollo.



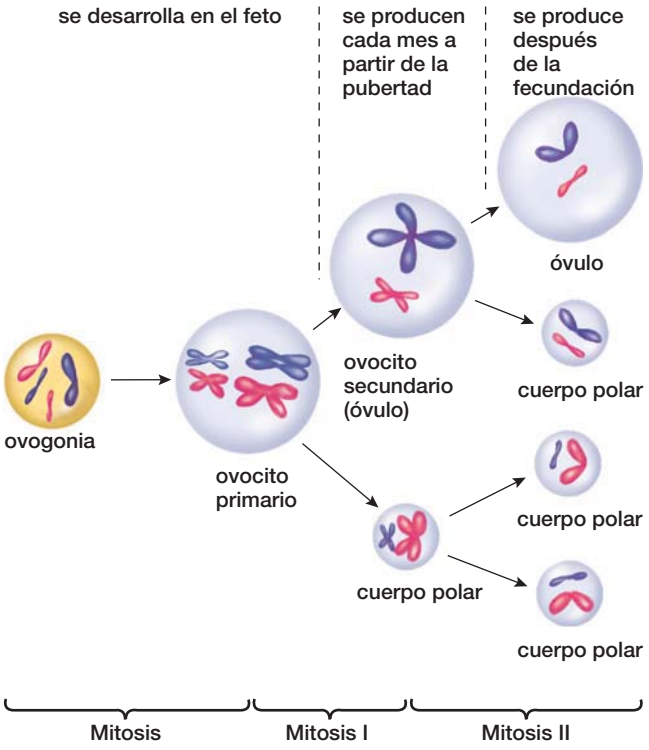
▲ FIGURA 41-14 **El aparato reproductor femenino en los seres humanos** Los óvulos se producen en los ovarios y entran en el conducto uterino. Por lo regular, los espermatozoides y el óvulo se encuentran en el conducto uterino, donde ocurre la fecundación e inicia el desarrollo. El nuevo embrión se une al recubrimiento del útero, donde continúa el desarrollo. La vagina recibe los espermatozoides y sirve como canal de parto.

Tabla 41-2 El aparato reproductor de la mujer

Estructura	Función
Ovario (gónada femenina)	Produce óvulos, estrógeno y progesterona
Fimbrias (en la apertura del conducto urinario)	Portan los cilios que llevan el óvulo hacia el interior de las trompas
Conducto urinario	Conduce al óvulo hacia el útero; lugar de la fecundación
Útero	Cámara muscular donde el embrión se desarrolla
Cérvix	Casi cierra el extremo externo del útero
Vagina	Receptáculo del semen; canal del parto

La producción de óvulos en los ovarios empieza antes del nacimiento

La **ovogénesis**, que es la formación de óvulos, inicia durante el desarrollo de los ovarios en el embrión femenino (FIGURA 41-15). La ovogénesis se inicia con la formación de las células diploides llamadas **ovogonias**, desde la sexta semana del desarrollo embrionario. A partir de la novena semana y hasta la vigésima semana, las ovogonias se agrandan y se diferencian, convirtiéndose en **ovocitos primarios**. Aproximadamente en la semana 20, todos los ovocitos primarios comienzan una división celular meiótica, pero ésta se detiene durante la profase de la meiosis I. Ninguno de los ovocitos primarios reanudará la división celular meiótica hasta la pubertad, quizá entre los 11 y 14 años.



▲ **FIGURA 41-15 Ovogénesis** Una ovogonia se agranda para formar un ovocito primario. En la meiosis I, casi todo el citoplasma se incluye en una célula hija, el ovocito secundario. La otra célula hija es un pequeño cuerpo polar que contiene cromosomas, pero poco citoplasma. En la meiosis II, casi todo el citoplasma del ovocito secundario se incluye en el óvulo, y un segundo cuerpo polar pequeño descarta los cromosomas "extras" restantes. Es probable que el primer cuerpo polar sufra también la segunda división meiótica. Con el tiempo, los cuerpos polares se degeneran. En los seres humanos, la meiosis II no ocurre a menos que un espermatozoide penetre el óvulo.

Por tanto, una mujer nace con la reserva de ovocitos primarios para toda su vida (alrededor de 1 a 2 millones), y no genera ovocitos nuevos posteriormente. Muchos de ellos mueren cada día, pero alrededor de 400 mil permanecen en la pubertad. Esto es suficiente, pues sólo unos cuantos ovocitos reanudan la división celular meiótica durante cada mes del periodo reproductivo de la mujer, desde la pubertad, que se presenta alrededor de los 13 años de edad, hasta la menopausia, que se presenta alrededor de los 50 años de edad.

Alrededor de cada ovocito se encuentra una capa de células más pequeñas que nutren a la célula en desarrollo y además secretan hormonas sexuales femeninas. Juntos, el ovocito y estas células auxiliares, constituyen un **folículo** (FIGURA 41-16 ❶). Durante el ciclo menstrual, hormonas de la hipófisis estimulan el desarrollo de alrededor de una docena de folículos (FIGURA 41-16 ❷ y ❸). Las pequeñas células del folículo se dividen y aumentan en número, nutriendo al ovocito en desarrollo. En respuesta a las hormonas secretadas por la hipófisis anterior, también liberan estrógeno en el torrente sanguíneo. Usualmente, sólo un folículo madura por completo durante cada ciclo menstrual (el cual se estudia más adelante en este capítulo).

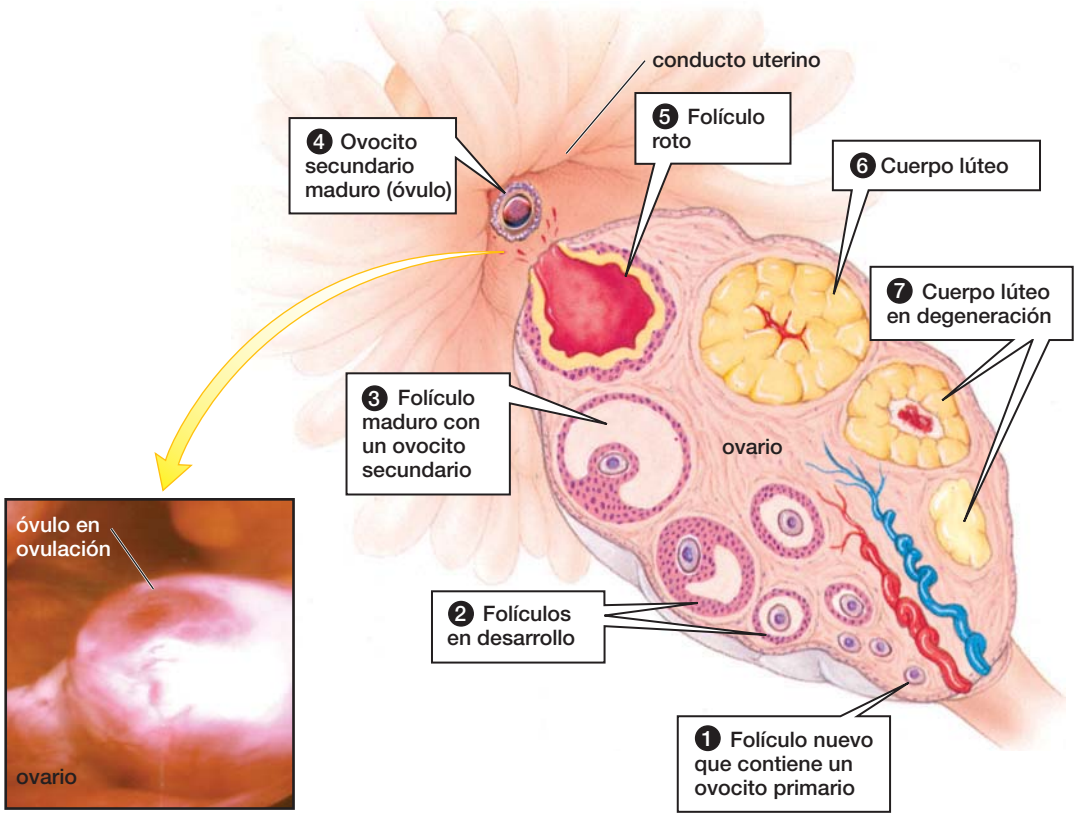
A medida que el folículo se desarrolla, su ovocito primario completa la meiosis I, dividiéndose en un solo **ovocito secundario** y un **cuerpo polar**, una pequeña célula que es poco más que un grupo de cromosomas desechados (*véase* la figura 41-15). La meiosis II no ocurre a menos de que el óvulo sea fecundado. Cuando el folículo madura, se vuelve más grande y se llena de líquido. La ovulación ocurre cuando el ovocito secundario se expulsa del folículo a través de la superficie del ovario. (FIGURA 41-16 ❹). Por conveniencia, se hará referencia al ovocito secundario ovulado como el óvulo.

Algunas de las células del folículo acompañan al óvulo, pero la mayoría permanece en el ovario (FIGURA 41-16 ❺), donde se agrandan, formando una glándula temporal conocida como **cuerpo lúteo** (FIGURA 41-16 ❻). El cuerpo lúteo secreta tanto estrógeno como una hormona secundaria llamada **progesterona**. Estas hormonas estimulan el desarrollo del recubrimiento uterino. Ambas hormonas desempeñan funciones cruciales en el control del ciclo menstrual, como se verá más adelante. Si la fecundación no ocurre, el cuerpo lúteo se desintegra en unos pocos días después (FIGURA 41-16 ❼).

Las estructuras auxiliares incluyen los conductos uterinos, el útero y la vagina

Cada ovario se sitúa dentro del extremo abierto de un **conducto uterino** (también llamado oviducto o trompa de Falopio), que está cubierto por "dedos" ciliados llamados fimbrias que casi rodean el ovario (*véase* la figura 41-14). Los cilios crean una corriente que arrastra al óvulo recién ovulado hacia el conducto uterino; ahí, puede encontrarse con los espermatozoides y ser fecundado. Los cilios que recubren el conducto uterino transportan al óvulo fecundado hacia la trompa de Falopio y al interior del **útero**.

La pared del útero tiene dos capas que corresponden a su doble función de nutrir al embrión en desarrollo y expulsar al bebé por el canal de parto al momento del nacimiento. El recubrimiento interior, o **endometrio**, es rico en vasos sanguíneos y



▲ **FIGURA 41-16 Desarrollo del folículo** Por conveniencia, este diagrama muestra todas las fases de desarrollo del folículo durante un ciclo menstrual completo, empezando por la esquina inferior derecha en el sentido de las manecillas del reloj. En un ovario real, no todas las etapas se presentan al mismo tiempo, y el folículo no se mueve alrededor del ovario a medida que se desarrolla.

glándulas que secretan carbohidratos, lípidos y proteínas. El endometrio formará la contribución materna para la **placenta**, la estructura que transfiere oxígeno, dióxido de carbono, nutrimentos y desechos entre la madre y el embrión, como se verá en el capítulo 42. La pared muscular externa del útero, llamada **miometrio**, se contrae durante el nacimiento, expulsando al bebé del útero.

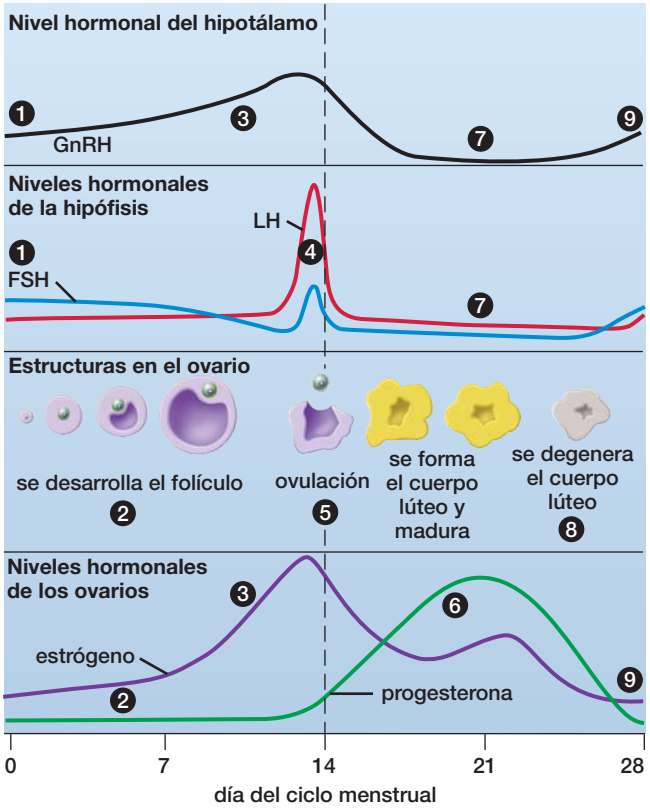
El extremo externo del útero se encuentra prácticamente cerrado por el **cérvix** (o cuello de la matriz), un anillo de tejido conectivo que rodea una abertura diminuta. El cérvix mantiene al bebé en desarrollo dentro del útero y luego se expande durante el trabajo de parto, permitiendo el paso del bebé. Más allá del cérvix se encuentra la **vagina**, que se abre al exterior. El recubrimiento vaginal es ácido, lo que reduce la probabilidad de infecciones. La vagina sirve tanto de receptáculo para el pene y los espermatozoides durante el coito, como canal de parto (*véase* la figura 41-14).

Los folículos en desarrollo secretan estrógeno, que estimula el endometrio para que se engrose y desarrolle una extensa red de vasos sanguíneos y glándulas. Después de la ovulación, el estrógeno y la progesterona liberados por el cuerpo lúteo estimulan aún más el endometrio. Por tanto, si un óvulo es fecundado, encuentra un ambiente rico donde crecer. No obstante, si el óvulo no es fecundado, el cuerpo lúteo se desintegra, bajan los niveles de estrógeno y progesterona y el endometrio crecido se desintegra también. El útero se contrae (en ocasiones, provocando cólicos menstruales) y exprime el exceso de tejido endometrial. Esto propicia un flujo de tejido y sangre llamado **menstruación** (del latín *mensis*, que significa "mes").

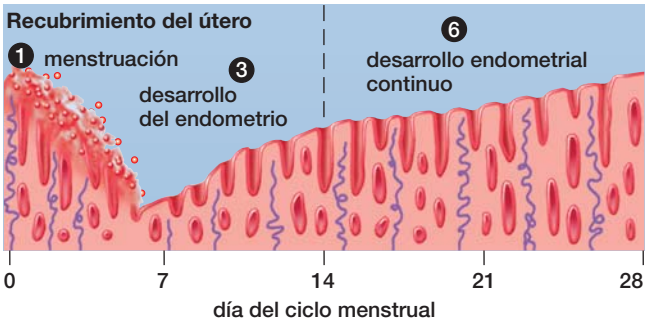
Las interacciones hormonales controlan el ciclo menstrual

El **ciclo menstrual** (FIGURA 41-17) consiste en realidad en dos ciclos: (1) el ciclo ovárico (FIGURA 41-17a), en el cual las interacciones de las hormonas producidas por el hipotálamo, la hipófisis anterior y los ovarios impulsan el desarrollo de folículos, la maduración de ovocitos y la conversión de las células del folículo después de la ovulación en el cuerpo lúteo; y (2) el ciclo uterino (FIGURA 41-17b), en el que el estrógeno y la progesterona producidos por los ovarios impulsan el desarrollo del endometrio del útero. En el ciclo menstrual "típico" de 28 días, el inicio de la menstruación se designa como el día 1, porque es observado con facilidad, aun cuando los eventos hormonales que impulsan el ciclo empiezan en realidad uno o dos días antes. Los números en las descripciones que siguen corresponden a los de la ilustración del ciclo ovárico en la figura 41-17a. El mismo número puede aparecer en varios paneles cuando la descripción aplica a varios casos o fenómenos.

1. El hipotálamo libera de manera espontánea GnRH (panel superior). La GnRH estimula la hipófisis anterior (segundo panel) para que libere FSH (línea azul) y LH (línea roja). En ese momento, el endometrio del útero sigue protegido (paso 1 en la figura 41-17b).
2. La FSH estimula el desarrollo de varios folículos dentro de cada ovario (tercer panel). Las pequeñas células del folículo que rodean al ovocito secretan una pequeña cantidad de



(a) Ciclo ovárico



(b) Ciclo uterino

▲ **FIGURA 41-17 Control hormonal del ciclo menstrual** El ciclo menstrual consiste en dos ciclos relacionados: **(a)** el ciclo ovárico y **(b)** el ciclo uterino. Estos ciclos son generados por las interacciones entre las hormonas del hipotálamo, la hipófisis anterior y los ovarios. Los números encerrados en un círculo se refieren a las interacciones descritas en el texto.

PREGUNTA La mayoría de las pastillas anticonceptivas contienen estrógeno y progesterona. ¿Por qué estas hormonas previenen el embarazo?

estrógeno (línea morada, cuarto panel). Bajo las influencias combinadas de FSH y LH provenientes de la hipófisis anterior y el estrógeno que se produce en los folículos, estos últimos crecen. El ovocito primario dentro de cada folículo se agranda, almacenando alimento y otras sustancias que serán utilizadas por el óvulo fecundado durante el inicio de su desarrollo. Por lo general, sólo un folículo completa su desarrollo cada mes.

❸ El folículo en maduración secreta cantidades cada vez mayores de estrógeno, el cual tiene tres efectos. Primero, promueve el desarrollo continuo del folículo y del ovocito primario dentro de éste (tercer panel). Segundo, estimula el crecimiento del endometrio (paso ❸ en la figura 41-17b). Tercero, el estrógeno estimula el hipotálamo para que libere más GnRH (panel superior).

❹ El aumento de GnRH estimula una oleada de LH alrededor del 13o. y el 14o. días del ciclo (segundo panel). El aumento de LH tiene tres consecuencias importantes. La primera es que dispara la reanudación de la meiosis I en el ovocito, produciendo el ovocito secundario y el primer cuerpo polar.

❺ La segunda consecuencia es que el incremento de LH provoca la ovulación, y la tercera es que transforma los remanentes del folículo en el cuerpo lúteo (ambas en el tercer panel).

❻ El cuerpo lúteo secreta tanto estrógeno (línea morada, cuarto panel) como progesterona (línea verde, cuarto panel), que estimulan aún más el crecimiento del endometrio (paso ❻ en la figura 41-17b).

❼ El estrógeno y la progesterona inhiben la producción de GnRH, reduciendo la liberación de FSH y LH, y previniendo así el desarrollo de más folículos.

❽ Si el óvulo no es fecundado, el cuerpo lúteo empieza a desintegrarse alrededor de 12 días después de la ovulación (tercer panel). Esto ocurre porque el cuerpo lúteo no puede sobrevivir sin la estimulación de la LH (o una hormona similar liberada por el embrión en desarrollo, que se describe a continuación). Como el estrógeno y la progesterona secretados por el cuerpo lúteo interrumpen la producción de LH, el cuerpo lúteo provoca en realidad su propia destrucción.

❾ Sin el cuerpo lúteo, los niveles de estrógeno y progesterona bajan al mínimo, y la mayor parte del endometrio del útero se desintegra. Su sangre y tejidos son desechados formando el flujo menstrual. Los niveles reducidos de estrógeno y progesterona ya no inhiben el hipotálamo, de modo que la liberación espontánea de GnRH se reanuda. La GnRH estimula la liberación de FSH y LH, lo que inicia el desarrollo de un nuevo grupo de folículos y reinicia el ciclo (de regreso al paso ❶ en los ciclos ovárico y uterino).

El ciclo menstrual incluye retroalimentación positiva y negativa

Las hormonas del ciclo menstrual están reguladas por retroalimentación positiva y negativa. Durante la primera mitad del ciclo, la FSH y la LH estimulan la producción de estrógeno por parte de

Estudio de caso continuación

Crianza de un rinoceronte

Los rinocerontes de Sumatra hembras son ovuladores inducidos. Es decir, sus óvulos se desarrollan como en la mayoría de los demás mamíferos, pero éstos no son liberados del ovario a menos que la vagina sea estimulada por la copulación. Esto hace que la glándula hipófisis de la hembra libere una explosión de LH, que dispara la ovulación.

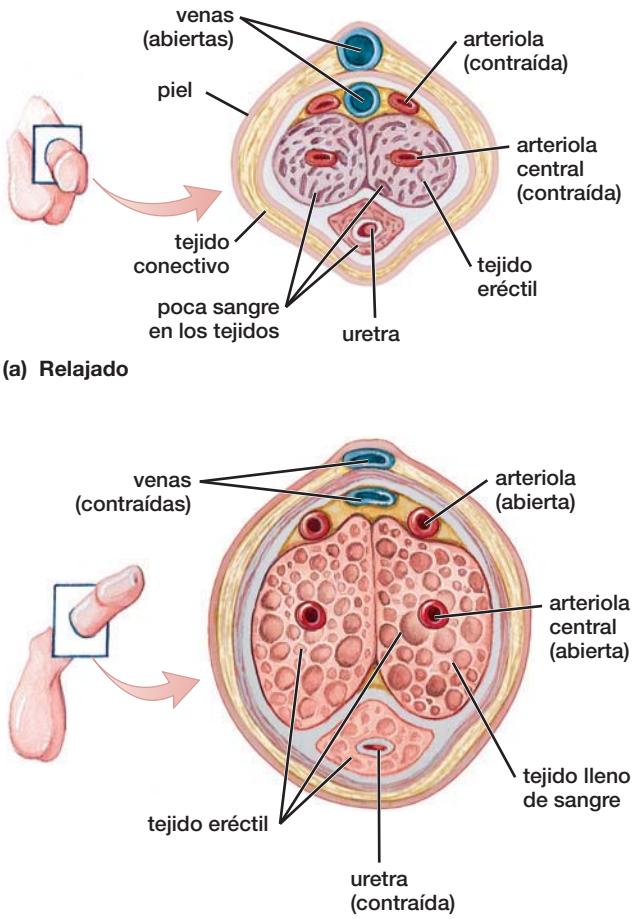
los folículos. Así, los altos niveles de estrógeno estimulan el incremento en la liberación de FSH y LH a mitad del ciclo. Esta retroalimentación positiva temprana provoca que las concentraciones de hormonas alcancen niveles altos. Durante la segunda mitad del ciclo, domina la retroalimentación negativa. El estrógeno y la progesterona del cuerpo lúteo inhiben la liberación de GnRH, FSH y LH. Sin LH para mantenerlo vivo, el cuerpo lúteo se muere, lo que interrumpe la producción de progesterona y reduce en gran medida la producción de estrógeno.

El embrión sostiene su propio embarazo

Si ocurre la fecundación, el embrión evita la retroalimentación negativa que, de lo contrario, finalizaría el ciclo menstrual. Poco antes de que el conjunto de células formada por el óvulo fecundado en división se implante en el endometrio, secreta una hormona parecida a la LH llamada **gonadotropina coriónica (CG)**. Esta hormona viaja en la corriente sanguínea hasta el ovario, donde mantiene vivo el cuerpo lúteo. Éste sigue secretando estrógeno y progesterona durante algunos meses. Estas hormonas continúan con la estimulación del desarrollo del endometrio, la nutrición al embrión y el mantenimiento del embarazo. Una pequeña cantidad de CG es secretada en la orina de la madre, donde es posible detectarla para confirmar el embarazo.

Durante la copulación, los espermatozoides son depositados en la vagina

La función del hombre en la copulación empieza con la erección del pene. Antes de ello, el pene está relajado (flácido), porque los músculos lisos que rodean las arteriolas que lo abastecen se encuentran contraídas en forma crónica, permitiendo que muy poca sangre fluya al pene (**FIGURA 41-18a**). Bajo una estimulación psicológica y física, el sistema nervioso libera un gas, conocido como óxido nítrico, en los músculos de las arteriolas. El óxido nítrico activa una enzima que sintetiza guanosín monofosfato cíclico (GMP cíclico), un compuesto químico que está relacionado con el adenosín monofosfato cíclico AMPc (*véase* la página 51 y las páginas 716-717). El GMP cíclico es un segundo mensajero intracelular que hace que los músculos lisos se relajen. Por tanto, las arteriolas se dilatan y la sangre fluye hacia los espacios en los tejidos dentro del pene. Al hincharse estos tejidos, exprimen las venas que drenan el pene (**FIGURA 41-18b**). La presión sanguínea aumenta, provocando una erección. Una vez que el pene es insertado en la vagina, los movimientos estimulan aún más los receptores táctiles en el pene y disparan la eyaculación. Los músculos que rodean el epidídimo, el conducto deferente y la uretra se contraen, y obliga a que el semen salga a través del pene hacia la vagina. Una eyaculación típica consiste en alrededor de 2 a 5 mililitros de semen que contienen aproximadamente de 100 a 400 millones de espermatozoides.



▲ **FIGURA 41-18 Los cambios en el flujo de sangre en el pene provocan la erección** **(a)** Los músculos lisos que rodean las arteriolas que llevan hacia el pene casi siempre se encuentran contraídos, limitando el flujo de sangre. **(b)** Durante la excitación sexual, estos músculos se relajan y la sangre fluye hacia los espacios dentro del pene. El pene hinchado exprime las venas a través de las cuales la sangre sale del pene, aumentando su presión sanguínea y haciendo que se alargue y quede firme.

En la mujer, la excitación sexual provoca un incremento del flujo de sangre hacia la vagina, en un par de pliegues de tejido conocidas como **labios** y en el **clítoris**, una pequeña estructura justo al frente de la vagina (*véase* la figura 41-14). La estimulación por parte del pene puede dar como resultado un orgasmo, una serie de contracciones rítmicas de la vagina y el útero acompañadas por intensas sensaciones de placer. El orgasmo femenino no necesariamente tiene una función en la fecundación, pero las contracciones de la vagina y el útero probablemente ayudan a mover los espermatozoides hacia los conductos uterinos.

El contacto íntimo que comprende la copulación crea una situación ideal para transmitir organismos causantes de enfer-

¿Te has preguntado…

cómo funciona el Viagra®?

La concentración de GMP cíclico en las células del músculo liso está en función de la rapidez con la que éste se produce bajo la estimulación del óxido nítrico, y la rapidez con la que es destruido por una enzima dentro de las células. En los hombres con disfunción eréctil, el óxido nítrico sigue liberándose en el pene durante la excitación sexual. Sin embargo, no se produce suficiente GMP cíclico para relajar por completo los músculos de las arteriolas. Por tanto, es probable que no ocurra una erección o que no se mantenga por mucho tiempo. El Viagra® bloquea la enzima cíclica destructora del GMP, lo que permite que las concentraciones de GMP cíclico sean más altas durante un periodo más prolongado. Los niveles altos sostenidos de GMP cíclico provocan que los músculos de las arteriolas en el pene se relajen aún más, de modo que el pene se ponga erecto y permanezca así el tiempo suficiente para una copulación exitosa.

Guardián de la salud

Infecciones de transmisión sexual

Las **infecciones de transmisión sexual (ITS)** son provocadas por bacterias, virus, protistas o artrópodos que infectan los órganos sexuales y el aparato reproductor. Como su nombre lo dice, se transmiten sobre todo por contacto sexual.

Infecciones bacterianas

Los US Centers for Disease Control and Prevention (Centros para el Control y la Prevención de Enfermedades en Estados Unidos) estiman que hay alrededor de 700 mil casos nuevos de **gonorrea** cada año en ese país. Las bacterias de la gonorrea penetran en las membranas que recubren la uretra, el ano, el cérvix, el útero, los conductos uterinos y la garganta. Los hombres pueden experimentar dolor al orinar y secreción de pus del pene. Los síntomas en la mujer casi siempre son leves e incluyen una secreción vaginal y dolor al orinar. La gonorrea se puede tratar con antibióticos. Sin embargo, como muchos individuos infectados experimentan pocos o ningún síntoma, es probable que no busquen tratamiento y, por tanto, continúen infectando a sus parejas sexuales. La gonorrea puede dar lugar a la infertilidad al bloquear los conductos uterinos con tejido de cicatrices. Las bacterias atacan también los ojos de los recién nacidos de las madres infectadas. La gonorrea fue en una época la principal causa de ceguera en infantes. En la actualidad, a la mayoría de los recién nacidos se les administran gotas ópticas con antibiótico para matar a las bacterias.

La **sífilis** es relativamente rara; menos de 50 mil casos ocurren cada año en Estados Unidos. Las bacterias de la sífilis penetran en las membranas mucosas de los genitales, labios, ano y senos. La sífilis empieza con un ardor en el sitio de la infección. Si no se trata, las bacterias de la sífilis se extienden, dañando muchos órganos, incluidos piel, riñones, corazón y cerebro, en ocasiones con resultados fatales. La sífilis se cura fácilmente con antibióticos, pero muchas personas en las primeras etapas de la enfermedad presentan síntomas leves y no buscan tratamiento. La sífilis se puede transmitir al embrión durante el embarazo. Algunos bebés infectados nacen muertos o mueren poco después de nacer; otros sufren daños en piel, dientes, huesos, hígado y sistema nervioso central.

La **clamidia** es la ITS bacteriana más común, con alrededor de 2.8 millones de casos nuevos reportados en Estados Unidos cada año. La clamidia provoca la inflamación de la uretra en los hombres y de la uretra y el cérvix en las mujeres. En muchos casos, no se presentan síntomas obvios, de modo que la infección permanece sin tratamiento y se extiende. La bacteria de clamidia puede infectar y bloquear los conductos uterinos, dando como resultado la esterilidad. La infección por clamidia puede provocar inflamación en los ojos de los bebés nacidos de madres infectadas y es una causa importante de ceguera en los países en vías de desarrollo.

Infecciones virales

El **síndrome de inmunodeficiencia adquirida**, o **sida**, es provocado por el virus de la inmunodeficiencia humana (VIH; *véanse* las páginas 708 y 709). Se contagia por medio de la actividad sexual, la sangre y las agujas contaminadas, y de la madre al recién nacido. La sífilis aumenta la probabilidad de una infección con VIH de dos a cinco veces, porque por lo regular la sífilis causa irritaciones a través de las cuales el VIH entra en los genitales. No hay cura para el sida, pero las combinaciones de medicamentos pueden prolongar la vida en forma considerable.

El **herpes genital** es muy común; los CDC estiman que 20% de los adultos estadounidenses han tenido infecciones de herpes genital. Éste provoca dolorosas ámpulas en los genitales y la piel que los rodea, y se transmite cuando están presentes estas ámpulas. El virus del herpes continúa en el cuerpo, surgiendo en forma impredecible, posiblemente en respuesta al estrés. Los fármacos antivirales pueden reducir la severidad de los brotes. Una mujer embarazada con un caso activo de herpes genital puede transmitir el virus a su embrión en desarrollo; en algunos casos, esta enfermedad puede provocar una discapacidad mental o física o que el bebé nazca muerto. El herpes también se transmite a los bebés durante el nacimiento.

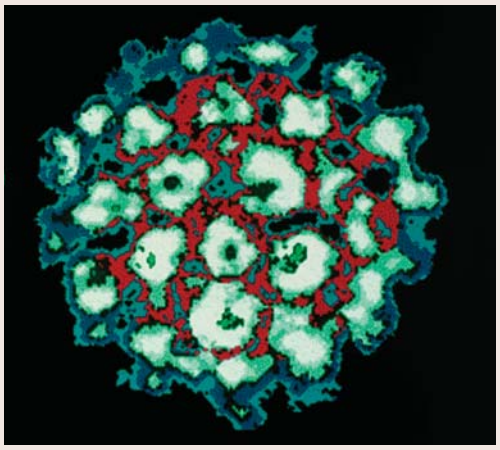
medades, como se describe en la sección "Guardián de la salud: Infecciones de transmisión sexual".

Durante la fecundación, los núcleos del espermatozoide y el óvulo se fusionan

Ni los espermatozoides ni los óvulos viven aislados por mucho tiempo. En condiciones ideales, los espermatozoides viven de 2 a 4 días (en raras ocasiones) dentro del aparato reproductor femenino, y un óvulo sin fecundar sigue siendo viable durante un día más o menos. Durante el coito, el pene libera espermatozoides en la vagina. Los espermatozoides se mueven a través del cérvix, en el útero y, por último, entran en los conductos uterinos. Si la copulación ocurre a uno o dos días de la ovulación, los espermatozoides pueden encontrarse con un óvulo en uno de los conductos uterinos.

Cuando sale del ovario, el óvulo está rodeado de células foliculares. Estas células, llamadas ahora **corona radiada**, forman una barrera entre los espermatozoides y el óvulo (**FIGURA 41-19a**). Una segunda barrera, la **zona pelúcida,** se encuentra entre la corona radiada y el óvulo. En el conducto uterino, cientos de espermatozoides llegan hasta el óvulo y rodean la corona radiada (**FIGURA 41-19b**). Cada espermatozoide libera enzimas de su acrosoma. Estas enzimas debilitan tanto la corona radiada como la zona pelúcida, permitiendo a los espermatozoides llegar al óvulo. Si no hay suficientes espermatozoides, no se libera la cantidad suficiente de enzima, y ninguno de los espermatozoides alcanzará el óvulo. Ésta puede ser la razón por la que la selección natural da lugar a la eyaculación de tantos espermatozoides. Quizá uno entre 100 mil es el que llega al conducto uterino, y uno de cada 20 de éstos llega al óvulo, de modo que centenares de los varios cientos de millones de espermatozoides eyaculados se unen para enfrentar las barreras alrededor del óvulo.

Cuando el primer espermatozoide finalmente entra en contacto con la superficie del óvulo, las membranas plasmáticas del óvulo y el espermatozoide se fusionan, y la cabeza del espermatozoide es jalada hacia el citoplasma del óvulo. Cuando el espermatozoide entra, provoca dos cambios críticos: el primero es que las vesículas cerca de la superficie del óvulo liberan compuestos químicos en la zona pelúcida que la refuerzan y evitan



(a) El virus del papiloma humano

(b) Piojo púbico

▲ **FIGURA E41-1 Agentes de infecciones de transmisión sexual** **(a)** El ADN de algunas cepas del virus de papiloma humano es insertado en los cromosomas de las células del cérvix. Las proteínas sintetizadas de las instrucciones en el ADN viral pueden promover una división celular no controlada, provocando cáncer. **(b)** El piojo púbico se conoce como "ladilla" debido a su forma y las pinzas diminutas en los extremos de las patas, que utilizan para colgarse al vello púbico.

El **virus del papiloma humano (VPH)** (FIGURA E41-1a) infecta a alrededor de 50% de los individuos sexualmente activos, incluyendo 80% de las mujeres, en algún momento de su vida. La mayoría no experimenta ningún síntoma y nunca saben que están infectados. El virus puede provocar verrugas en labios, vagina, cérvix o ano en las mujeres, y en pene, escroto, ingles o muslos en los hombres. Ciertas cepas del VPH provocan la mayor parte, o posiblemente todos, los casos de cáncer cervical, que mata a casi cuatro mil mujeres cada año en Estados Unidos. En 2006, la US Food and Drug Administration (Administración de Alimentos y Medicamentos de Estados Unidos) aprobó una vacuna contra las formas causantes de cáncer más comunes de VPH. Estas vacunas pueden prevenir la infección con el VPH, pero no curar aquellas existentes.

Infecciones de protistas y artrópodos

La **tricomoniasis** es provocada por un protista que coloniza las membranas mucosas que recubren el aparato urinario y los genitales tanto de hombres como de mujeres. Alrededor de 7.5 millones de estadounidenses contraen tricomoniasis cada año.Los síntomas pueden incluir comezón y sensación de quemazón y, en ocasiones, una secreción del pene o la vagina. Los protistas casi siempre se extienden mediante el acto sexual, pero también pueden adquirirse de ropa y artículos de baño contaminados. La tricomoniasis puede curarse con el fármaco metronidazol. Las infecciones prolongadas pueden causar esterilidad.

La **ladilla**, conocida también como *piojo púbico* (FIGURA E41-1b), es un insecto diminuto que vive y deja sus huevecillos en el vello púbico. Su boca está adaptada para penetrar en la piel y absorber la sangre y los líquidos corporales, proceso que causa una comezón severa. Las "ladillas" también pueden extender enfermedades infecciosas. Es posible matarlas con insecticidas como permetrina o piretrina.

(a) Un ovocito secundario ovulado

(b) Espermatozoides que rodean un ovocito

◀ **FIGURA 41-19 El ovocito secundario y la fecundación** **(a)** Un ovocito secundario humano (óvulo) poco después de la ovulación. Los espermatozoides deben digerir para abrirse camino a través de la corona radiada en la zona pelúcida a fin de llegar al ovocito. **(b)** Los espermatozoides rodean al ovocito, atacando la corona radiada y la zona pelúcida.

que entren otros espermatozoides. El segundo es que el óvulo sufre la meiosis II. La fecundación ocurre cuando los núcleos haploides del espermatozoide y el óvulo se fusionan, formando un núcleo diploide.

Algunos defectos en el sistema reproductor masculino o femenino pueden evitar la fecundación. Por ejemplo, el hecho de que el conducto uterino esté bloqueado puede evitar que los espermatozoides lleguen hasta el óvulo; asimismo, un hombre con bajo conteo de espermatozoides (menos de 20 millones por mililitro de semen) quizá no pueda embarazar a una mujer a través del coito debido a que son muy pocos los espermatozoides que llegan al óvulo. En la actualidad, muchas parejas que tienen problemas para concebir un hijo buscan ayuda a través de la inseminación artificial o la fecundación *in vitro* (*véase* el apartado "Guardián de la salud: Reproducción de alta tecnología").

41.3 ¿DE QUÉ MANERA LA GENTE PUEDE LIMITAR LA FECUNDIDAD?

Durante la mayor parte de la evolución del ser humano, la mortalidad infantil ha sido alta y la selección natural ha favorecido a la gente que ha engendrado suficientes niños para compensar este alto índice de mortalidad. Sin embargo, en la actualidad la mayoría de las personas no necesitan tener muchos hijos para asegurarse de que unos cuantos vivirán hasta la edad adulta. Aun así, conservamos impulsos reproductivos que tal vez sean más adecuados para una existencia más precaria. Como resultado de ello, cada semana llegan a nuestro planeta, cada vez más sobrepoblado, casi 1.5 millones de niños. Los índices de control de la natalidad se han convertido en una necesidad ambiental. A nivel individual, el control de la natalidad permite a las personas planificar su familia y disponer de las mejores oportunidades para sí mismas y para sus hijos.

Históricamente no ha sido fácil limitar la fertilidad. En el pasado, las mujeres de algunas culturas trataron técnicas tan extrañas como deglutir espuma del hocico de un camello o colocarse estiércol de cocodrilo en la vagina. Desde la década de 1970 se han desarrollado diversas técnicas efectivas para la **anticoncepción** (la prevención del embarazo). Todas las formas de control de la natalidad tienen posibles desventajas. La elección del método anticonceptivo debe realizarse siempre consultando a un profesional de la salud.

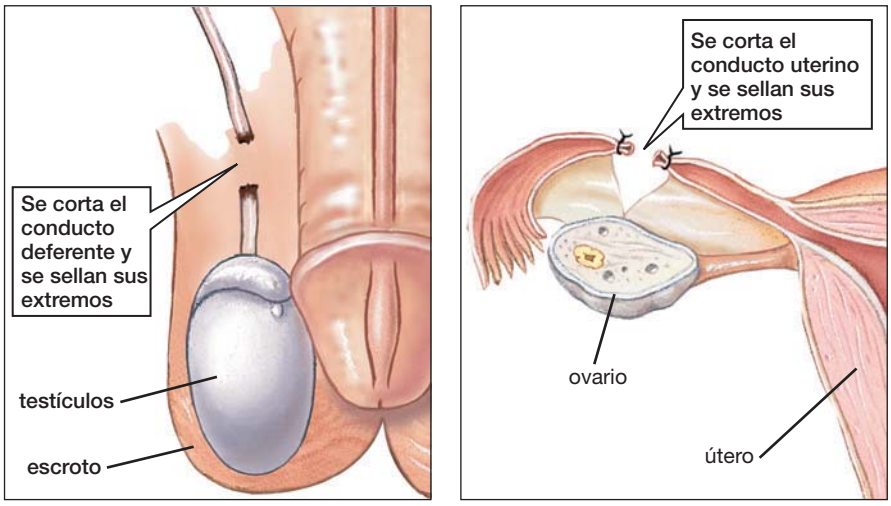
La esterilización ofrece una anticoncepción permanente

A largo plazo, el método más seguro y sencillo de anticoncepción es la **esterilización**, en la cual se interrumpen los conductos a través de los cuales deben viajar los espermatozoides o los óvulos (FIGURA 41-20). En el hombre, el conducto deferente que llega a cada testículo se corta, y los extremos se amarran, pinzan o sellan, en una operación conocida como *vasectomía*. Los espermatozoides siguen produciéndose, pero no pueden llegar al pene durante la eyaculación. La cirugía se lleva a cabo bajo el efecto de un anestésico local, en algunos casos no requiere de puntos, y no tiene ningún efecto conocido sobre la salud ni el desempeño sexual. Al no poder salir del epidídimo, los espermatozoides mueren ahí. Los glóbulos blancos fagocíticos y las células que constituyen el recubrimiento del epidídimo eliminan los desechos.

La operación ligeramente más compleja para ligar las trompas de Falopio deja a una mujer estéril al pinzar o cortar los conductos uterinos y amarrar o sellar los extremos. La ovulación sigue ocurriendo, pero los espermatozoides no pueden llegar hasta el óvulo, ni éste llega al útero. Una alternativa consiste en insertar estructuras diminutas como resortes en cada conducto uterino a través de la vagina y el útero. Este procedimiento no requiere incisiones, sino sólo anestesia local. La espiral provoca que el conducto uterino forme tejido de cicatriz que bloquea el paso tanto de los espermatozoides como de los óvulos.

Si una mujer o un hombre esterilizado desea revertir la operación, un cirujano puede tratar de reconectar los conductos uterinos o los conductos deferentes. Alrededor de 70 a 90% de las mujeres jóvenes puede embarazarse después de la reconexión de los conductos uterinos por parte de un cirujano hábil y con experiencia. Sin embargo, los índices de embarazos varían en gran medida de acuerdo con la edad de la mujer (las mujeres mayores tienen un índice de éxito más bajo) y con el método de ligadura original (se presentan índices de éxito más altos si los conductos uterinos fueron pinzados y no cortados o cauterizados).

Revertir una vasectomía es algo más difícil. Por lo general, los conductos deferentes se pueden volver a conectar, y los espermatozoides reaparecen en la eyaculación en 70 a 98% de los casos, dependiendo sobre todo de la habilidad del cirujano. Sin embargo, el índice de embarazos es mucho más bajo y va de 30 a 75%. Cuanto más prolongado sea el intervalo entre la vasectomía y la re-


Se corta el conducto deferente y se sellan sus extremos
testículos
escroto
Se corta el conducto uterino y se sellan sus extremos
ovario
útero

(a) Vasectomía (b) Ligadura de las trompas de Falopio

▶ **FIGURA 41-20 Esterilización**
(a) En una vasectomía, un cirujano corta los conductos deferentes y amarra, pinza o sella los extremos, con lo cual evita el paso de espermatozoides. **(b)** En una ligadura de trompas de Falopio, un cirujano pinza o corta el conducto uterino y amarra o sella los extremos, lo cual evita que los espermatozoides lleguen hasta el ovocito y que éste llegue al útero.

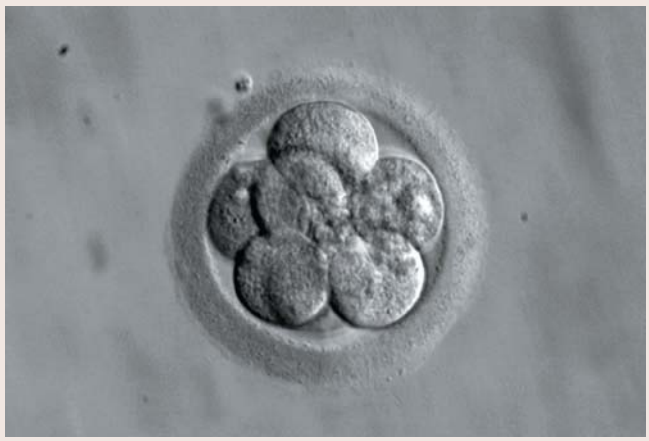
Guardián de la salud

Reproducción de alta tecnología

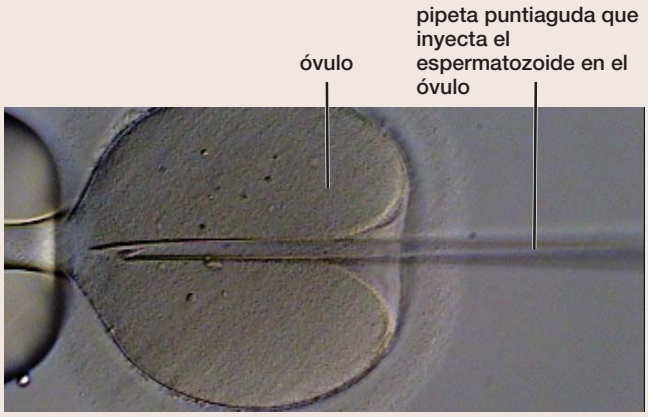
Un número sorprendentemente alto de parejas tienen problemas para concebir un hijo, pero la habilidad de manipular los procesos biológicos ha dado lugar a importantes avances en las tecnologías reproductivas asistidas. Para las mujeres que no ovulan de manera regular, las inyecciones de fármacos para la fecundidad (que provocan la liberación de FSH y LH adicionales) estimulan la ovulación. Sin embargo, los fármacos para la fecundidad a menudo propician la liberación de varios óvulos al mismo tiempo; es así que el índice de nacimientos múltiples se ha cuadruplicado en Estados Unidos desde 1971. Ésta es una desventaja significativa, porque los nacimientos múltiples son más riesgosos tanto para la madre como para sus hijos.

En todo el mundo, mucho más de tres millones de personas concebidas mediante fecundación *in vitro* (FIV; literalmente, "fecundación en vidrio") están vivas en la actualidad. En el proceso de la FIV casi siempre se da a la mujer de primera instancia fármacos que estimulan el desarrollo del folículo. Cuando los folículos están a punto de ovular, un cirujano inserta una aguja larga en cada folículo maduro y extrae el (los) ovocito(s). Éstos se colocan en una placa de laboratorio con espermatozoides recién recolectados. Los óvulos fecundados se dividen. En las fases celulares dos a ocho (FIGURA E41-2) se succionan con suavidad de dos (en mujeres jóvenes) a cuatro embriones (en mujeres mayores de 40 años) en un tubo y se insertan en el útero. Trasplantar más de un embrión aumenta el índice de éxito, pero también la probabilidad de nacimientos múltiples. Los embriones que no son trasplantados de inmediato se pueden congelar para utilizarlos más adelante. (A Nadya Suleman, la famosa mamá de octillizos, se le implantaron seis embriones congelados a la vez; se supone que dos de ellos se dividieron después del implante, lo que produjo un total de ocho embriones.) La FIV tiene un costo de 10 a 15 mil dólares por intento. Con un índice de éxito promedio de aproximadamente 30%, una concepción típica por FIV cuesta entre 30 y 50 mil dólares.

Mediante la inyección intracitoplásmica de espermatozoides (ICSI), incluso los hombres cuyos espermatozoides son incapaces de nadar o de llevar a cabo una fecundación normal pueden ser padres. En la ICSI, las células inmaduras de los espermatozoides se extraen de los testículos y se inyectan con una diminuta pipeta puntiaguda directamente en el citoplasma de un óvulo (FIGURA E41-3).



▲ **FIGURA E41-2 Un embrión humano listo para su implante**



▲ **FIGURA E41-3 Inyección intracitoplásmica de espermatozoides** Un óvulo se sostiene en la punta de una pipeta de vidrio lisa. Una pipeta puntiaguda mucho más pequeña inyecta un espermatozoide directamente en el citoplasma del óvulo.

Con la tecnología de clasificación de espermatozoides, los padres pueden cambiar incluso las probabilidades de tener un niño o una niña. Esto puede ser médicamente importante si los padres son portadores de trastornos relacionados con el género, pero algunos padres sólo buscan equilibrar su familia. Como el cromosoma Y es muy pequeño, los espermatozoides que portan un cromosoma Y tienen 2.8% menos ADN que aquellos que portan el cromosoma X, y esta diferencia sirve para clasificar a los espermatozoides. Hasta el momento, la clasificación de espermatozoides ha tenido más éxito al incrementar el porcentaje de espermatozoides X y, por tanto, aumentar la probabilidad de que una pareja tenga una niña. En fechas más recientes, ha sido posible determinar el género de un embrión fecundado *in vitro* antes de su implante. Aunque todavía no es un procedimiento de rutina, este método permitirá a una pareja seleccionar el género de su hijo con una seguridad absoluta.

Como lo muestran estos ejemplos, la tecnología biomédica tiene el potencial de alterar la forma en que se reproducen los seres humanos (por lo menos, los seres humanos ricos). Un artículo publicado en la popular revista de ciencias *New Scientist* sugirió en forma de broma que en un futuro no muy lejano el sexo podrá realizarse por placer, pero para la reproducción la gente utilizará la FIV en combinación con el diagnóstico de enfermedades hereditarias previo al implante, y empleará la ingeniería genética para corregir cualquier trastorno encontrado (*véase* la página 260). Si este futuro fuera posible, ¿crees que sea una buena idea?

conexión, más bajo será el índice de embarazos, debido a muchas razones, entre las que se incluye el desarrollo gradual de una respuesta inmunitaria en contra de los espermatozoides del hombre, con el resultado de que éste eyacula espermatozoides dañados.

Los métodos temporales para el control de la natalidad son fácilmente reversibles

Los métodos temporales para el control de la natalidad evitan el embarazo en el futuro inmediato, mientras que dejan abierta la opción de embarazos posteriores. Desde luego, una abstinencia perfecta ofrece una protección total en contra del embarazo y de las infecciones de transmisión sexual (ITS). Otros métodos temporales para controlar la natalidad se dividen en tres categorías: (1) prevenir la ovulación, (2) evitar que se unan el espermatozoide con el óvulo y (3) evitar el implante en el útero (**Tabla 41-3**).

Cabe hacer notar que los métodos de control de la natalidad no protegen contra las ITS, a menos que eviten el contacto físico del pene y la vagina, como ocurre con la abstinencia y el uso del condón.

Tabla 41-3 Métodos anticonceptivos temporales

Método	Descripción y mecanismo	Índice de embarazos por año[1]	Protección contra las ITS
Ninguno	Relaciones sexuales regulares sin anticoncepción	Alrededor de 95% de las mujeres menores de 25 años, bajando a cerca de 45% a los 40 años de edad	Ninguna
Métodos hormonales que previenen la ovulación			
Pastilla anticonceptiva	Cápsula que contiene ya sea estrógeno o progesterona sintéticos (cápsula combinada) o sólo progesterona (minipastilla); tomada diariamente	0.1 a 3%	Ninguna
Anillo vaginal	Anillo de plástico flexible impregnado con estrógeno y progesterona sintéticos, insertado en la vagina alrededor del cérvix; se reemplaza cada cuatro semanas	0.3 a 8%	Ninguna
Parche anticonceptivo	Parche dérmico que contiene estrógeno y progesterona sintéticos; se reemplaza cada semana	0.1 a 1%[2]	Ninguna
Inyección para el control de la natalidad	Inyección de progesterona sintética que bloquea la ovulación; se repite a intervalos de tres meses	0.1 a 1%	Ninguna
Implante anticonceptivo	Pequeña varilla de plástico impregnada con progesterona sintética que bloquea la ovulación; se reemplaza cada tres años	<0.1%	Ninguna
Métodos que evitan que se unan el espermatozoide y el óvulo			
Abstinencia	Ninguna actividad sexual	0%	Excelente
Condón (hombre)	Protección de látex o poliuretano delgado colocada sobre el pene justo antes del coito, que evita que los espermatozoides entren en la vagina; es más efectivo cuando se utiliza combinado con espermicidas	2 a 18%	Buena
Condón (mujer)	Saco de poliuretano lubricado que se inserta en la vagina justo antes del coito, evitando que los espermatozoides entren al cérvix; es más efectivo cuando se utiliza en combinación con espermicidas	5 a 21%	Buena (probablemente la misma que con el condón en el hombre)
Esponja	Esponja desechable en forma de domo, impregnada con espermicida que se inserta en la vagina hasta 24 horas antes del coito	9 a 20% (el índice de fracasos se duplica después de dar a luz)	Mala
Diafragma o tapón cervical	Barreras flexibles parecidas al hule, en forma de domo, y que se pueden volver a utilizar; el espermicida se coloca dentro del domo y el diafragma (más grande) o el tapón (más pequeño) se ajusta sobre el cérvix justo antes del coito	6 a 20%	Mala
Espermicida	Se coloca una espuma que mata a los espermatozoides en la vagina, justo antes del coito, formando una barrera química	6 a 26%	Probablemente ninguna
Ritmo	Medir el tiempo desde la última menstruación o los cambios en la temperatura corporal y el moco cervical, para calcular el momento de la ovulación, con el fin de evitar las relaciones sexuales durante el periodo fértil	4 a 25% (rara vez se realiza en forma correcta)	Ninguna
Métodos con múltiples acciones			
DIU (dispositivo intrauterino)	Pequeño dispositivo de plástico tratado con hormonas o cobre e insertado a través del cérvix en el útero	0.2 a 1%	Ninguna
Pastilla "del día siguiente" (anticoncepción de emergencia)	Dosis de hormonas concentradas en las cápsulas anticonceptivas, tomadas dentro de las 72 horas posteriores a la relación sexual	5 a 40% (menos efectiva cuanto más tiempo pase después de la relación sexual)	Ninguna

[1] El porcentaje de mujeres que se embarazan cada año. Los números bajos representan el índice de embarazos con el uso consistente y correcto de anticonceptivos; las cifras más altas representan el índice de embarazos con el uso más típico que no siempre es consistente o correcto.

[2] El parche es tan efectivo como la pastilla y es más probable que se utilice de manera apropiada; sin embargo, puede ser menos efectivo en mujeres que pesan más de 90 kilogramos.

Las hormonas sintéticas previenen la ovulación

Por lo regular, las pastillas anticonceptivas contienen versiones sintéticas de estrógeno y progesterona; las minipastillas contienen sólo progesterona. Como aprendiste antes en este capítulo, el desarrollo del folículo es estimulado por FSH, y la ovulación es iniciada por un aumento de LH a mitad del ciclo. El estrógeno en las pastillas anticonceptivas previene la liberación de FSH, de modo que los folículos no se desarrollan. Aun cuando uno se desarrollara, la progesterona en la pastilla suprimiría el aumento de la LH necesaria para la ovulación. La progesterona también engrosa el moco cervical, lo que hace más difícil que los espermatozoides pasen de la vagina al útero, además de hacer más lento el movimiento de los espermatozoides y el óvulo en los conductos uterinos. También existen parches anticonceptivos, anillos, inyecciones o implantes de estrógeno y progesterona, como se describe en la tabla 41-3. Por lo general, estos dispositivos duran desde unas semanas hasta varios años.

La fecundación no ocurre si el espermatozoide no entra en contacto con el óvulo

Existen varias formas de prevenir el encuentro del espermatozoide y el óvulo, incluidos los llamados *métodos de barrera*. Algunos dispositivos de barrera cubren el cérvix, evitando la entrada de los espermatozoides al útero. Un condón femenino cubre totalmente la vagina. Un condón masculino evita que los espermatozoides sean depositados en la vagina. Ambos tipos de condones ofrecen cierta protección contra las infecciones de transmisión sexual. Los dispositivos de barrera son más efectivos cuando se combinan con un espermicida (una sustancia que mata los espermatozoides), ya que puede ocurrir que las barreras sean traspasadas y permitan la entrada de algunos espermatozoides en la vagina o el útero.

Las técnicas menos confiables incluyen sólo el uso de espermicidas o el empleo del método del ritmo (abstenerse de tener relaciones sexuales durante el periodo de ovulación del ciclo menstrual). El método del ritmo tiene un alto índice de fracasos porque el ciclo menstrual varía con frecuencia de un mes a otro, dificultando la predicción exacta de la ovulación. Además, los espermatozoides pueden sobrevivir durante varios días en el aparato reproductor femenino, de modo que es preciso evitar las relaciones sexuales varios días antes de la ovulación.

Los métodos muy poco confiables incluyen retirar el pene de la vagina antes de la eyaculación y las duchas (tratar de lavar los espermatozoides de la vagina antes de que entren en el útero).

Algunos métodos para el control de la natalidad funcionan a través de múltiples mecanismos

Algunos métodos para controlar la natalidad tienen dos o todas las funciones siguientes: evitan la ovulación, afectan la supervivencia o la movilidad de los espermatozoides, o previenen el implante del embrión en el útero. El dispositivo intrauterino (DIU), un pequeño anillo o escudo de cobre o plástico insertado a través del cérvix y en el interior del útero, interfiere con la movilidad o la supervivencia de los espermatozoides y altera el recubrimiento uterino, reduciendo las probabilidades de un implante. La pastilla "del día siguiente", que contiene altas dosis de las mismas hormonas que las pastillas anticonceptivas, actúa sobre todo retrasando o evitando la ovulación, pero también puede interferir con el desarrollo del cuerpo lúteo y evitar el implante. Por lo general, las pastillas anticonceptivas de emergencia son efectivas si se toman dentro de las 72 horas siguientes a la relación sexual, pero lo ideal es que se tomen dentro de las primeras 24 horas.

Los métodos anticonceptivos masculinos están en desarrollo

Quizá te hayas dado cuenta de que la mayoría de las técnicas anticonceptivas están diseñadas para que las usen las mujeres. Existen razones importantes para ello. En primer lugar, es la mujer —no el hombre— quien se embaraza, la que enfrenta los riesgos para la salud relacionados con el embarazo y el parto, y quien usualmente se encarga más del cuidado de los hijos. En segundo lugar, fue relativamente sencillo diseñar métodos anticonceptivos "de usar y olvidar" para la mujer, incluidos los dispositivos intrauterinos y las pastillas anticonceptivas, que no inhiben el deseo ni afectan el desempeño sexual. Esto ha sido mucho más difícil para los hombres. En tercer lugar, encuestas de opinión indican que un número significativo de hombres, a menudo más de 25%, afirman que nunca utilizarían métodos anticonceptivos hormonales, aun cuando les garantizaran que las hormonas no interfieren en su desempeño sexual ni en otras características relacionadas con el género.

No obstante, investigadores de varios países trabajan en la anticoncepción masculina. Entre las opciones investigadas actualmente se incluyen dispositivos reversibles inyectados en el conducto deferente; sustancias, casi siempre inyectadas, que bloquean la acción de la GnRH y otras hormonas de la hipófisis, evitando así la producción de espermatozoides (éstas generalmente necesitan ser complementadas con inyecciones de testosterona, porque la producción de esta hormona también es inhibida; *véase* la figura 41-13), y vacunas que provocan una respuesta inmunitaria en contra de los espermatozoides y otros componentes esenciales de la reproducción masculina. Cabe hacer notar que todos estos métodos requieren inyecciones o cirugías menores. Además, las pruebas en seres humanos de los métodos hormonales casi siempre dan una efectividad de 80 a 90%, y con frecuencia incluyen efectos secundarios como aumento de peso o cambios adversos en los niveles de colesterol en la sangre. Es poco probable que las vacunas sean 100% efectivas, además de que no se pueden revertir con rapidez.

Por tanto, el desarrollo y la comercialización de los anticonceptivos orales se ven obstaculizados por los problemas de aceptación en los hombres, el hecho de tener una efectividad menor en comparación con muchos de los métodos anticonceptivos femeninos, los efectos secundarios, los problemas de reversibilidad y el hecho de que muchos requieren inyecciones y cirugías menores. Al parecer, la disponibilidad generalizada de anticonceptivos masculinos seguros, efectivos y convenientes, a excepción de los condones, se encuentra a años de distancia.

El aborto retira el embrión del útero

El aborto no es una forma de anticoncepción, porque termina con el embarazo en lugar de prevenirlo. Por lo general, consiste en dilatar el cérvix, y retirar el embrión y la placenta mediante succión. La mayoría de los abortos se realizan durante los primeros tres meses de embarazo. De modo alternativo, el aborto puede inducirse durante las primeras siete semanas de embarazo con el fármaco RU-486 (mifepristona). El RU-486 bloquea las acciones de la progesterona, esenciales para mantener el recubrimiento uterino durante el embarazo.

El aborto es un procedimiento controvertido. La ciencia puede describir los eventos subyacentes al embarazo y el desarrollo embrionario, pero no puede resolver los dilemas éticos, como el momento en que un embrión se convierte en una "persona" o lo correspondiente a los derechos relativos del embrión y la madre.

Estudio de caso otro vistazo

Crianza de un rinoceronte

Los rinocerontes de Sumatra del Zoológico de Cincinnati, Emi e Ipuh, ahora ya tienen tres crías. Esto significa que alrededor de 1% de los rinocerontes de Sumatra en el mundo son retoños de Emi, gracias a Terri Roth y su personal en Cincinnati; esto todavía es insuficiente para salvarlos de la extinción, pero es un buen comienzo. Lo triste es que la función de Emi en la recuperación de los rinocerontes llegó a su fin; en septiembre de 2009, Emi falleció mientras dormía, a la edad de 21 años. Sin embargo, sus crías podrían continuar su legado. La hija mayor regresó a Sumatra, a un programa de crianza internacional y su segunda hija, Suci, sigue en Cincinnati.

La biología reproductiva, en particular el descubrimiento de que Emi era una ovuladora inducida, fue esencial para la reproducción de Emi. En retrospectiva, lo anterior tiene sentido. Los rinocerontes de Sumatra son solitarios, probablemente nunca han sido muy abundantes. Si una hembra desarrollara un folículo maduro y ovulara de inmediato, probablemente no encontraría a un macho en el lapso en el que el óvulo siguiera siendo viable. El hecho de almacenar el folículo maduro en el ovario durante unos días y ovular poco después de la copulación aumenta las probabilidades de fecundación.

En lo que respecta a las especies en grave peligro de extinción, como los rinocerontes de Sumatra, Java y negros, es muy importante conservar la diversidad genética, de modo que cada macho y cada hembra tenga la oportunidad de transmitir sus genes. Es en la búsqueda de este propósito que las tecnologías reproductivas asistidas se han convertido en un procedimiento estándar con muchas especies en peligro de extinción. Probablemente la más común es la inseminación artificial, que a menudo utiliza espermatozoides congelados. En 2008 nació una cría de rinoceronte blanco en el Zoológico de Budapest; su madre fue inseminada artificialmente con espermatozoides que habían estado guardados tres años en nitrógeno líquido y que pertenecían a un macho de un zoológico en Gran Bretaña. En 2008, en el Zoológico Nacional Smithsoniano, nacieron hurones de patas negras cuyos padres habían muerto hacía casi una década. Varios organismos, incluido el Audubon Nature Institute (Instituto Natural de Audubon) y el Zoológico de San Diego, conservan zoológicos congelados; tanques de almacenamiento con nitrógeno líquido que contienen espermatozoides, muestras de tejido e incluso embriones congelados de especies en peligro de extinción.

La transferencia de embriones entre especies, en la cual el embrión de una especie es implantado en el útero de una especie relacionada, ha probado ser exitosa en una gata doméstica que sirvió como madre adoptiva de un gato salvaje africano, y en un alce (un antílope común grande) que sirvió como madre adoptiva del antílope bongo en peligro de extinción.

La **clonación** de animales en peligro de extinción o incluso extintos es la técnica más difícil, pero varios grupos trabajan en ella. Como recordarás del capítulo 9, la clonación implica el reemplazo del núcleo de un óvulo con el núcleo de un cuerpo celular de un animal diferente. La utilidad de esta aplicación para las especies en peligro de extinción tal vez requiera que el óvulo provenga de un animal común relacionado. El gato salvaje africano, el gaur (pariente de la vaca) y el recién extinto bucardo (pariente de la cabra) han sido clonados, pero sólo los clones de gato salvaje vivieron y se reprodujeron en su momento. Es probable que la clonación de rinocerontes no funcione, porque no tienen parientes realmente cercanos que sirvan como donadores de óvulos o como madres sustitutas, aunque quizá el rinoceronte blanco, que es más abundante, podría utilizarse en este sentido en beneficio de los rinocerontes de Sumatra, de Java y negros que se encuentran en grave peligro de extinción (FIGURA 41-21).

▲ **FIGURA 41-21 Transferencia de embriones entre especies** Se intenta evitar la extinción de especies como el rinoceronte de Sumatra.

BioÉtica Considera esto

¿Estos métodos exóticos para preservar las especies en peligro de extinción valen la pena? ¿No sería mejor conservar el hábitat y eliminar la caza furtiva? En opinión de Terri Roth: "Nunca promovemos la tecnología como una manera de salvar a las especies en lugar de preservar su hábitat, porque eso es ridículo". Pero Roth y sus colegas creen firmemente que cualquier técnica vale la pena para conservar las especies hasta que "la vida salvaje esté segura otra vez y podamos regresarlas a su hábitat". Otras personas creen que las especies en peligro de extinción tal vez necesiten clasificarse en orden de preferencia y algunas declararse sin esperanza, de modo que los fondos se inviertan en mantener a una pequeña población con vida en los zoológicos o en liberar el nitrógeno líquido para comprar hábitats o en reforzar las leyes contra los cazadores y proteger a las especies que tienen mayores probabilidades de evitar la extinción. ¿Tú qué crees?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

41.1 ¿Cómo se reproducen los animales?

Los animales se reproducen ya sea sexual o asexualmente. La reproducción asexual, mediante gemación, fisión o partenogénesis, produce descendientes que por lo regular son genéticamente idénticos a la madre. En la reproducción sexual, los gametos haploides, aportados por dos padres separados, se unen y producen un descendiente que es genéticamente diferente a ambos padres.

Durante la reproducción sexual, un gameto masculino (un pequeño espermatozoide móvil) fecunda a un gameto femenino (un óvulo grande inmóvil). Algunas especies son hermafroditas y producen tanto espermatozoides como óvulos, pero la mayoría tienen sexos separados. La fecundación puede ocurrir fuera del

cuerpo de los animales (fecundación externa) o dentro del cuerpo de la hembra (fecundación interna). La fecundación externa debe ocurrir en agua, de tal modo que los espermatozoides puedan nadar para reunirse con el óvulo. Por lo general, la fecundación interna ocurre por copulación, en la cual el macho deposita los espermatozoides directamente en el aparato reproductor de la hembra.

41.2 ¿Cuáles son las estructuras y las funciones del aparato reproductor en los seres humanos?

El aparato reproductor masculino en los seres humanos consiste en dos testículos (que producen espermatozoides y testosterona), estructuras auxiliares que conducen los espermatozoides al aparato reproductor femenino y tres grupos de glándulas. Las vesículas seminales, la próstata y las glándulas bulbouretrales secretan líquidos que dan energía a los espermatozoides, los activan para que naden y proporcionan el pH apropiado para la supervivencia de los espermatozoides. La espermatogénesis y la producción de testosterona son estimuladas por FSH y LH, secretadas por la hipófisis anterior. La espermatogénesis y la producción de testosterona son prácticamente continuas, empiezan en la pubertad y duran hasta la muerte.

El aparato reproductor femenino humano consta de dos ovarios (que producen óvulos, así como las hormonas estrógeno y progesterona) y de estructuras auxiliares que conducen a los espermatozoides hasta el óvulo, reciben al embrión durante el desarrollo prenatal y lo nutren. La ovogénesis, la producción de hormonas y el desarrollo del recubrimiento del útero se repiten en un ciclo menstrual mensual. El ciclo es controlado por las hormonas del hipotálamo (GnRH), la hipófisis anterior (FSH y LH) y los ovarios (estrógeno y progesterona).

Durante la copulación, el hombre eyacula semen en la vagina de la mujer. Los espermatozoides nadan a través de la vagina y el útero hasta el conducto uterino, donde casi siempre tiene lugar la fecundación. El óvulo sin fecundar está rodeado por dos barreras: la corona radiada y la zona pelúcida. Las enzimas liberadas de los acrosomas en la cabeza de los espermatozoides digieren estas capas, permitiendo que los espermatozoides lleguen hasta el óvulo. Sólo un espermatozoide entra en el óvulo y lo fecunda.

La habilidad de reproducirse comienza en la pubertad, cuando la GnRH hipotalámica provoca la liberación de FSH y LH de la hipófisis anterior. Éstas, a su vez, estimulan las gónadas para que produzcan testosterona (hombre) y estrógeno (mujer), las cuales inducen las características sexuales secundarias y el desarrollo de espermatozoides y óvulos.

41.3 ¿De qué manera la gente puede limitar la fecundidad?

La anticoncepción permanente se puede lograr mediante la esterilización, casi siempre cortando los conductos deferentes en los hombres (vasectomía) o los conductos uterinos en las mujeres (ligadura de trompas de Falopio). Las técnicas de anticoncepción temporales incluyen aquellas que evitan la ovulación al producir estrógeno y progesterona; por ejemplo, las pastillas anticonceptivas, los anillos vaginales, los parches e implantes anticonceptivos, y las inyecciones de hormonas. Los métodos de barrera, que evitan que se reúnan el espermatozoide y el óvulo, incluyen el diafragma, el tapón cervical, la esponja y el condón, acompañados por espermicida. El espermicida solo es menos efectivo. El retiro del pene y las duchas no son confiables. El método del ritmo, que tiene un índice de falla muy alto, requiere de abstinencia cerca del momento de la ovulación. Los dispositivos intrauterinos pueden bloquear el movimiento de los espermatozoides y evitar el implante del nuevo embrión. La anticoncepción de emergencia (la pastilla "del día siguiente") puede prevenir la ovulación, el desarrollo del cuerpo lúteo o el implante. El aborto consiste en extraer del útero al embrión en desarrollo.

Términos clave

acrosoma *798*
anticoncepción *806*
célula de Sertoli *797*
célula intersticial *797*
cérvix *801*
ciclo menstrual *801*
cigoto *794*
clamidia *804*
clítoris *803*
clonación *810*
conducto deferente *799*
conducto uterino *800*
copulación *795*
corona radiada *804*
cuerpo lúteo *800*
cuerpo polar *800*
desove *794*
embrión *794*
endometrio *800*
epidídimo *799*
escroto *796*
espermátida *797*
espermatocito primario *797*
espermatocito secundario *797*
espermatóforo *795*
espermatogénesis *797*
espermatogonia *797*
espermatozoide *794*
esterilización *806*
estrógeno *796*
fecundación *794*
fecundación externa *794*
fecundación interna *795*
fisión *793*
folículo *800*
gemación *793*
glándula bulbouretral *799*
glándula prostática *799*
gónada *793*
gonadotropina coriónica (CG) *803*
gonorrea *804*
hermafrodita *794*
herpes genital *804*
hormona folículo estimulante (FSH) *796*
hormona liberadora de gonadotropina (GnRH) *796*
hormona luteinizante (LH) *796*
infecciones de transmisión sexual (ITS) *804*
labio *803*
ladilla *805*
menstruación *801*
miometrio *801*
ovario *794*
ovocito primario *800*
ovocito secundario *800*
ovogénesis *800*
ovogonias *800*
ovulación *796*
óvulo *794*
partenogénesis *793*
pene *796*
placenta *801*
progesterona *800*
pubertad *796*
regeneración *793*
reproducción asexual *793*
reproducción sexual *793*
semen *799*
sífilis *804*
síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida) *804*
testículo *794*
testosterona *796*
tricomoniasis *805*
túbulo seminífero *797*
uretra *799*
útero *800*
vagina *801*
vesícula seminal *799*
virus del papiloma humano (VPH) *805*
zona pelúcida *804*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. La reproducción de un solo animal, sin la necesidad de que un espermatozoide fecunde un óvulo, se llama reproducción _____. Un _____ es un nuevo individuo que crece en el cuerpo del adulto y con el tiempo se desprende para ser independiente. Durante _____, un animal adul-

to se divide en dos, y ambas mitades regeneran el resto de un organismo completo.

2. En los mamíferos, la gónada masculina se llama _____. Produce tanto espermatozoides como hormonas sexuales_____. Dentro de la gónada masculina ocurre la espermatogénesis dentro de las estructuras huecas enrolladas llamadas _____.
3. Un espermatozoide consta de tres regiones: la cabeza, la pieza central y la cola. La cabeza contiene un citoplasma muy reducido, y está conformada sobre todo del _____, donde se encuentran los cromosomas, y un lisosoma especializado, _____. Los organelos en la pieza central, las _____, proporcionan energía para el movimiento de la cola.
4. Los espermatozoides son almacenados en _____ y _____ hasta la eyaculación, cuando los espermatozoides, mezclados con líquidos de las tres glándulas, _____, _____ y _____, fluyen a través de _____ hasta la punta del pene.
5. En los mamíferos, la gónada femenina es el _____. Produce óvulos y dos hormonas: _____ y _____. Las hembras de los mamíferos ovulan una célula llamada _____ (también conocida como "óvulo"), que sólo completó la meiosis I. La meiosis I produce también una célula mucho más pequeña, _____, que sirve sobre todo como una forma de desechar cromosomas. El "óvulo" es arrastrado por estructuras ciliadas, conocidas como fimbrias, que forman la entrada a _____. Por lo regular, la fecundación ocurre en esta estructura. El óvulo fecundado se implanta en el _____, donde se desarrolla hasta el nacimiento.
6. Los ovocitos se desarrollan en una estructura multicelular, el folículo. Después de la ovulación, la mayoría de las células del folículo permanecen en el ovario, formando una "glándula" endocrina temporal, _____. Esta "glándula" se desintegra pocos días después de la ovulación a menos que sea estimulada por una hormona, _____, secretada por el embrión en desarrollo.

Preguntas de repaso

1. Menciona las ventajas y desventajas de la reproducción de tipo asexual y sexual, e incluye un ejemplo de un animal por cada tipo.
2. Compara la estructura del óvulo y del espermatozoide. ¿Qué modificaciones estructurales tiene el espermatozoide que facilitan el movimiento, el uso de la energía y el acceso al óvulo?
3. ¿Cuál es la función del cuerpo lúteo en el ciclo menstrual? ¿Al inicio del embarazo? ¿Qué determina su supervivencia después de la ovulación?
4. Elabora una tabla con las infecciones de transmisión sexual más comunes. Menciona el nombre de la enfermedad, su causa (organismo o virus), síntomas y tratamiento.
5. Menciona la secuencia de estructuras a través de las cuales pasa el espermatozoide, empezando con los túbulos seminíferos de los testículos y terminando en el conducto uterino de la mujer.
6. Nombra las tres glándulas auxiliares del aparato reproductor masculino. ¿Cuáles son las funciones de las secreciones que producen?
7. Describe las interacciones entre las hormonas secretadas por la glándula hipófisis y los ovarios que producen el ciclo menstrual.

Aplicación de conceptos

1. Analiza el método anticonceptivo más efectivo o apropiado para cada una de las parejas siguientes: pareja A, tiene relaciones sexuales tres veces por semana, pero no quiere tener hijos nunca; pareja B, tiene relaciones sexuales una vez al mes, pero tal vez quiera tener hijos algún día, y pareja C, tiene relaciones sexuales tres veces por semana y quiere tener hijos algún día.
2. ¿Un fármaco anticonceptivo hipotético que bloquee los receptores para FSH y LH podría ser útil para los hombres? ¿Cómo funcionaría? ¿Qué efectos secundarios podría tener?
3. **BioÉtica** Piensa en todas las opciones con que cuenta una pareja para producir un hijo, incluida la fecundación *in vitro* utilizando los óvulos y espermatozoides de la pareja; la fecundación *in vitro* usando los espermatozoides u óvulos de donadores, y la inseminación de una madre sustituta con espermatozoides del padre. Imagina algunas más. ¿Estas opciones representan problemas éticos para ti? ¿Qué problemas legales podrían surgir? ¿Qué problemas médicos?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Desarrollo animal

Capítulo 42

Estudio de caso

Los rostros del síndrome de alcoholismo fetal

"LA SENSACIÓN DE CULPA ES TREMENDA... Lo hice una y otra vez... No sé cómo decirles. Fue algo que pude evitar." Debbie, la joven madre de este caso, junto a su hija menor, Sabrina (foto superior), tuvo siete hijos. Cuando bebía durante el embarazo, su hija también lo hacía. A su hija Cory le diagnosticaron **síndrome de alcoholismo fetal (SAF)**, el tipo de daño más severo provocado por el alcohol. A los tres años de edad, Cory era hiperactiva y hablaba como un bebé de un año. Los médicos creen que la hermana de Cory, Sabrina, seguramente también es una víctima de dicha afección. Tiene los rasgos característicos del SAF, incluidos los ojos pequeños, la nariz corta y la cabeza pequeña. A los siete meses estaba débil, empezó a presentar convulsiones y no había pasado a la etapa de comer alimentos sólidos porque no podía cerrar el labio superior alrededor de la cuchara.

John (foto inferior) es otra víctima del SAF. Su madre bebió durante su embarazo y estaba ebria cuando dio a luz. Sin embargo, John tuvo la suerte de haber sido adoptado por una mujer admirable, Teresa Kellerman, quien se ha convertido en tutora de niños dañados por el alcohol. "Sin dicha intervención, la mayoría de ellos terminaría sin casa, sin trabajo, con adicciones, arrestados, embarazadas o embarazando a alguien, viviendo en las calles o muertos", afirma Kellerman, quien fundó el Fetal Alcohol Syndrome Community Resource Center (Centro de Recursos Comunitarios para el Síndrome de Alcoholismo Fetal) en Tucson, Arizona.

Debbie entró en rehabilitación y decidió mantenerse sobria y ser una buena madre para Sabrina y Cory. Pero incluso con los mejores padres es muy poco probable que John, Cory, Sabrina y los miles de niños que cada año nacen con SAF puedan vivir sin supervisión, porque el daño a su cerebro es irreparable. Miles de personas con daño leve por el alcohol pueden llegar a ser funcionales pero nunca alcanzarán todo su potencial.

Mientras estudias acerca de desarrollo humano, piensa en cómo llega el alcohol hasta un bebé en desarrollo cuando una mujer embarazada lo ingiere. ¿De qué manera la madre nutre a su embrión? ¿Hasta qué grado el embrión está protegido de los daños ambientales provocados ya sea por el alcohol u otras drogas, las toxinas en el humo del cigarrillo o los contaminantes industriales? ¿Algunas etapas del desarrollo son más sensibles que otras?

▲ John, quien lucha contra los efectos duraderos del síndrome de alcoholismo fetal, ayuda a su madre adoptiva, Teresa Kellerman, a educar a las personas acerca de los peligros de beber durante el embarazo. (Foto superior) Debbie lamenta haber bebido mientras estaba embarazada de su hija, Sabrina.

De un vistazo

Estudio de caso Los rostros del síndrome de alcoholismo fetal

42.1 ¿Cuáles son los principios del desarrollo animal?

42.2 ¿En qué se diferencian el desarrollo indirecto y el directo?

Durante el desarrollo indirecto, los animales sufren un cambio radical en la forma de su cuerpo

Los animales recién nacidos que tienen un desarrollo directo parecen adultos en miniatura

42.3 ¿Cómo ocurre el desarrollo animal?

La segmentación del cigoto inicia el desarrollo

La gastrulación forma tres capas de tejido

Las estructuras adultas se desarrollan durante la organogénesis

El desarrollo en reptiles y mamíferos depende de las membranas extraembrionarias

42.4 ¿Cómo se controla el desarrollo?

Las moléculas posicionadas en el huevo y producidas por las células cercanas controlan la expresión genética durante el desarrollo embrionario

Investigación científica Descubrimiento de los mecanismos del desarrollo animal

42.5 ¿Cómo se desarrollan los seres humanos?

La diferenciación y el crecimiento son rápidos durante los primeros dos meses

El crecimiento y el desarrollo continúan durante los últimos siete meses

La placenta intercambia materiales entre la madre y el embrión

Guardián de la salud La promesa de las células madre

La placenta secreta hormonas esenciales para el embarazo

Estudio de caso continuación Los rostros del síndrome de alcoholismo fetal

El embarazo culmina en el trabajo de parto y el alumbramiento

Guardián de la salud La placenta: ¿barrera o puerta abierta?

La secreción de la leche es estimulada por las hormonas del embarazo

42.6 ¿El envejecimiento es la etapa final del desarrollo humano?

Estudio de caso otro vistazo Los rostros del síndrome de alcoholismo fetal

42.1 ¿CUÁLES SON LOS PRINCIPIOS DEL DESARROLLO ANIMAL?

El **desarrollo** es el proceso mediante el cual un organismo multicelular crece y aumenta en organización y complejidad. Por lo general, se considera que el desarrollo empieza con un óvulo fecundado y termina con el adulto sexualmente maduro. En primer lugar, las células individuales se dividen y aumentan en número. En segundo lugar, algunas de sus células hijas se **diferencian**, o se especializan tanto en estructura como en función; por ejemplo, las células nerviosas o musculares. En tercer lugar, al diferenciarse, grupos de células se acercan y se organizan en estructuras multicelulares, como un cerebro o un músculo.

Todas las células del cuerpo de un animal son genéticamente idénticas. Entonces, ¿cómo pueden diferenciarse en estructuras tan distintas con diversas funciones? Como se verá más adelante, la solución es utilizar distintos genes en diferentes lugares del cuerpo de un animal, en diversos momentos durante la vida de éste.

Este capítulo se enfoca en las primeras etapas de desarrollo desde el óvulo fecundado hasta el nacimiento, se describen las principales estructuras que aparecen durante el principio del desarrollo de los vertebrados y los procesos que controlan la expresión genética en dicho momento. Se inicia con una breve exploración de la variedad de formas en que los animales se desarrollan, a partir de un óvulo fecundado hasta un adulto.

42.2 ¿EN QUÉ SE DIFERENCIAN EL DESARROLLO INDIRECTO Y EL DIRECTO?

Como es obvio, los bebés humanos, los cachorros y los gatitos se desarrollan mientras crecen. Sin embargo, en casi todos los aspectos, los mamíferos bebés y los reptiles (incluidas las aves) son versiones en miniatura de los adultos de sus especies, ya que pasan por un proceso llamado **desarrollo directo**. Sin embargo, la mayoría de las especies animales llevan a cabo un **desarrollo indirecto**, en el que el recién nacido tiene una estructura corporal muy diferente a la del adulto.

Durante el desarrollo indirecto, los animales sufren un cambio radical en la forma de su cuerpo

El desarrollo indirecto ocurre en los anfibios, como las ranas y los sapos, y en la mayoría de los invertebrados. Las hembras de los animales que tienen un desarrollo indirecto casi siempre producen gran cantidad de óvulos, cada uno de los cuales contiene una pequeña cantidad de reserva alimentaria llamada **yema**. Ésta nutre al embrión en desarrollo durante su transformación en un organismo sexualmente inmaduro, conocido como **larva** (FIGURA 42-1). Como los padres casi nunca proveen a estos vulnerables descendientes del alimento ni la protección contra los predadores, la mayoría muere en esta etapa. Después de alimentarse durante unas semanas o varios años, los sobrevivientes experimentan una revolución en su forma corporal (una **metamorfosis**) y se convierten en adultos sexualmente maduros.

La mayoría de las larvas no sólo tienen una apariencia diferente a la de los adultos, sino que también desempeñan distintas funciones en sus ecosistemas. Por ejemplo, la mayoría de las mariposas adultas liban el néctar de las flores y, de manera no intencional, las polinizan. Sus larvas en forma de orugas mastican las hojas, a menudo de plantas específicas (*véase* la figura 42-1).

Aunque normalmente consideramos que la forma adulta es el "animal real" y las larvas son "depredadoras", la mayor parte de la vida de algunos animales, en especial de los insectos, transcurre en forma de larvas. Un ejemplo extremo lo encontramos en

(a) Oruga (larva)

(b) Mariposa (adulto)

◀ **FIGURA 42-1 Desarrollo indirecto** Las larvas de los animales con desarrollo indirecto son muy diferentes a la forma adulta, en estructura, comportamientos y nichos ecológicos. **(a)** Las orugas de las mariposas, como la oruga papilio tigre cola de golondrina que aquí se muestra, se alimentan con hojas, casi siempre de un número limitado de especies de plantas. **(b)** El alimento principal de la mayoría de las mariposas adultas, incluidas las mariposas gigantes del papilio tigre cola de golondrina, es el néctar de las flores.

las cigarras periódicas de América del Norte. Dependiendo de las especies, las cigarras periódicas pasan de 12 a 16 años en forma de larvas subterráneas, que liban jugos de las raíces de las plantas, y sólo de 4 a 6 semanas en su forma adulta, que es más que nada una etapa en la que se aparean y ponen huevecillos.

Los animales recién nacidos que tienen un desarrollo directo parecen adultos en miniatura

Otros animales, incluidos algunos caracoles y peces, y todos los mamíferos y reptiles (incluidas las aves), tienen un desarrollo indirecto, en el que el animal recién nacido se parece mucho a un adulto (FIGURA 42-2). A medida que el animal joven madura, puede crecer mucho más, pero no cambia fundamentalmente su forma corporal.

Los jóvenes de las especies en desarrollo directo casi siempre son mucho más grandes que las larvas, de modo que necesitan una cantidad mayor de alimento antes de llegar al mundo. Han desarrollado dos estrategias que cubren los requisitos de alimentación del embrión. Las aves y la mayor parte de los reptiles, y muchos peces, producen óvulos que contienen cantidades relativamente altas de yema. Los mamíferos, algunas serpientes y pocos peces tienen una cantidad reducida de yema en sus óvulos, y en vez de ello, los embriones se nutren dentro del cuerpo de la madre. El hecho de alimentar a los embriones en desarrollo directo representa grandes exigencias para la madre. Muchas de estas crías, como aquellas de las aves y mamíferos, requieren cuidado y alimentación adicionales después del nacimiento, lo que implica mayores demandas para uno y a menudo para ambos padres. Se producen relativamente pocas crías, pero una proporción más elevada llega a la edad adulta, porque los padres proveen más recursos a cada individuo.

42.3 ¿CÓMO OCURRE EL DESARROLLO ANIMAL?

La mayoría de los mecanismos del desarrollo (el control de la expresión génica para permitir la diferenciación de las células individuales y de todas las partes del cuerpo) son fundamentalmente similares en los vertebrados e invertebrados, así como en los animales con desarrollo indirecto o directo. Aquí el enfoque se centra en las estructuras que se forman durante el desarrollo de los vertebrados.

Desde hace mucho tiempo, los anfibios como ranas, tritones y salamandras han sido uno de los temas favoritos del estudio de desarrollo, debido a que es posible inducir su reproducción en cualquier momento del año, tienen óvulos y embriones grandes de fácil manipulación, donde los embriones se desarrollan en el agua, no dentro de la madre. La mayoría de los aspectos del desarrollo de los anfibios son muy comparables al desarrollo de otros vertebrados, por lo que casi todos los hallazgos en los anfibios aplican en otros vertebrados, incluidos los seres humanos. Las descripciones e ilustraciones siguientes se enfocan en el desarrollo de los anfibios.

La segmentación del cigoto inicia el desarrollo

La formación de un embrión inicia con la **segmentación**, una serie de divisiones celulares mitóticas del óvulo fecundado o **cigoto** (FIGURA 42-3a). El cigoto es una célula muy grande. Durante la segmentación hay poco o ningún crecimiento celular entre las divisiones; así que al progresar la segmentación, el citoplasma disponible en el cigoto se divide en células todavía más pequeñas, cuyo tamaño alcanza en forma gradual el de las células en los adultos. Con el tiempo se forma una esfera sólida de células pequeñas, la **mórula** (FIGURA 42-3b). Mientras la segmentación continúa, se abre una cavidad dentro de la mórula y las células se convierten en la cubierta exterior de una estructura hueca llamada **blástula** (FIGURA 42-3c).

Los detalles de la segmentación difieren según las especies y se determinan en parte por la cantidad de yema, que impide la citocinesis (división citoplasmática). Los huevos con yemas muy grandes, como los de la gallina, no se dividen por completo. No obstante, siempre se produce una blástula hueca (o su equivalente). En las aves y otros reptiles, la blástula es plana en la parte superior de la yema.

La gastrulación forma tres capas de tejido

En los anfibios y muchos otros animales, la ubicación de las células en la superficie de la blástula pronostica su desarrollo final en el adulto. En la figura 42-3c se colorearon las células de azul, amarillo y rosa; estos colores indican las partes del cuerpo de un adulto a las que está destinada la producción de estas células durante el desarrollo (*véase* más adelante). En la blástula todas estas células se encuentran

(a) Caballos de mar

(b) Caracoles

(c) Osos polares

◀ **FIGURA 42-2 Desarrollo directo** Las crías de los animales con desarrollo directo se parecen mucho a sus padres desde que nacen. **(a)** Un caballo de mar macho da a luz. La hembra deposita sus óvulos en la bolsa del macho, donde éste libera los espermatozoides para fecundarlos. Los óvulos fecundados se desarrollan en la bolsa durante algunas semanas, cuando vigorosas contracciones musculares de la bolsa expulsan hasta 200 crías. **(b)** Un caracol joven, obsérvese que su concha no está completamente desarrollada. **(c)** Las madres mamíferos nutren a sus crías en desarrollo dentro de su cuerpo antes del nacimiento, y con leche de sus glándulas mamarias después de nacer.

en la superficie (la acumulación de células amarillas en la parte inferior de la blástula es más que nada yema y desaparecerá en forma gradual durante el desarrollo). Sin embargo, la mayor parte de las estructuras que formarán están dentro del animal. Estas células se mueven hasta su destino durante la siguiente fase de desarrollo, llamada **gastrulación** (literalmente, "producción del estómago").

La gastrulación empieza cuando una depresión llamada **blastoporo** se forma en uno de los lados de la blástula (*véase* figura 42-3c). Luego, las células de la superficie migran a través del blastoporo en una lámina continua, como si se perforara un balón de basquetbol desinflado. Los orificios resultantes se agrandan para formar una cavidad que con el tiempo se convierte en el tubo digestivo (FIGURA 42-3d).

Las células que migran forman tres capas de tejidos en el embrión, que ahora se llama **gástrula** (FIGURA 42-3e). Las células que se mueven a través del blastoporo para recubrir el futuro tubo digestivo (amarillo) se llaman **endodermo** (que significa "piel interna"); además de recubrir el tubo digestivo, el endodermo forma el recubrimiento de las vías respiratorias, el hígado y el páncreas. Las células que quedan en el exterior (azul) se llaman **ectodermo** ("piel externa"); la mayoría de ellas forman estructuras superficiales, como piel, cabello y uñas, así como el sistema nervioso. Las células que migran entre el endodermo y el ectodermo componen la tercera capa (rosa), el **mesodermo** ("piel intermedia"), que forma estructuras entre estas dos, incluidos músculos, el esqueleto y el sistema circulatorio. La Tabla 42-1 contiene las principales estructuras producidas de cada capa.

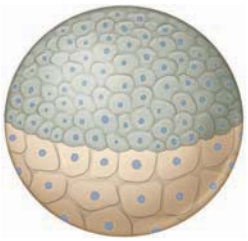
Las estructuras adultas se desarrollan durante la organogénesis

La **organogénesis**, el desarrollo de las estructuras adultas a partir de las tres capas de tejido embrionario, pasa por dos procesos. En el primero se activa y desactiva una serie de genes "interruptores maestros", cada uno de los cuales controla la transcripción y la traslación de muchos genes que participan en la producción, diga-

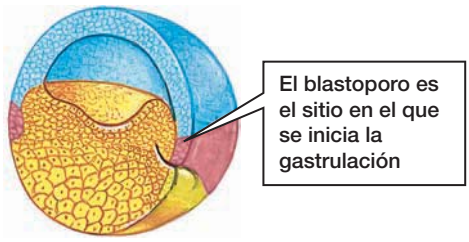
Tabla 42-1 Derivación de los tejidos adultos de las capas celulares embrionarias

Capa embrionaria	Tejido adulto
Ectodermo	Epidermis de la piel; cabello; recubrimiento interior de boca y nariz; glándulas de la piel; sistema nervioso.
Mesodermo	Dermis de la piel; músculos, esqueleto; sistema circulatorio; gónadas; riñones; capas externas de los aparatos digestivo y respiratorio.
Endodermo	Recubrimiento interior de los aparatos digestivo y respiratorio; hígado; páncreas.

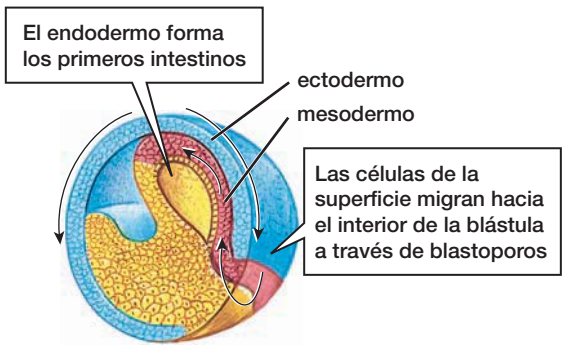
(a) Cigoto



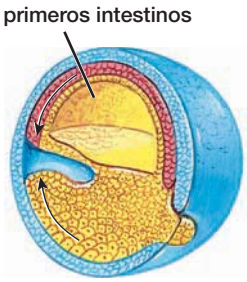
(b) Conducto onfalomesentérico o vitelino



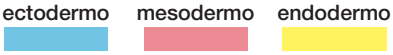
(c) La blástula justo antes de la gastrulación


El endodermo forma los primeros intestinos
ectodermo
mesodermo
Las células de la superficie migran hacia el interior de la blástula a través de blastoporos

(d) Las células migran al iniciar la gastrulación



(e) Se formó una gástrula con tres capas



◀ **FIGURA 42-3 Gastrulación en la rana** **(a)** Un cigoto de rana, o huevo fecundado, es una célula enorme de hasta tres milímetros de diámetro en algunas especies. **(b)** El cigoto se divide para formar una esfera sólida de células, la mórula. La mórula tiene casi el mismo tamaño que el cigoto, aunque sus células individuales son más pequeñas. **(c)** La blástula de la rana es una esfera de células hueca con una acumulación de yema que contiene células en un extremo. La blástula es todavía casi del mismo tamaño que el cigoto. Durante el desarrollo normal, las posiciones de las células en la blástula de la rana pronostican el futuro desarrollo (*véase* la leyenda con código de colores). **(d)** Durante la gastrulación, las células de la superficie migran hacia la blástula para formar las capas del endodermo y mesodermo de la gástrula. Las células que permanecen en la superficie formarán el ectodermo. **(e)** El embrión con tres capas resultante se conoce como gástrula.

mos, de un brazo o de un hueso de la espalda. En la sección 42.4 se retoma el tema de estos genes maestros.

En el segundo proceso la organogénesis elimina las células superfluas, de manera muy similar a como Miguel Ángel cinceló el mármol "extra", formando la estatua del David. En el desarrollo, este esculpido requiere de la muerte de las células en exceso. Por ejemplo, los vertebrados embrionarios tienen muchas más neuronas motrices que los adultos. Sin embargo, las neuronas motrices embrionarias están programadas para morir a menos que formen una sinapsis con un músculo esquelético, el cual libera un químico que evita la muerte de la neurona. Como otro ejemplo, todos los anfibios, reptiles y mamíferos pasan por etapas embrionarias en las que tienen colas y dedos de pies y manos unidos. En los seres humanos, estas etapas aparecen de la cuarta a la séptima semanas de desarrollo. Unas semanas después, las células de la cola y las que unen los dedos se mueren: la cola desaparece y manos y pies tienen dedos separados.

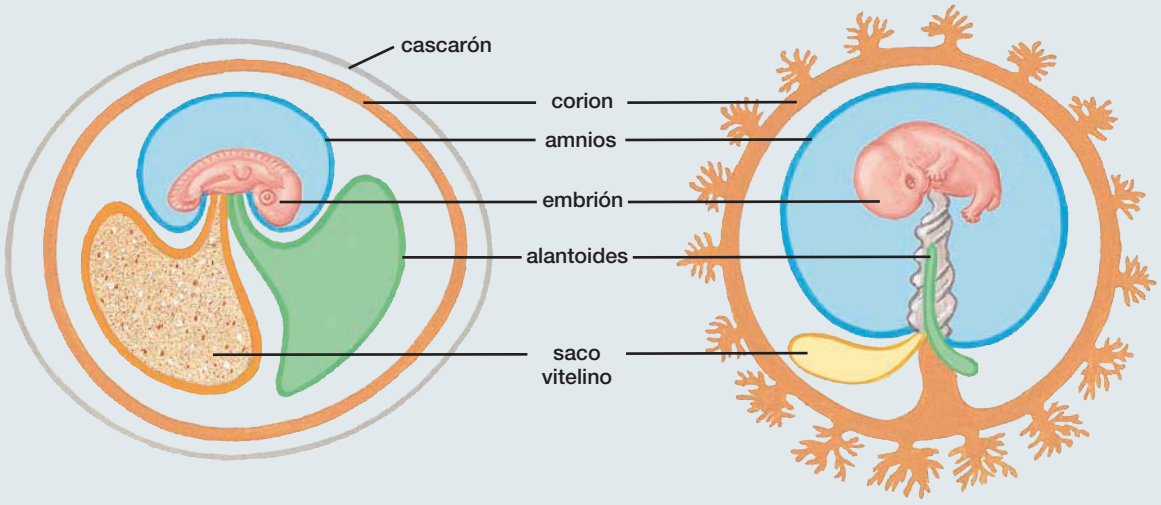
El desarrollo en reptiles y mamíferos depende de las membranas extraembrionarias

Los peces viven y se reproducen en el agua, casi siempre por desove. Aunque los anfibios fueron los primeros vertebrados en habitar tierra firme, su reproducción está íntimamente vinculada con el agua, donde depositan sus huevos y donde sus descendientes en estado larvario crecen hasta llegar a ser adultos. En ambos casos, el embrión obtiene nutrimentos de la yema del huevo y oxígeno del agua, y libera sus desechos, incluido dióxido de carbono, en el agua.

La vida de los vertebrados totalmente terrestres no fue posible sino hasta la evolución del **huevo amniótico**. Esta innovación surgió por primera vez en los reptiles y persiste hasta la fecha en ese grupo (incluidas las aves) y sus descendientes, los mamíferos. Permite a los miembros de estos grupos completar su desarrollo hasta la forma adulta en su propio "estanque privado". El huevo amniótico se caracteriza por cuatro **membranas extraembrionarias**: corion, amnios, alantoides y saco vitelino (Tabla 42-2). En los reptiles, el **corion** reviste el cascarón y hace posible el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono entre el embrión y el ambiente externo del huevo; el **amnios** encierra al embrión en un ambiente acuoso; el **alantoides** rodea y aísla los desechos, y el **saco vitelino** contiene la "yema de huevo".

En los mamíferos placentarios (todos los mamíferos excepto los marsupiales, como los canguros, y los monotremas, como el ornitorrinco), el embrión se desarrolla dentro del cuerpo de la madre hasta su nacimiento. No obstante, las cuatro membranas extraembrionarias siguen presentes (como un remanente del programa de desarrollo genético de los reptiles) y de hecho son esenciales para el desarrollo. La tabla 42-2 compara las estructuras y funciones de estas membranas extraembrionarias en reptiles y mamíferos.

Tabla 42-2 Membranas embrionarias de los vertebrados



Membrana	Estructura	Función	Estructura	Función
Corion	Membrana que recubre el interior del cascarón	Actúa como superficie respiratoria; regula el intercambio de gases y agua entre el embrión y el aire	Contribución fetal a la placenta	Permite el intercambio de gases, nutrimentos y desechos entre el embrión y la madre
Amnios	Saco que rodea al embrión	Rodea al embrión con líquido	Saco que rodea al embrión	Rodea al embrión con líquido
Alantoides	Saco conectado a la vía urinario embrionario; una membrana rica en capilares que recubre el interior del corion	Guarda los desechos (en especial la orina); actúa como superficie respiratoria	Saco membranoso que surge de los intestinos; varía en tamaño	Puede almacenar desechos metabólicos; contribuye a los vasos sanguíneos del cordón umbilical
Saco vitelino	Membrana que rodea a la yema	Contiene la yema como alimento; digiere la yema y transfiere sus nutrimentos al embrión	Pequeño saco membranoso lleno de líquido	Ayuda a absorber los nutrimentos de la madre; forma los glóbulos; contribuye al cordón umbilical

42.4 ¿CÓMO SE CONTROLA EL DESARROLLO?

Un cigoto contiene todos los genes necesarios para producir un animal completo. Casi todas las células del cuerpo contienen también todos estos genes; esto hace posible la clonación (*véase* el capítulo 9). Sin embargo, en cualquier célula determinada se utilizan o expresan algunos genes, mientras otros no. La diferenciación de las células durante el desarrollo surge debido a estas diferencias en la expresión genética.

Como se estudió en el capítulo 12, las células tienen diversas formas de controlar la expresión genética, incluida la regulación de los genes que se transcriben al ARN mensajero (ARNm). Las proteínas conocidas como factores de transcripción se unen al ADN cerca de las regiones promotoras donde empieza la transcripción de los genes. Distintos factores de trascripción se unen a diferentes genes y activan o desactivan su transcripción. Según cuáles sean los genes que se transcriban será lo que determinará la estructura y la función de la célula. Esto da lugar a una de las preguntas centrales sobre el desarrollo: ¿qué provoca que distintas células transcriban genes diferentes?

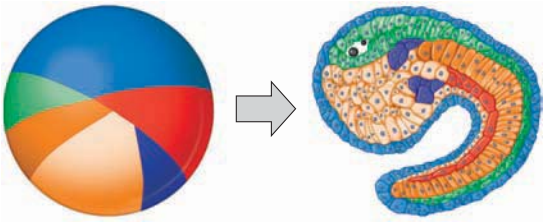
Durante la última década, las técnicas de biología molecular han revelado muchos de los genes y proteínas que participan en el desarrollo, y algunas de las interacciones entre ellos. Sin embargo, los principios fundamentales se descubrieron hace aproximadamente un siglo, utilizando herramientas no más avanzadas que fórceps, cuchillos diminutos y cabello de la cabeza de un bebé, como se estudia en el apartado "Investigación científica: Descubrimiento de los mecanismos del desarrollo animal" en las páginas 820 y 821.

Las moléculas posicionadas en el huevo y producidas por las células cercanas controlan la expresión genética durante el desarrollo embrionario

En los embriones animales, la diferenciación de las células individuales y el desarrollo de las estructuras completas se basan en uno o dos procesos: (1) las acciones de las sustancias reguladoras de los genes heredadas de la madre en su huevo y (2) la comunicación química entre las células del embrión.

Las moléculas maternas en el huevo pueden dirigir la primera diferenciación embrionaria

Como se vio en el capítulo 41, en esencia, todo el citoplasma en un cigoto (un óvulo fecundado) ya estaba en el óvulo antes de la fecundación; el espermatozoide contribuyó con poco más que un núcleo. En la mayoría de los invertebrados y algunos vertebrados, el ARNm específico y las moléculas proteínicas se concentran en distintos lugares del citoplasma del óvulo durante la ovogénesis. Algunas de estas proteínas son factores de transcripción que regulan cuáles genes se activan y cuáles se desactivan.



▲ FIGURA 42-4 Un "mapa de destino" del huevo o cigoto de un caracol marino Las sustancias reguladoras de los genes en el citoplasma del huevo o cigoto de un caracol marino controlan el inicio del desarrollo. Los colores en el huevo o cigoto y la larva muestran las partes del huevo que darán lugar a cada parte de la larva.

PREGUNTA Si el desarrollo humano estuviera determinado de una manera tan directa como éste, ¿crees que los gemelos serían más o menos comunes?

Durante las primeras divisiones de la segmentación después de la fecundación, el cigoto y sus células hijas se dividen en lugares específicos y en orientaciones específicas. Como resultado de ello, estas primeras células embrionarias reciben distintos ARNm maternales y factores de transcripción. Por tanto, distintas células transcriben genes distintos, empiezan a diferenciarse en distintos tipos de células y, en muchos casos, dan lugar a estructuras adultas específicas. El posicionamiento de las moléculas maternales en algunos óvulos controla con tanta fuerza el desarrollo, que es posible diagramar el óvulo de acuerdo con las principales estructuras que las células hijas van a producir heredando cada sección del citoplasma. Por ejemplo, en el huevo de caracol marino diagramado en la **FIGURA 42-4**, las células que reciben el citoplasma coloreado de azul formarán la piel, las células que reciben el citoplasma coloreado de verde formarán el sistema nervioso, y así sucesivamente.

En los embriones de los mamíferos, las evidencias actuales indican que todas las células formadas durante la segmentación son funcionalmente equivalentes. Al parecer, cuáles sean las células que den lugar a cada parte del embrión es cuestión de probabilidad, dependiendo del lugar donde se encuentren las células durante la transición de la mórula al blastocito (el equivalente de la blástula en los mamíferos; *véase* la sección 42.5).

La comunicación química entre las células regula la mayor parte del desarrollo embrionario

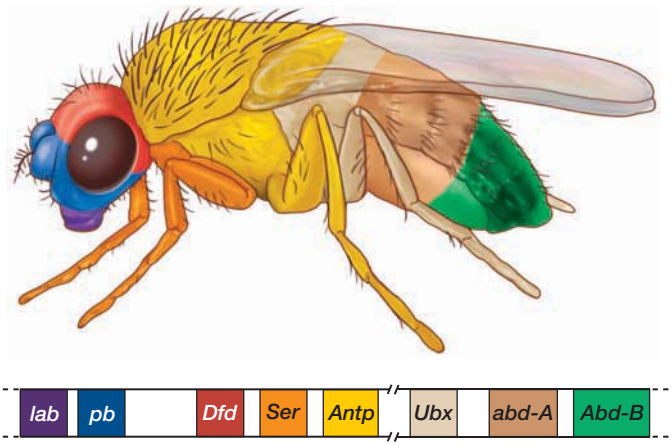
En todos los embriones animales, en algún punto, el destino de desarrollo de cada célula es determinado por interacciones químicas entre las células, en un proceso llamado **inducción**. Durante la inducción, ciertas células liberan mensajeros químicos que alteran el desarrollo de otras células, casi siempre cercanas. Grupos específicos de genes se activan de manera selectiva en las células receptoras, provocando que se diferencien en formas determinadas.

En los embriones de los anfibios se sabe desde principios del siglo XX que un grupo de células localizadas cerca del blastoporo (*véase* la figura 42-3c), llamado el *organizador*, determina si las células cercanas se convertirán en ectodermo o mesodermo, e incluso dónde se formará la cabeza y el sistema nervioso (*véase* Investigación científica: Descubrimiento de los mecanismos del desarrollo animal"). ¿Cómo logra esto el organizador? Las células del organizador liberan proteínas a las que se les dan nombres como Noggina, Cerbero (en la mitología griega, el perro de tres cabezas que cuida la entrada del inframundo) y Dickkopf (que en alemán significa "cabeza gruesa"). Estas proteínas interactúan con varios mensajeros más para estimular o reprimir la expresión de los genes en las células cercanas, a menudo genes que codifican los factores de transcripción y que, por tanto, ejercen efectos generalizados sobre la expresión genética. Así, las constelaciones de genes que se expresan determinan las estructuras y las funciones de las células. Cuando estas células se diferencian, liberan a su vez otros químicos que alteran el destino de otras células más, en una cascada que, con el tiempo, culmina en el desarrollo de los tejidos y órganos del cuerpo del animal adulto.

Los genes de la caja homeótica u *homeobox* regulan el desarrollo de segmentos completos del cuerpo

Los **genes de la caja homeótica** u *homeobox* se encuentran en animales tan diversos como las moscas de la fruta, las ranas y los seres humanos. Aunque sus funciones difieren de alguna manera en los diferentes animales, los genes de la caja homeótica se codifican para los factores de transcripción que regulan la transcripción de muchos otros genes. Cada gen de la caja homeótica tiene una responsabilidad importante en el desarrollo de una región particular del cuerpo. Los genes de la caja homeótica fueron descubiertos en las moscas de la fruta a principios de la década de 1980, en los que mutaciones específicas provocan que partes enteras del cuerpo se dupliquen, sean reemplazadas u omitidas. Por ejemplo, un gen mutante de la caja homeótica causa el desarrollo de un segmento extra del cuerpo de la mosca, completado con un par de alas adicional.

En todos los animales estudiados hasta la fecha, los genes de la caja homeótica están ordenados en los cromosomas de la cabeza a la cola. A principios del desarrollo, los genes de la caja homeótica son transcritos en una secuencia específica dentro del cuerpo del animal. Por ejemplo, los genes de la caja homeótica de la "cabeza" son transcritos en la parte anterior del embrión y los genes de la caja homeótica de la "cola" son transcritos en la cola, aunque por lo general en una región determinada se expresan múltiples genes de la caja homeótica (**FIGURA 42-5**).



▲ FIGURA 42-5 La secuencia de los genes de la caja homeótica en el cromosoma corresponde a su función en el desarrollo de los distintos segmentos del cuerpo En la mosca de la fruta *Drosophila*, cada gen de la caja homeótica está activo en el segmento del cuerpo mostrado con el mismo color, en un orden que va de la cabeza a la cola.

PREGUNTA Las serpientes tienen costillas desde atrás de la cabeza hasta casi la punta de la cola. Además, carecen de patas. Propón un posible mecanismo genético para esta estructura corporal, con base en los genes de la caja homeótica.

Investigación científica

Descubrimiento de los mecanismos del desarrollo animal

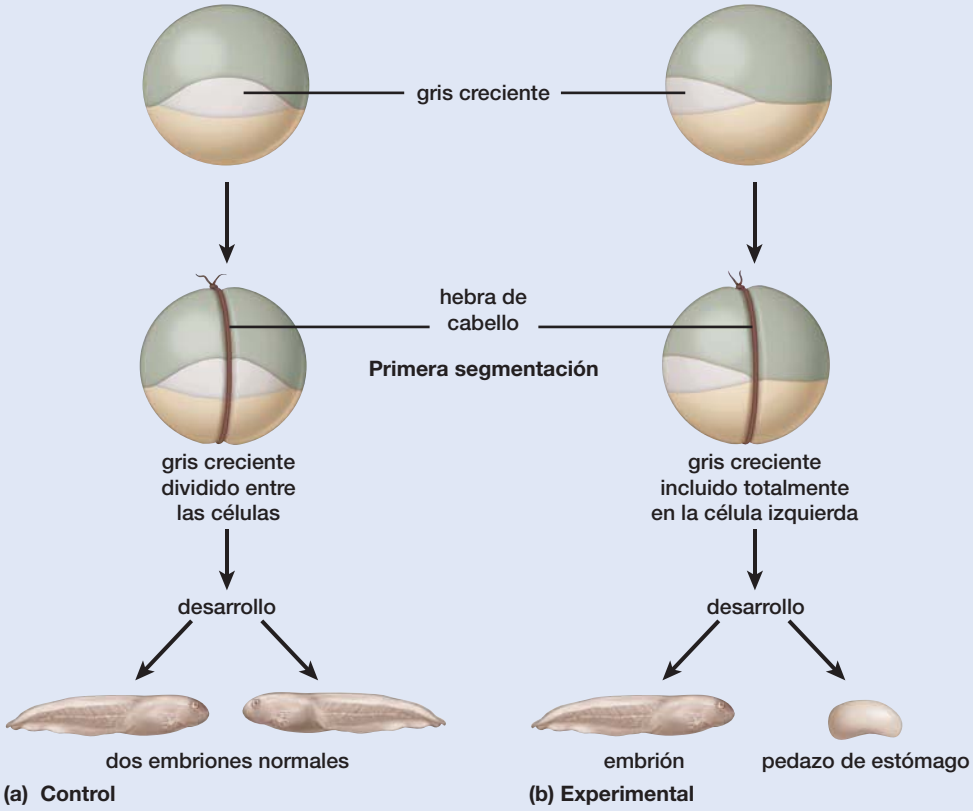
Desde hace mucho tiempo, los embriólogos utilizan los huevos o cigotos de los anfibios para estudiar el desarrollo. Estos huevos o cigotos son grandes (por lo general tienen más de un milímetro de diámetro) y muchos están pigmentados en patrones que sirven como marcadores naturales para los lugares específicos en el huevo. Asimismo, pueden tolerar en gran medida la manipulación experimental y aún así desarrollarse con normalidad. En la década de 1920, el embriólogo alemán Hans Spemann utilizó huevos de tritón para demostrar que, al menos en los embriones primarios, todos los núcleos contienen toda la información genética necesaria para producir un embrión completo.

Las moléculas en el citoplasma del huevo o cigoto regulan el desarrollo inicial

Spemann se preguntó de qué manera células genéticamente idénticas pueden producir estructuras tan diferentes como un cerebro, una pierna o un estómago. ¿Es probable que haya algo en el citoplasma del huevo o cigoto que determine cómo se utiliza la información genética?

Algunos óvulos de anfibios fecundados tienen tres regiones pigmentadas de manera diferente: oscura en la parte superior, clara en la parte inferior y una franja gris en forma de luna creciente en el centro, en uno de los lados del huevo (FIGURA E42-1). Por lo general, la primera división de segmentación es perpendicular a la zona gris, de modo que ambas células hijas reciben una parte de ésta. Sin embargo, en ocasiones, la primera segmentación no tiene la luna creciente: una de las células hija la recibe completa y la otra no recibe nada.

Utilizando unos fórceps muy pequeños, Spemann enlazó embriones de salamandra de dos células con cabello de su pequeña hija, Margrette, y apretó las pinzas para separar ambas células. Si las dos células separadas contenían material creciente, ambas se desarrollaban en embriones normales (FIGURA E42-1a). Pero si sólo una de las células contenía material creciente, ésta se desarrollaría con normalidad, mientras que la otra formaría una burbuja que Spemann llamó "pedazo de estómago" (FIGURA E42-1b). Spemann llegó a la conclusión de que algo, en un lugar específico del citoplasma, regulaba el uso de la información genética que las dos células hijas recibían. En términos modernos, las moléculas reguladoras de genes en lugares específicos en el citoplasma del huevo alteraron la expresión genética y determinaron el destino de desarrollo de las células hijas.



▲ FIGURA E42-1 **El citoplasma del huevo o cigoto controla el desarrollo primario en los anfibios**
(a) En las salamandras y otros anfibios, la primera división de segmentación casi siempre corta el gris creciente de modo que ambas células hijas reciben parte del material creciente. Al separar las dos células se producen dos embriones normales. **(b)** En ocasiones, la primera división incluye todo el creciente en el citoplasma en una de las células hijas. Si ambas células se separan, sólo la célula con el material creciente puede formar un embrión.

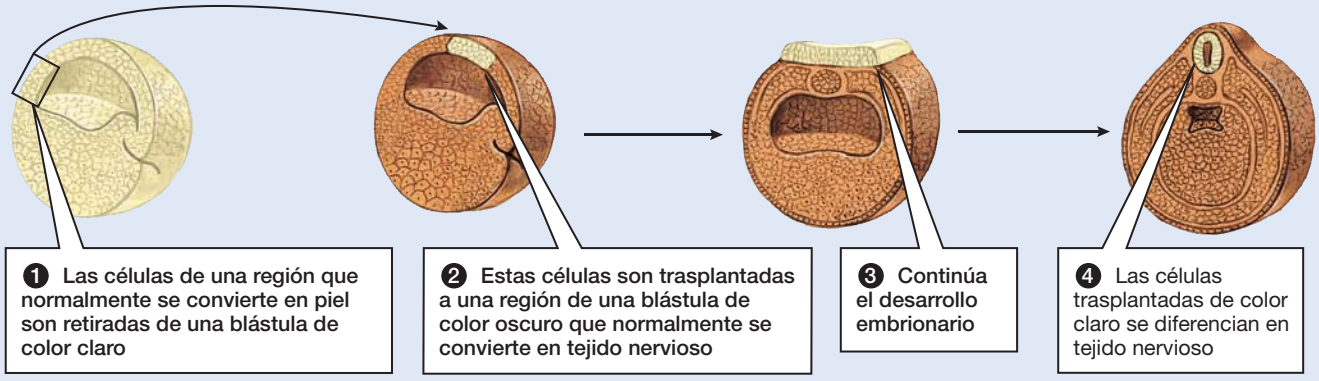
Ciertas células determinan el desarrollo de sus vecinas

¿Qué sucede con el desarrollo posterior? Desde luego, el huevo o cigoto no puede precisar de manera infinita el posicionamiento de miríadas de moléculas, enviadas a células hijas con tanta precisión que una partícula de citoplasma genere una pierna, otra un brazo y otra un ojo. Claro que no. Spemann y otros embriólogos han hecho experimentos en los que segmentos de embrión, casi siempre en la etapa de la blástula, fueron trasplantados a diversos lugares en otros embriones de la misma especie. Descubrieron que, en general, el destino de las células trasplantadas no estaba predeterminado: los trasplantes asumieron el destino de desarrollo del área en la que fueron trasplantados (FIGURA E42-2a).

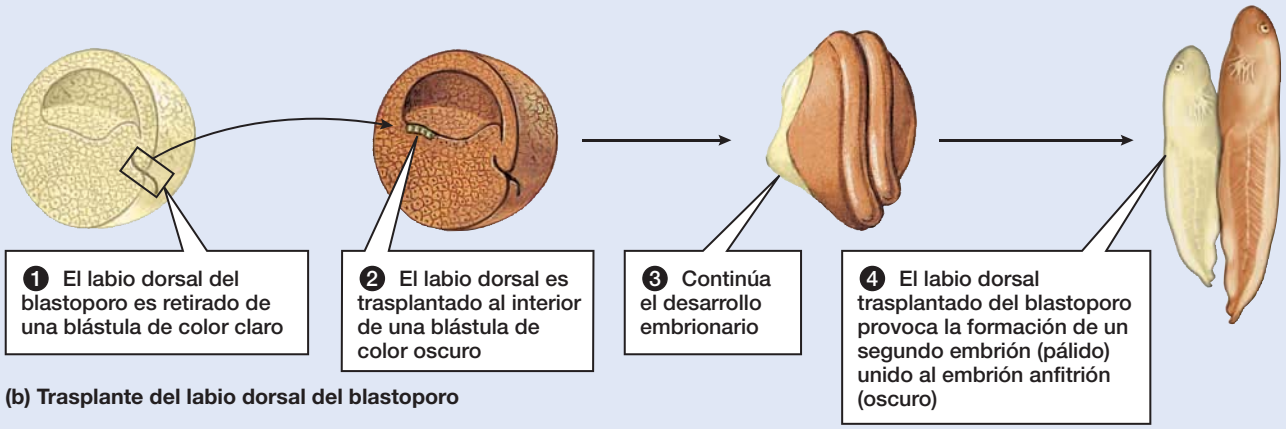
Sin embargo, Spemann encontró que un pequeño parche de células (conocido como "labio dorsal"), localizado cerca del blastoporo, sigue su propia trayectoria de desarrollo, sin importar el lugar del embrión receptor al que se trasplante. De hecho, las células del labio dorsal provocaron la formación de una segunda cabeza en el embrión receptor y en realidad produjeron un renacuajo con dos cabezas.

En la década de 1920, Spemann y una estudiante de último año, Hilde Mangold, llevaron a cabo un experimento brillante demostrando que las células del labio dorsal trasplantadas en realidad cambiaron el destino de desarrollo de las células del embrión receptor. Mangold cortó partes de embriones de tritones de color pálido y las trasplantó a embriones de tritones de color oscuro y viceversa. Los trasplantes del labio dorsal del blastoporo provocaron que el tejido circundante formara partes de una segunda cabeza y, en ocasiones, se convirtieran en embriones secundarios casi completos (FIGURA E42-2b). Spemann y Mangold llegaron a la conclusión de que el labio dorsal, ahora llamado organizador de Spemann, "organizó" las células circundantes para que formaran el eje de la cabeza a la cola del embrión. Ahora se sabe que Noggin, Cerbero, Dickkopf y otras moléculas liberadas por el organizador inducen las trayectorias específicas de desarrollo en las células cercanas.

En 1935, Spemann recibió el Premio Nobel de Fisiología o Medicina. Hilde Mangold murió trágicamente en un incendio en 1924 y por tanto no pudo compartir el premio. (El Premio Nobel no se otorga post mórtem.) En reconocimiento a las contribuciones de Mangold, Spermann se refería a "los experimentos de Hilde Mangold" al describir estos resultados.

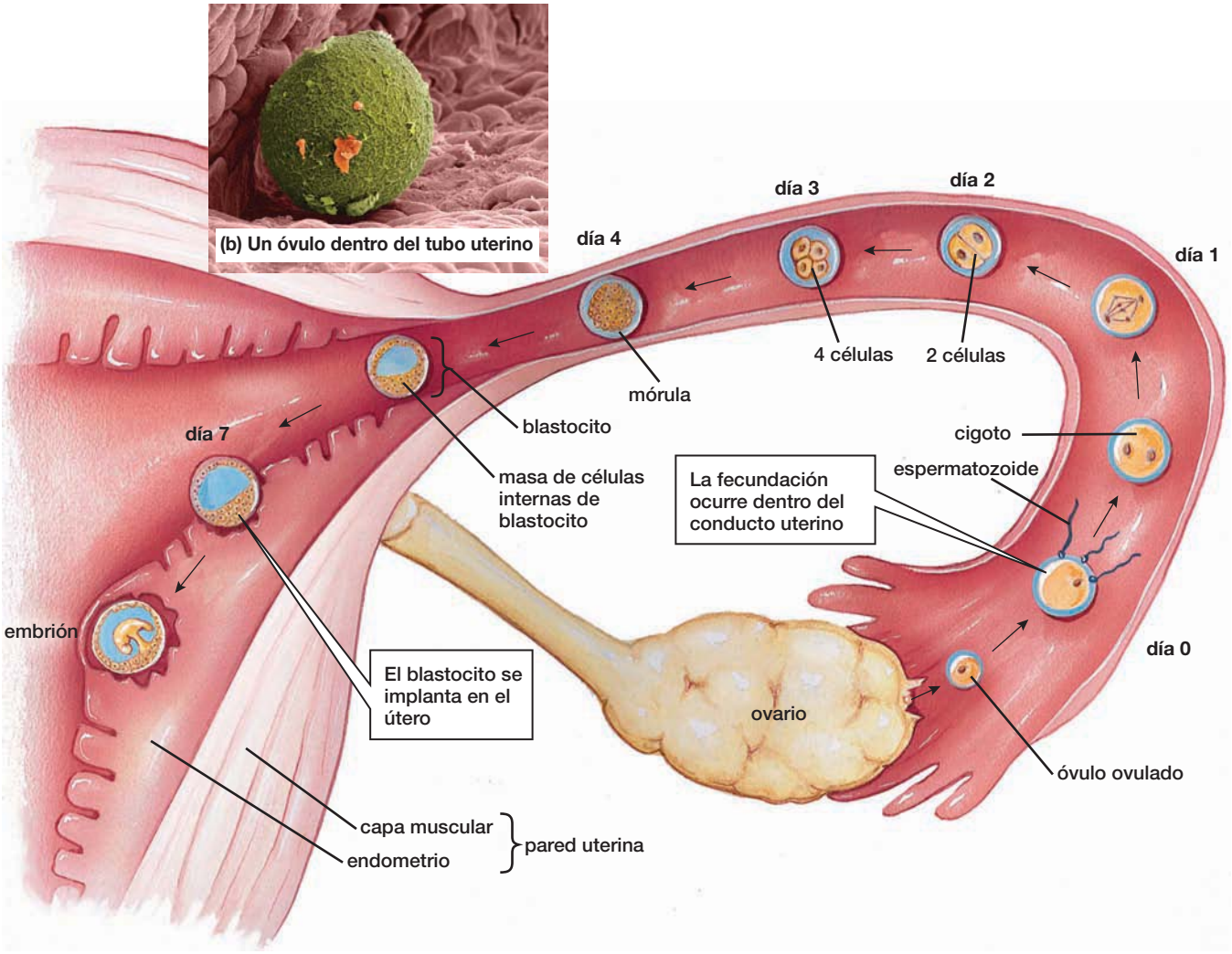

1 Las células de una región que normalmente se convierte en piel son retiradas de una blástula de color claro
2 Estas células son trasplantadas a una región de una blástula de color oscuro que normalmente se convierte en tejido nervioso
3 Continúa el desarrollo embrionario
4 Las células trasplantadas de color claro se diferencian en tejido nervioso

(a) Un experimento de trasplante típico


1 El labio dorsal del blastoporo es retirado de una blástula de color claro
2 El labio dorsal es trasplantado al interior de una blástula de color oscuro
3 Continúa el desarrollo embrionario
4 El labio dorsal trasplantado del blastoporo provoca la formación de un segundo embrión (pálido) unido al embrión anfitrión (oscuro)

(b) Trasplante del labio dorsal del blastoporo

▲ **FIGURA E42-2 Inducción** Durante la mayor parte del desarrollo, el destino de cualquier célula está fuertemente influido por las células que la rodean. **(a)** Cuando parte de la blástula es trasplantada a una segunda blástula, por lo general las células circundantes inducen al trasplante a asumir las características de la región en la cual se coloca éste. **(b)** Sin embargo, un labio dorsal trasplantado del blastoporo induce a las células circundantes a cambiar su destino y a desarrollarse en la mayor parte de las estructuras de un embrión secundario.



▲ **FIGURA 42-6 El recorrido del óvulo** **(a)** Un óvulo humano es fecundado en el conducto uterino y viaja lentamente hacia el útero. En su camino, el cigoto se divide unas cuantas veces, convirtiéndose primero en una mórula y luego en un blastocito. Cuando el blastocito alcanza el endometrio uterino, se refugia ahí. **(b)** El óvulo, rodeado por células del folículo (la corona radiada), es transportado en el conducto uterino hacia el útero.

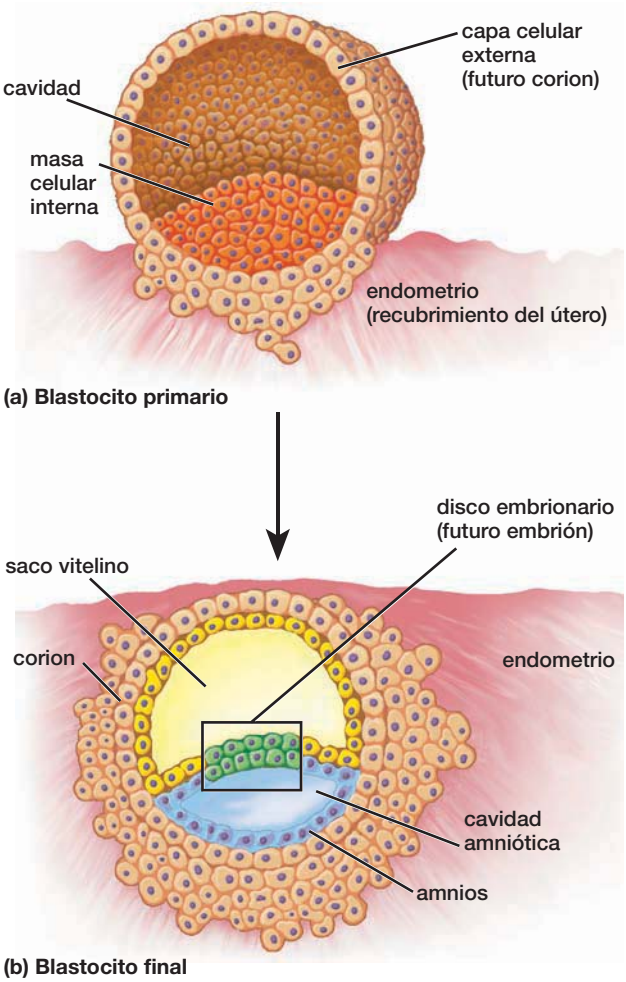
PREGUNTA Recuerda la estructura de un óvulo humano ovulado y el proceso de fecundación del capítulo 41. ¿Qué debe suceder antes de que un blastocito pueda implantarse?

42.5 ¿CÓMO SE DESARROLLAN LOS SERES HUMANOS?

El desarrollo humano es controlado por los mismos mecanismos que controlan el desarrollo de otros animales. De hecho, nuestro desarrollo refleja en gran medida nuestra herencia evolutiva.

La diferenciación y el crecimiento son rápidos durante los primeros dos meses

Un óvulo humano casi siempre es fecundado en el conducto uterino y lleva a cabo algunas divisiones de segmentación en este lugar, convirtiéndose en una mórula en su camino hacia el útero (FIGURA 42-6). Alrededor del quinto día después de la fecundación, el cigoto se ha desarrollado en una esfera hueca de células, conocida como **blastocito** (la versión en los mamíferos de una blástula; FIGURA 42-7a). Un blastocito consiste en una capa externa de células que rodean a un grupo de células llamado **masa celular interna**. La capa celular externa se adhiere y luego se integra al endometrio del útero, proceso conocido como **implantación** (FIGURAS 42-7a,b). Esta capa celular externa se convertirá en el corion. El complejo entretejido del corion y el endometrio forma la placenta, que se describe más adelante en este capítulo. El corion secreta gonadotropina coriónica (CG, por sus siglas en inglés) que impide la muerte del cuerpo lúteo (*véanse* las páginas 802 y 803). El cuerpo lúteo sostiene el embarazo secretando progesterona y estrógeno durante los primeros dos meses, hasta que la placenta lo reemplaza en la secreción de estas hormonas.



▲ **FIGURA 42-7 Implantes de un blastocito** **(a)** Al refugiarse en el recubrimiento uterino, la capa celular exterior del blastocito forma el corion, la contribución embrionaria a la futura placenta. **(b)** Unos cuantos días después, el blastocito se sumerge por completo debajo del recubrimiento uterino. La masa de células interna empieza a desarrollarse en el saco vitelino, el amnios y el disco embrionario.

Todas las células de la masa celular interna tienen el potencial de desarrollarse en cualquier tipo de tejido. Esta sorprendente flexibilidad permite a la masa celular interna producir tanto el embrión completo como las tres membranas extraembrionarias restantes. La masa celular interna también es la fuente de células madre embrionarias humanas, que los investigadores esperan que algún día puedan usarse para reemplazar tejidos dañados en los adultos, como se describe en la sección "Guardián de la salud: La promesa de las células madre", en las páginas 826 y 827.

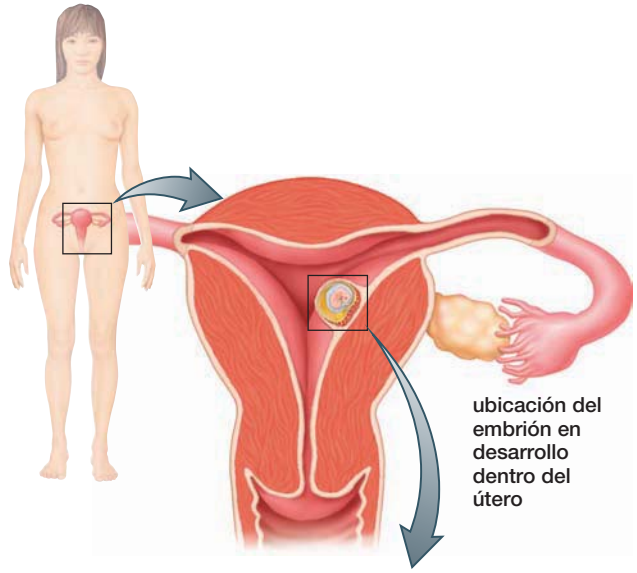
Después de la implantación, se forman dos cavidades y ocurre la gastrulación

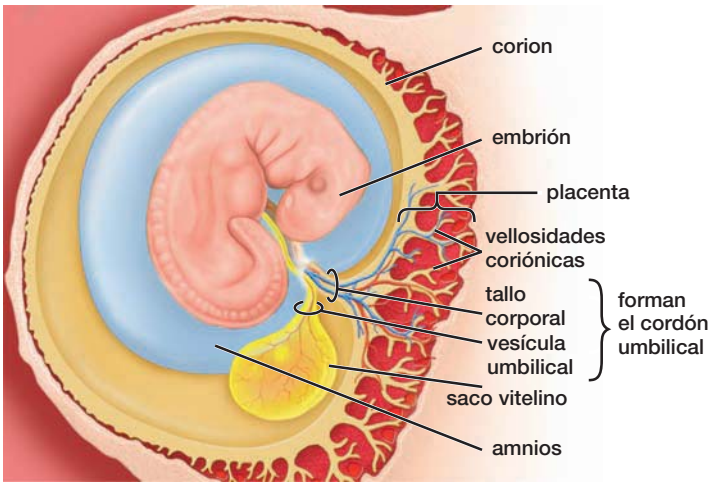
Durante la segunda semana, la masa celular interna crece y se divide, formando dos sacos llenos de líquido separados por una doble capa de células llamada **disco embrionario** (*véase* la figura 42-7b). Una de las capas de células es continua con el saco vitelino, aunque en los mamíferos placentarios (que forman placenta) no contiene yema. La segunda capa de células es continua con el amnios.

La gastrulación empieza cerca del final de la segunda semana posterior a la fecundación, y casi siempre termina para el final de la tercera semana. Las dos capas del disco embrionario se separan ligeramente, y se forma una hendidura en la capa celular del lado del amnios del disco. (Esta hendidura es el equivalente del blastoporo de los anfibios en el blastocito.) Las células migran a través de la hendidura hacia el interior del disco, formando el mesodermo, el endodermo y la cuarta membrana extraembrionaria, el alantoides. Las células que permanecen en la superficie se convierten en el ectodermo.

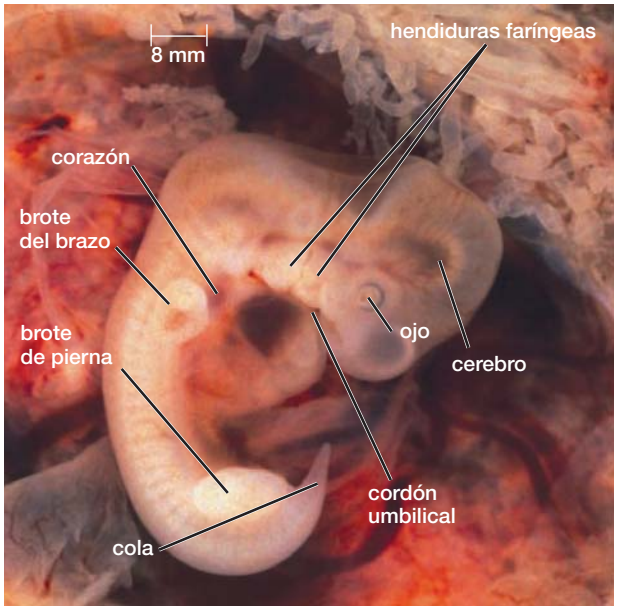
Las estructuras corporales empiezan a formarse durante las semanas tres a ocho

Durante la tercera semana de desarrollo, en el embrión empieza a formarse la espina dorsal y el cerebro. El corazón comienza a latir alrededor del inicio de la cuarta semana. En este momento, el embrión se integra a la cavidad uterina, bañado en el líquido contenido dentro del amnios (**FIGURA 42-8**). Mientras tanto, el





▲ **FIGURA 42-8 Desarrollo humano durante la cuarta semana** El embrión crece dentro del útero, y la placenta está limitada a un lado. El tallo corporal y la vesícula umbilical se combinan para formar el cordón umbilical, que intercambia desechos y nutrimentos entre el embrión y la madre.



▲ **FIGURA 42-9 Un embrión humano de cinco semanas de edad** Al final de la quinta semana, la cabeza del embrión humano representa casi la mitad de su cuerpo. Una cola y las hendiduras de la faringe (branquias) son claramente visibles, lo cual es una evidencia de nuestra relación evolutiva con otros vertebrados.

cordón umbilical se forma de la fusión de la vesícula umbilical y el tallo corporal. La vesícula umbilical conecta al saco vitelino (un "remanente" evolutivo que desempeña la función de la yema de brindar los nutrimentos a los reptiles en etapa embrionaria) con el tubo digestivo embrionario. El tallo corporal contiene el alantoides, que contribuye con los vasos sanguíneos que se convertirán en las arterias y venas umbilicales. Ahora, el cordón umbilical conecta al embrión con la placenta, que se formó de la fusión del corion del embrión con el recubrimiento del útero.

Durante la cuarta y quinta semanas, el embrión desarrolla una cola prominente y las hendiduras de la faringe (branquias) (ranuras detrás de la cabeza homólogas a las branquias de un pez en desarrollo, FIGURA 42-9). Estas estructuras constituyen una reminiscencia de que compartimos antecedentes evolutivos con otros vertebrados que conservan sus branquias en la edad adulta. Sin embargo, en los seres humanos, desaparecen al continuar el desarrollo. Para la séptima semana, el embrión tiene ojos rudimentarios y un cerebro que se desarrolla con rapidez, y empieza a desaparecer la membrana entre los dedos de pies y manos.

Después de dos meses, el embrión es un ser humano fácil de reconocer

Al acercarse el final del segundo mes, casi todos los órganos principales han empezado a desarrollarse. Muchas estructuras, como los brazos y las piernas, tienen una forma humana que se reconoce con facilidad. Las gónadas aparecen y se desarrollan en testículos u ovarios. Se secretan hormonas sexuales: ya sea testosterona de los testículos o estrógeno de los ovarios. Estas hormonas afectarán el futuro desarrollo del embrión; no sólo en lo que respecta a los órganos reproductores sino también lo concerniente al cerebro y otras partes del cuerpo. Después del segundo mes de desarrollo, el embrión tiene una apariencia humana en general, y se conoce como **feto** (FIGURA 42-10).

Los primeros dos meses de embarazo constituyen un periodo de diferenciación y crecimiento muy rápidos para el embrión, así como de peligro considerable. Aunque son vulnerables durante todo el proceso, los órganos en rápido desarrollo son especialmente sensibles a las sustancias tóxicas durante este periodo.

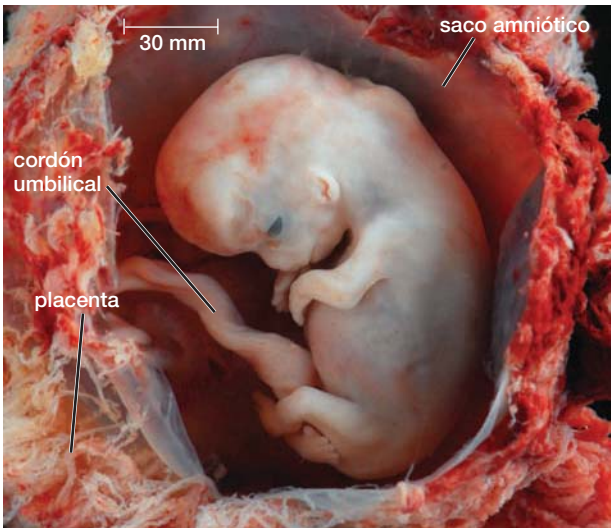
El crecimiento y el desarrollo continúan durante los últimos siete meses

El feto crece y se desarrolla durante siete meses más. El cerebro sigue desarrollándose con rapidez y la cabeza sigue siendo desproporcionadamente grande. Conforme el cerebro y la médula espinal crecen, empiezan a generar comportamientos. Desde el tercer mes de embarazo, el feto puede moverse y responder a los estímulos. Aparecen algunos comportamientos distintivos, como succionar, que tendrán una importancia obvia después del nacimiento. Los pulmones, el estómago, los intestinos y los riñones se agrandan y se vuelven funcionales, aunque no se van a usar sino hasta después del nacimiento. Casi todos los fetos de 32 semanas o más pueden sobrevivir fuera del útero con asistencia médica; por lo general, medidas heroicas pueden salvar a los infantes que nacen prematuramente como a las 26 semanas, aunque los fetos más maduros tienen mayores probabilidades de una supervivencia con salud.

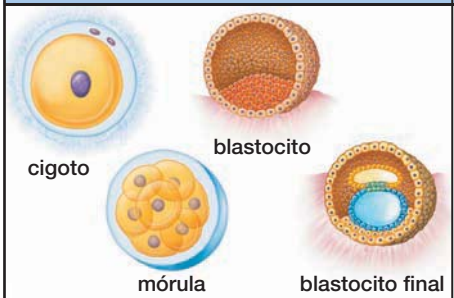
La FIGURA 42-11 resume el desarrollo embrionario del ser humano desde la fecundación hasta el término del embarazo.

La placenta intercambia materiales entre la madre y el embrión

Durante los primeros días después de la implantación, el embrión obtiene nutrimentos directamente del endometrio. Durante la semana siguiente, la **placenta** empieza a desarrollarse a partir de estructuras interconectadas producidas por el embrión y el endometrio (FIGURA 42-12). La capa exterior del blastocito



▲ **FIGURA 42-10 Un embrión humano de ocho semanas** Al final de la octava semana, el embrión es claramente un ser humano en apariencia y ahora se conoce como feto. La mayor parte de los órganos principales del cuerpo adulto han empezado a desarrollarse.

semana 1	semana 2	semana 3	semana 4	semana 5	semana 6
cigoto a blastocito final		embrión			
		0.06-0.1 pulgadas (1.5-2.5 mm)	0.12-0.20 pulgadas (3-5 mm)	0.28-0.35 pulgadas (7-9 mm)	0.32-0.43 pulgadas (8-11 mm)
La segmentación del cigoto forma la mórula y luego el blastocito, que se implanta en el útero.	El blastocito crece en el endometrio; forma el saco vitelino, el amnios y el disco embrionario.	Ocurre la gastrulación; notocorda y principio de la forma del tubo neural.	El tubo neural se cierra; se forman los retoños de brazos y cola, así como las hendiduras de la faringe (branquias); el corazón late.	Los ojos empiezan a formarse; se forman los retoños de las piernas; el cerebro se agranda.	Se forman los oídos externos y los dedos con membranas; desaparecen las hendiduras de la faringe (branquias) y la cola.

semana 7	semana 8	semana 10	semana 12	semana 16
embrión		feto		
0.67-0.79 pulgadas (1.7-2.0 cm)	0.90-1.10 pulgadas (2.3-2.8 cm)	1.25-1.75 pulgadas (3.2-4.4 cm)	2-3 pulgadas (5-7.6 cm)	4-5 pulgadas (10.2-12.7 cm)
Se forman los dedos del pie con membranas; los huesos empiezan a endurecerse; la columna se endereza; los párpados empiezan a formarse.	Todos los órganos principales comienzan a formarse; los brazos se pueden doblar; se distinguen los dedos. Se forman los rasgos faciales y los oídos externos.	Después de ocho semanas, el embrión se llama feto. Se forman los glóbulos rojos; se separan los dedos del pie; los párpados ya están desarrollados; están presentes las partes más importantes del cerebro; las manos pueden formar puños.	El cuello está bien definido; están presentes los genitales masculinos o femeninos; brazos y piernas se mueven; los dientes empiezan a formarse; es posible detectar el ritmo cardiaco electrónicamente.	Ocurren movimientos de succión y deglución; el hígado y el páncreas empiezan a funcionar. El cuerpo ha crecido en relación con la cabeza; los órganos principales continúan desarrollándose. La madre puede sentir el movimiento; el peso aproximado es de 140 gramos.

semana 20	semana 24	semana 30	semana 36
feto			
6-7 pulgadas (15.2-17.8 cm)	8-9 pulgadas (20.3-22.9 cm)	15-16 pulgadas (38.1-40.6 cm)	16-19 pulgadas (40.6-48.3 cm)
El feto puede succionar su pulgar; brazos y piernas pueden golpear y patear; el cuerpo puede cambiar de posición. Se forman las uñas; la grasa se deposita debajo de la piel; aparecen las cejas y las pestañas.	El desarrollo del cerebro continúa, se desarrolla la audición y los ojos pueden moverse. El feto puede tener hipo, entrecerrar los ojos, sonreír y fruncir el ceño. El feto puede tener cabello en la cabeza. Aparecen las huellas dactilares únicas. El peso está entre 450 y 675 gramos.	Continúa el desarrollo del cerebro; los ojos se abren y cierran y ve la luz; el feto patea y se estira. Ocurren movimientos de respiración pero los pulmones no están maduros. Los huesos están presentes pero son flexibles. El bebé podría sobrevivir si naciera en este momento.	Los ojos se abren y cierran en forma correspondiente a los ciclos de vigilia y sueño; la grasa corporal aumenta; los pulmones y otros órganos son funcionales. El bebé puede asir y orientarse hacia la luz. El peso aproximado es de 2.25 a 2.7 kilogramos, y ya no se consideraría prematuro si naciera en este momento. El término completo es de 38 semanas.

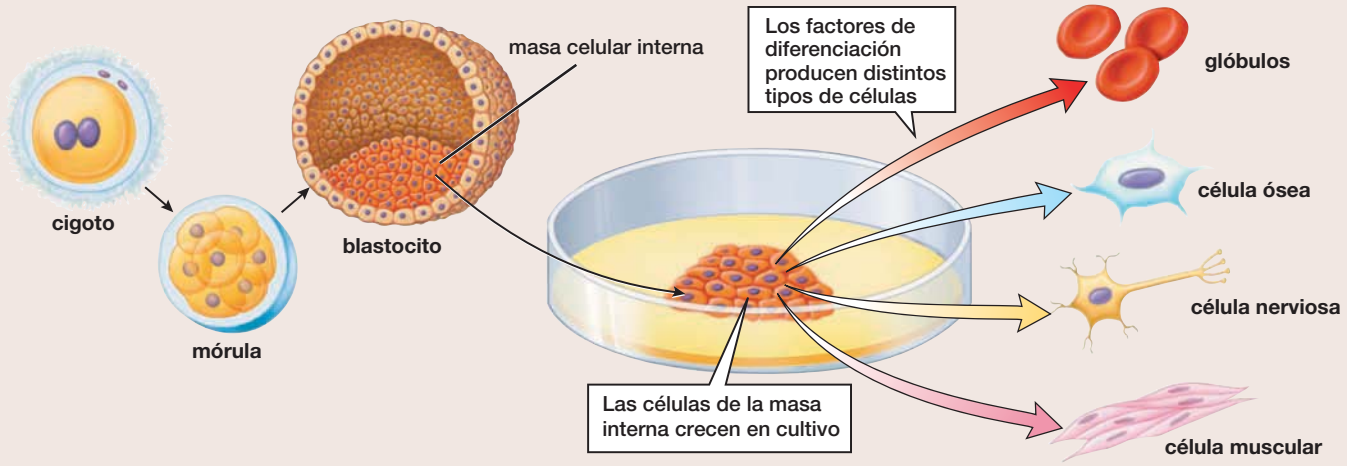
▲ **FIGURA 42-11** **Un calendario del desarrollo desde el cigoto hasta el nacimiento**

Guardián de la salud

La promesa de las células madre

La mayoría de las células en los animales adultos están comprometidas a seguir una ruta de desarrollo específica y no pueden diferenciarse en otros tipos de células. En contraste, una **célula madre** no se ha diferenciado y puede dar lugar a más de un tipo de células. El potencial médico de las células madre es muy amplio (las víctimas de ataques cardiacos, infartos, lesiones en la médula espinal y enfermedades degenerativas como artritis y mal de Parkinson se beneficiarían si sus tejidos dañados pudieran regenerarse).

Existen tres fuentes de células madre. La primera, las **células madre embrionarias (CME)** se derivan de la masa celular interna (*véase* la figura 42-7). Desde luego, en el embrión intacto, las células madre de la masa celular interna producen todos los tipos de células de todo el cuerpo. Las CME que crecen en cultivos celulares también pueden generar cualquier tipo de célula en el cuerpo, si son expuestas a la mezcla correcta de proteínas y otras moléculas que las sitúan en una ruta de diferenciación u otra (FIGURA E42-3). La segunda es que, la mayoría de las partes del cuerpo, incluidos músculos, piel, hígado, cerebro y corazón, contienen números reducidos de células madre, conocidas como **células madre adultas (CMA)**, aunque también están presentes en los niños. Las CMA pueden diferenciarse sólo en unos cuantos tipos de células. Las células madre de la médula ósea, que normalmente producen tanto glóbulos rojos como blancos,



▲ FIGURA E42-3 **Cultivo de células madre embrionarias de la masa celular interna de un blastocito**

forma el corion, en el que crecen **vellosidades coriónicas** parecidas a dedos que se extienden hacia el endometrio. Los vasos sanguíneos del cordón umbilical conectan al sistema circulatorio del embrión con una densa red de capilares en las vellosidades. Mientras tanto, la implantación ha erosionado algunos de los vasos sanguíneos del endometrio, produciendo acumulaciones de sangre materna que bañan las vellosidades coriónicas.

La sangre del embrión y la sangre de la madre permanecen separadas por las paredes de las vellosidades y sus capilares, de modo que en realidad ambos suministros de sangre no se mezclan. Sin embargo, este arreglo permite que muchas moléculas pequeñas se muevan entre la sangre de la madre y la sangre del embrión. El oxígeno pasa de la madre al embrión. Los nutrimentos, muchos asistidos por un transporte activo, también pasan de la madre al embrión. El dióxido de carbono y los desechos, como la urea, pasan de la sangre del embrión a la de la madre.

Las membranas de los capilares y las vellosidades coriónicas actúan como barreras para algunas sustancias, incluidas las proteínas grandes y las células. Sin embargo, algunos organismos que causan enfermedades y muchos químicos dañinos, incluido el alcohol, pueden penetrar en la placenta, como se describe en "Guardián de la salud: La placenta: ¿barrera o puerta abierta?", en la página 829.

La placenta secreta hormonas esenciales para el embarazo

Para el final del primer trimestre, la placenta secreta cantidades significativas de estrógeno y progesterona, suficientes para sostener

Estudio de caso continuación

Los rostros del síndrome de alcoholismo fetal

El alcohol tiene distintos efectos sobre el cerebro en desarrollo; entre ellos, la interferencia con el metabolismo energético y la interrupción de la capacidad de las células para reconocer a sus vecinas, migrar a los lugares correctos y desarrollar las conexiones correctas con otras células del cerebro. Las ubicaciones y conexiones celulares incorrectas resultantes nunca podrán repararse. Por ejemplo, el cuerpo calloso, la franja de axones que interconecta los dos hemisferios cerebrales (*véase* la figura 38-12), a menudo es menor y en ocasiones no existe en niños con SAF, de modo que los lados izquierdo y derecho del cerebro no pueden comunicarse de manera apropiada entre sí. Muchas células cerebrales mueren si no se realizan las conexiones correctas, lo que da como resultado una reducción en el tamaño de muchas estructuras del cerebro.

se han utilizado durante décadas en trasplantes para tratar enfermedades como la leucemia.

La tercera es que, al insertar varios genes en ellas, las células adultas (que no son células madre) pueden transformarse en **células madre pluripotentes inducidas (CMPi)**, que parecen poder diferenciarse en todos los tipos celulares. Hasta principios de 2009, la generación de CMPi requería por lo menos de un gen causante de cáncer o del uso de un virus potencialmente peligroso que insertara su ADN en los cromosomas de la célula anfitriona. Estas dos técnicas probablemente harían que las CMPi resultantes fueran inseguras para aplicaciones en seres humanos. Por tanto, una meta importante de los investigadores especializados en las CMPi consiste en producirlas con métodos que no utilicen virus ni genes causantes de cáncer. En septiembre de 2009, un grupo en el Instituto Salk y la Universidad de California en San Diego reportó que había transformado células madre neurales de fetos humanos en CMPi utilizando un solo gen no carcinogénico. Aunque existen algunas diferencias entre estas CMPi y las CME, ofrecen la promesa de que quizá algún día sea posible que las CMPi sean seguras para uso clínico.

¿De qué manera las células madre se podrían usar en la medicina? En un experimento, los investigadores indujeron ataques cardiacos en ratones y luego inyectaron CMA en el corazón dañado. Las CMA se multiplicaron y repararon parcialmente el músculo cardiaco. Asimismo, los investigadores han podido hacer que las CME humanas se diferencien en células secretoras de insulina y esperan que éste sea el primer paso hacia una cura para la diabetes tipo I (*véase* "Guardián de la salud: Más cerca de una cura para la diabetes", en la página 727).

Sin embargo, existen obstáculos significativos que es necesario superar antes de que las células madre se conviertan en terapias efectivas. En primer lugar, es necesario destruir los embriones para obtener CME (al menos con la tecnología actual). Muchas personas se oponen a este procedimiento, aun cuando los embriones sean "adicionales" creados para la fecundación *in vitro* y de todos modos estén destinados a la destrucción.

En segundo lugar, el sistema inmunitario rechazaría las CMA o CME que no fueran genéticamente iguales, o por lo menos muy similares, al receptor. Esto da lugar a las propuestas de **clonación terapéutica**, las cuales comprenden la inserción del núcleo de una de las células de un paciente en un óvulo cuyo núcleo fue eliminado, con el fin de crear CME que no sean rechazadas. Una vez más, se destruiría un embrión para obtener las CME, de modo que este procedimiento también es controvertido.

En tercer lugar, ¿las CME e CMPi son suficientemente seguras para utilizarlas en personas? A principios de 2009, los medios reportaron que un niño israelí había sido trasladado a Rusia y se le habían inyectado CME en tres ocasiones desde 2001 en un intento por curarlo de una rara enfermedad cerebral. Sin embargo, algunas de las CME crecieron formando un tumor (benigno, afortunadamente). Los investigadores y médicos especializados en las células madre enfatizan que no se han realizado estudios de seguridad sobre las terapias con células madre, de modo que este procedimiento nunca se debió haber realizado. Algunas terapias experimentales con células madre en ratones no inducen tumores, de modo que hay esperanzas de que las células madre puedan ser seguras.

A pesar de estas dificultades, los investigadores se muestran entusiastas acerca del futuro de las células madre para las terapias. En el mejor de los escenarios, si es posible hacer que las CMPi sean seguras y aún así se sigan diferenciando en cualquier tipo de células que se desee, entonces se resolverán los problemas del uso de las CME, del rechazo por parte del sistema inmunitario y del aspecto ético de la clonación terapéutica.

su propio crecimiento y desarrollo. Para este momento, el cuerpo lúteo se degenera, de modo que ahora el futuro del embarazo depende de las hormonas placentarias. Estas hormonas estimulan también el desarrollo de las glándulas mamarias. Por último, la progesterona inhibe también las contracciones prematuras de los músculos uterinos.

El embarazo culmina en el trabajo de parto y el alumbramiento

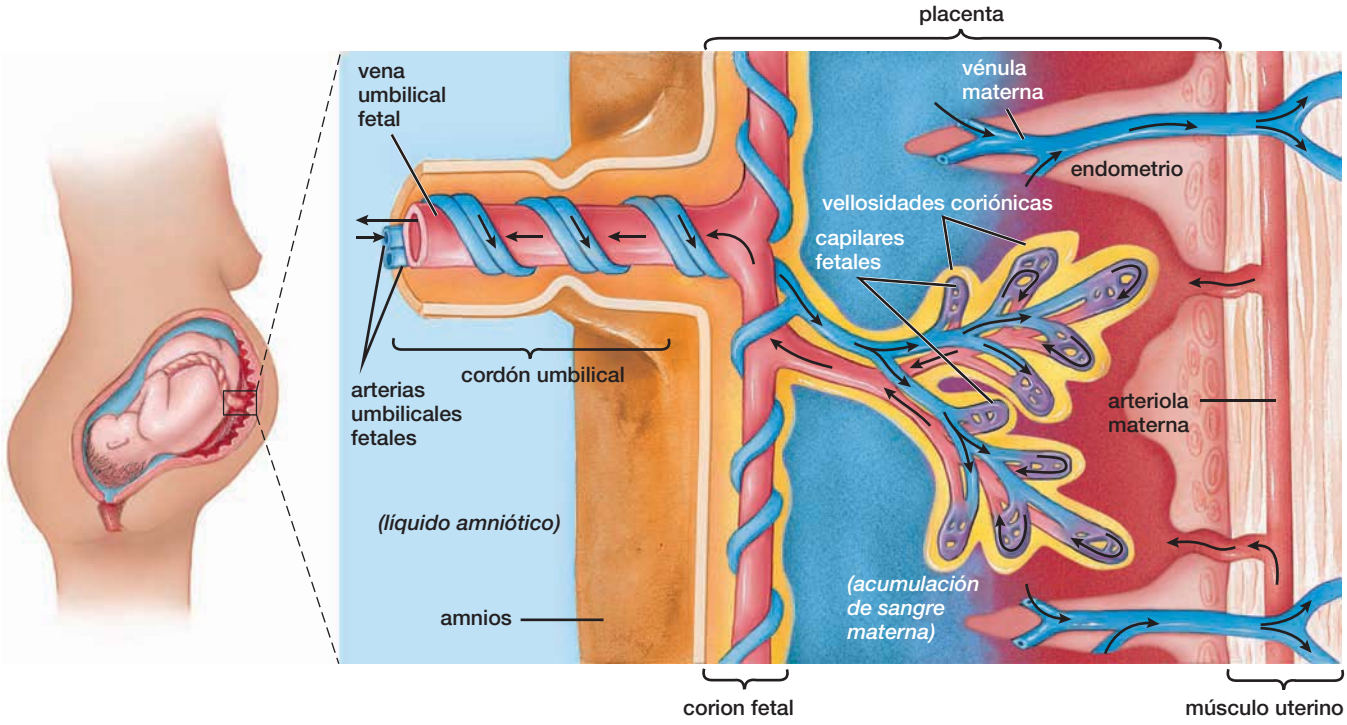
Durante los últimos meses del embarazo, el feto casi siempre se posiciona de cabeza en el útero, con la corona del cráneo descansando contra el cérvix (y sostenida por éste). Por lo general, el alumbramiento (expulsión del feto por el útero) (**FIGURA 42-13**) inicia hacia el final del noveno mes. El nacimiento es el resultado de una interacción compleja entre el estiramiento del útero provocado por el feto en crecimiento y las hormonas maternas y fetales que finalmente disparan el **trabajo de parto**; esto es, las contracciones del útero que dan como resultado el nacimiento del bebé.

A diferencia de los músculos esqueléticos, los músculos lisos del útero pueden contraerse en forma espontánea, y el estiramiento aumenta su tendencia a contraerse. Conforme el bebé crece, estira los músculos uterinos, que en ocasiones se contraen semanas antes del parto. Nadie sabe qué inicia la labor de parto en los seres humanos, pero las señales químicas tanto de la placenta como del feto maduro podrían estar involucradas. Cualquiera que sea el estímulo inicial, la placenta libera prostaglandinas, que aumentan las probabilidades de que los músculos

¿Te has preguntado...

por qué el nacimiento de un bebé es tan difícil?

En comparación con el nacimiento de otros animales, el nacimiento de un niño es una tarea ardua. ¿Por qué? Probablemente por dos razones. En primer lugar, caminamos erguidos, lo que requiere de una forma de pelvis diferente en comparación con los animales de cuatro patas. Por tanto, la abertura pélvica de una mujer es pequeña (para el tamaño de su cuerpo) y asimétrica. En segundo lugar, los infantes humanos tienen la cabeza muy grande, y en realidad debe aplastarse un poco para pasar por la abertura pélvica. Los monos, que tienen crías con cabeza relativamente pequeña y aberturas pélvicas grandes, dan a luz con rapidez y casi sin esfuerzo. En contraste, los partos en los seres humanos casi siempre duran varias horas, provocan un dolor considerable a la madre y probablemente al infante, y a menudo requieren de asistencia. ¡Por algo se le llama "trabajo" de parto!

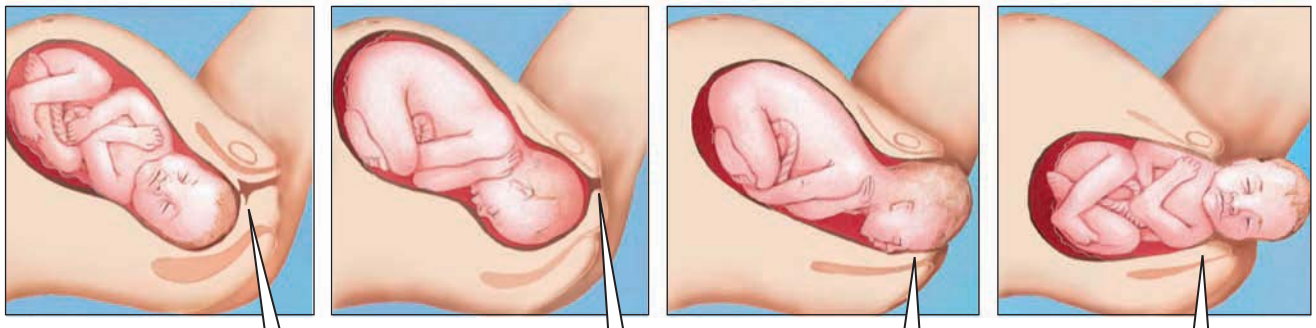


▲ **FIGURA 42-12 La placenta** La placenta permite el intercambio de desechos y nutrimentos entre los capilares fetales y las acumulaciones de sangre materna, al tiempo que mantiene separados los suministros de sangre fetal y materna. Las arterias umbilicales transportan sangre sin oxígeno del feto a la placenta, y la vena umbilical transporta sangre oxigenada de regreso al feto.

PREGUNTA Algunos tipos de mamíferos, como los canguros y los ornitorrincos, carecen de placenta. ¿Qué podrías decir acerca de la naturaleza del desarrollo en los mamíferos no placentarios?

uterinos se contraigan. Cuando el útero se contrae, empuja la cabeza del feto contra el cérvix, estirándolo. Esto tiene dos efectos. El primero es que el cérvix se expande de modo que la cabeza del feto puede pasar por él. El segundo es que el cérvix expandido envía señales nerviosas al cerebro de la madre, provocando la liberación de la hormona oxitocina (*véase* el capítulo 37). La oxitocina estimula las contracciones de los músculos uterinos, empujando más fuerte al bebé contra el cérvix, que se estira todavía más, causando la liberación de más oxitocina. Este ciclo de retroalimentación positiva continúa hasta que el bebé sale de la vagina (canal de parto). El infante está listo para una difícil transición. El útero era suave, acojinado con líquido y cálido. De repente, el bebé debe respirar por sí mismo, regular su temperatura corporal y succionar para obtener alimento.

Después de un breve descanso posterior al alumbramiento, el útero reanuda las contracciones y se encoge en gran medida. Durante estas contracciones, la placenta se desprende de la pared del útero y es expulsada a través de la vagina. Ahora, el cordón


❶ El bebé orienta la cabeza hacia abajo, de frente al costado de la madre; el cérvix empieza a adelgazarse y a expandir su diámetro (dilatarse)
❷ El cérvix se dilata por completo hasta 10 centímetros y la cabeza del bebé entra en la vagina o canal de parto; el bebé gira hasta quedar con la cara de frente hacia la espalda de la madre
❸ Aparece la cabeza del bebé
❹ El bebé gira hacia un costado otra vez, mientras salen los hombros

▲ **FIGURA 42-13 Nacimiento de un bebé humano**

Guardián de la salud

La placenta: ¿barrera o puerta abierta?

Los suministros de sangre fetal y materna quedan separados por varias membranas. Sin embargo, muchas moléculas e incluso algunos microbios infecciosos pueden atravesar estas delgadas membranas, pasando de la madre al feto.

Microbios

Los invasores bacterianos incluyen sífilis, algunos tipos de estreptococos que provocan infecciones en la sangre y *Listeria*, que en los adultos pueden provocar enfermedades fatales, casi siempre transmitidas en los alimentos contaminados. Los invasores virales incluyen aquellos que causan el herpes genital, la rubéola, hepatitis B y VIH. Muchos de estos microbios provocan trastornos severos en el feto. Por ejemplo, alrededor de 30% de los fetos infectados con sífilis nacen muertos y aproximadamente 40% de ellos sufren retraso mental. La *Listeria* puede provocar crecimiento fetal reducido, parto prematuro y meningitis (una infección de las membranas que rodean el cerebro y que en ocasiones es fatal). Las infecciones con diversos tipos de virus pueden propiciar parto prematuro, retraso mental, defectos oculares y muchos otros trastornos.

Fármacos

Muchos fármacos medicinales y recreativos son solubles en lípidos y pueden pasar con facilidad a través de las membranas plasmáticas (*véase* la página 84), incluidas aquellas de la placenta. La pregunta es si los fármacos dañan el feto. Por desgracia, muchas personas conocen la respuesta de la manera más difícil. Por ejemplo, la talidomida era recetada con frecuencia en Europa a finales de la década de 1950 y principios de la de 1960 como sedante y medicamento para combatir la náusea matutina. Sus efectos devastadores en los embriones fueron descubiertos sólo cuando muchos bebés nacieron sin extremidades o muy anormales. A finales de la década de 1980 se descubrió que el medicamento contra el acné Accutane® provocaba deformidades en los bebés nacidos de mujeres que lo utilizaban.

Toxinas en el humo del cigarrillo

Muchas mujeres fumadoras continúan el hábito durante el embarazo, exponiendo así a sus hijos en desarrollo a la nicotina, el monóxido de carbono y una serie de carcinógenos. Como resultado de ello, estas madres tienen una incidencia más alta de abortos y suelen dar a luz infantes más pequeños, quienes presentan un riesgo más elevado de morir poco después de nacer. Los niños que nacen de madres fumadoras suelen tener también déficit conductual e intelectual. Véase "Guardián de la salud Tabaquismo: una decisión de vivir y respirar", en la página 649, para más información sobre los efectos del tabaquismo en la salud de niños y adultos.

Alcohol

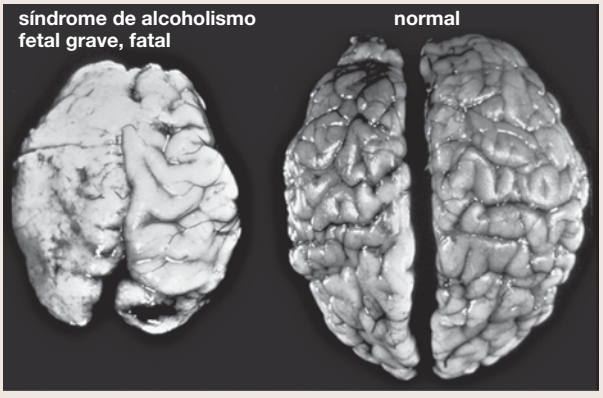
El alcohol es soluble en agua y en lípidos. Se disuelve en la sangre y pasa con facilidad a través de la placenta. Como señala uno de los grupos de apoyo contra el SAF: "Lo que bebes, tu hijo lo bebe también". De hecho, cuando una mujer embarazada bebe alcohol, la sangre de su hijo nonato contiene tanto alcohol como la suya. Peor aún, el feto no puede metabolizar el alcohol tan rápidamente como un adulto, de modo que los efectos del alcohol sobre el feto son mayores y duran más tiempo.

Más de 12% de las mujeres beben alcohol durante el embarazo. Cada año dan a luz a casi 40 mil infantes con trastornos del espectro alcohólico fetal (TEAF), los cuales están en un rango de discapacidades provocadas por la exposición al alcohol antes de nacer. Las mujeres que beben aunque sea un poco de alcohol durante el embarazo suelen tener bebés más pequeños. También es más probable que estos bebés sean ansiosos, depresivos o agresivos. Si una mujer embarazada bebe grandes cantidades de alcohol en forma regular (cuatro o más copas al día), o consume alcohol en exceso (cinco o más copas a la vez), su niño corre un riesgo significativo de desarrollar el síndrome de alcoholismo fetal a un nivel grave, que se caracteriza por una inteligencia inferior a la normal, hiperactividad, irritabilidad y control deficiente de los impulsos. Los niños con SAF también pueden presentar un crecimiento reducido y defectos en el corazón y otros órganos. En casos extremos, los niños que padecen SAF tienen un cerebro pequeño, mal desarrollado (**FIGURA E42-4**). El daño es irreversible y puede ser fatal.

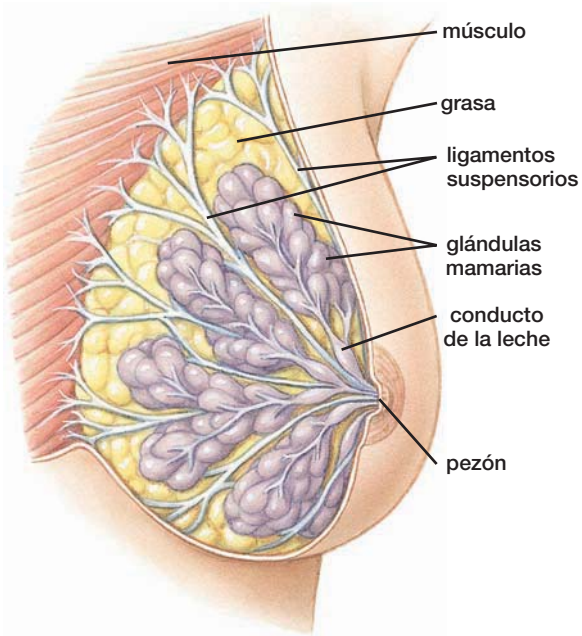
El SAF es la causa más común de retraso mental en Estados Unidos. El organismo de U.S. Surgeon General (Cirujanos Generales de Estados Unidos) aconseja a las mujeres embarazadas, y a quienes es probable que lo estén, que eviten totalmente el alcohol.

No es posible confiar en que sólo la placenta protegerá al embrión

Una mujer embarazada debe suponer que cualquier fármaco que tome cruzará la placenta hasta llegar a su infante en desarrollo. Las etapas cruciales del desarrollo embrionario pueden ocurrir antes de que una mujer se dé cuenta de que está embarazada, de modo que cualquier mujer que considere la posibilidad de embarazarse o que tenga relaciones sexuales sin protección debe tomar las mismas precauciones que corresponden a una mujer embarazada.



▲ **FIGURA E42-4 El alcohol impide el desarrollo del cerebro** Una comparación del cerebro de un niño de seis semanas de edad con síndrome de alcoholismo fetal grave (izquierda) y el cerebro de un niño normal de la misma edad (derecha) muestra los efectos devastadores del alcohol sobre el cerebro en desarrollo. (Fotografía cortesía del doctor Sterling Clarren, Universidad de Washington, Seattle, WA.)



▲ **FIGURA 42-14 La estructura de las glándulas mamarias** Durante el embarazo, el tejido graso, las glándulas secretoras de leche y los conductos de la leche aumentan su tamaño.

umbilical libera prostaglandinas que hacen que los músculos que rodean los vasos sanguíneos fetales en el cordón umbilical se contraigan e interrumpan el flujo sanguíneo. Aunque pinzar el cordón umbilical es una práctica estándar, por lo general no es necesario; de ser así, otros mamíferos no sobrevivirían al nacimiento.

La secreción de la leche es estimulada por las hormonas del embarazo

Durante el embarazo, la placenta secreta grandes cantidades de estrógeno y progesterona. Estas hormonas, al actuar junto con otras, estimulan a las **glándulas mamarias** productoras de leche en los senos para que crezcan, se ramifiquen y desarrollen la capacidad de secretar leche. Las glándulas mamarias se encuentran alrededor del pezón, cada una con un conducto de leche que llega hasta él (FIGURA 42-14).

La prolactina, una hormona secretada por la glándula hipófisis anterior, promueve tanto el desarrollo de las glándulas mamarias como la secreción de leche, un proceso conocido como **lactancia**. La liberación de prolactina es estimulada por los altos niveles de estrógeno producidos por la placenta, de modo que podrías pensar que la secreción de leche empieza incluso antes de que nazca el bebé; sin embargo, la lactancia es inhibida por la progesterona, que también secreta la placenta. Durante el nacimiento, la placenta es expulsada del útero; cuando esto ocurre, los niveles de progesterona bajan, permitiendo que la prolactina provoque la lactancia.

La leche es liberada cuando la succión del infante estimula las terminaciones nerviosas en los pezones, lo que indica al hipotálamo que debe hacer que la glándula hipófisis libere una cantidad adicional de prolactina y oxitocina. La oxitocina hace que los músculos que rodean a las glándulas mamarias se contraigan, expulsando la leche hacia los conductos que llegan hasta los pezones (*véase* la figura 37-8). El aumento de prolactina estimula la producción rápida de leche para la próxima toma.

Durante los primeros días después del alumbramiento, las glándulas mamarias secretan un líquido amarillento llamado **calostro**, el cual es alto en proteínas y contiene anticuerpos de la madre que ayudan a proteger al infante contra algunas enfermedades mientras se desarrolla su sistema inmunitario. El calostro es reemplazado en forma gradual por la leche materna, que es más alta en grasas y azúcar láctea (lactosa) y más baja en proteínas.

42.6 ¿EL ENVEJECIMIENTO ES LA ETAPA FINAL DEL DESARROLLO HUMANO?

El **envejecimiento** (FIGURA 42-15) es la acumulación gradual de daño a las moléculas biológicas esenciales, particularmente al ADN tanto en el núcleo como en las mitocondrias, lo cual da como resultado defectos en el funcionamiento celular, el declive de la salud y, por último, la muerte. Este daño (que ocurre por errores naturales en la replicación del ADN, la radiación solar o de las rocas debajo de nuestros pies, y los químicos en los alimentos, los cigarrillos y los productos industriales) empieza en la fecundación. Muchas moléculas biológicas se ven afectadas por los radicales libres (*véanse* las páginas 24 y 25), algunos de los cuales son producidos por los contaminantes ambientales, pero la mayoría se libera por las reacciones generadoras de energía en nuestras células, sobre todo en la mitocondria.

Algunos daños moleculares son tolerables. Los cuerpos jóvenes pueden reparar el daño o compensarlo. Sin embargo, a medida que los animales envejecen, su capacidad de reparación disminuye; con el tiempo, la tolerancia del cuerpo es superada por el daño. A nivel orgánico, el envejecimiento se manifiesta de varias maneras: se pierde masa muscular y ósea, disminuye la elasticidad de la piel, el tiempo de reacción se vuelve más lento, y los sentidos como la visión y la audición se tornan menos agudos. Una respuesta inmunitaria menos fuerte deja a quien envejece más vulnerable a las enfermedades. Con el tiempo, el individuo ya no puede luchar contra los ataques naturales y ocurre la muerte.

Durante miles de años, la gente ha tratado de demorar el envejecimiento y ampliar el ciclo de vida del ser humano. Los cuidados médicos modernos logran prevenir o curar muchas enfermedades, y pueden arreglar o reemplazar algunos órganos dañados (por ejemplo, con la cirugía de *bypass* y los trasplantes). Algunos cambios en la dieta, sobre todo el hecho de evitar el consumo excesivo de alimentos (eufemísticamente llamado "restricción calórica"), pueden prolongar la vida, como se ha comprobado al menos en experimentos

▲ **FIGURA 42-15 La juventud conoce la edad**

con animales. Sin embargo, el que parece ser el ciclo de vida máximo en los seres humanos, un aproximado de 130 años, no ha cambiado.

Algunas hipótesis evolutivas sugieren que el envejecimiento es inevitable. Por ejemplo, la selección natural favorece a los organismos que dejan al número de crías sanas más elevado. Incluso un animal hipotéticamente inmortal que no muriera por causas "internas", por así decirlo, con el tiempo sucumbiría ante los depredadores, los accidentes o las enfermedades. Por tanto, quizá la selección natural favorece más el hecho de dedicar la mayor parte de los recursos del cuerpo a la reproducción que a la reparación corporal continua necesaria para la inmortalidad. El hecho de que los seres humanos puedan vivir tanto tiempo después de dejar de reproducirse es quizá la evidencia de la ventaja selectiva conferida por el cuidado y las enseñanzas transmitidos a los jóvenes por los ancianos.

Estudio de caso otro vistazo

Los rostros del síndrome de alcoholismo fetal

Cuando John Kellerman nació, la sala de partos se impregnó con el alcohol que contaminaba su líquido amniótico: John nació ebrio. Incluso en la actualidad, sin medicamentos, su comportamiento se parece al de una persona ebria: absurdo, volátil y con ausencia total de control de los impulsos.

Los escritos de personas con SAF o TEAF (trastornos del espectro alcohólico fetal) comunican las dificultades cotidianas que estas personas inocentes enfrentan durante toda su vida. En su poema "Ayuda", John escribió:

"Cuando mi cerebro no funciona bien,
necesito que alguien en quien confío
me ayude
a estar protegido y tranquilizarme otra vez.
Cuando mi cerebro no funciona bien,
siento como si estuviera en el Tren del TEAF
Cuesta abajo,
y el maquinista se quedó dormido
y no puedo despertarlo
y no puedo poner el freno."

CJ, una víctima del SAF de Canadá, explicó:

"Soy pequeño, tengo un rostro diferente... y muchos problemas de aprendizaje.
Las mamás no hacen esto a propósito.
No sean malos ni se enojen ni las culpen.
Tengo 17 años y he padecido SAF toda mi vida.
Lo tendré para siempre.
Nunca podré escapar.
No sean malos, ni se enojen ni me culpen..."

BioÉtica Considera esto

En muchos estados de la Unión Americana, las mujeres que consumen fármacos ilegales o abusan del alcohol durante el embarazo pueden estar sujetas a acción legal para proteger los derechos del feto. ¿Cómo crees que la sociedad debe resolver el dilema de las mujeres embarazadas que a menudo dañan a sus hijos nonatos sin quererlo a través del alcohol u otros fármacos? ¿Es abuso de menores? Con base en lo que sabes sobre el desarrollo, ¿qué aconsejarías a una amiga que continúa fumando, bebiendo o consumiendo otros fármacos durante el embarazo?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

42.1 ¿Cuáles son los principios del desarrollo animal?

El desarrollo es el proceso mediante el cual un organismo crece y aumenta en organización y complejidad, por medio de tres mecanismos principales: (1) las células individuales se dividen y aumentan en número; (2) las células hijas se diferencian, y (3) los grupos de células se acercan y se organizan en estructuras multicelulares.

42.2 ¿En qué se diferencian el desarrollo indirecto y el directo?

Los animales experimentan un desarrollo indirecto o directo. En el desarrollo indirecto, los óvulos (relativamente con poca yema) cuando son fecundados se convierten en larvas, que sufren una metamorfosis para convertirse en adultos con formas corporales muy diferentes. En el desarrollo directo, el animal recién nacido es sexualmente inmaduro, pero en lo demás parece un adulto en miniatura. Los animales con desarrollo directo suelen producir óvulos con yema grande o el embrión en desarrollo se nutre en el interior de la madre.

42.3 ¿Cómo ocurre el desarrollo animal?

El desarrollo animal ocurre en varias etapas. *Segmentación y formación de la blástula:* un óvulo fecundado lleva a cabo divisiones celulares con poco crecimiento, de modo que las células hijas se vuelven más pequeñas. La segmentación da como resultado la formación de la mórula, una esfera sólida de células. Luego se abre una cavidad dentro de la mórula, formando una esfera hueca de células llamada blástula. *Gastrulación:* se forma una depresión en la blástula y las células migran de la superficie hasta el interior de la esfera, de tal manera que con el tiempo se forma una gástrula con tres capas. Estas tres capas de células, ectodermo, mesodermo y endodermo, dan lugar a todos los tejidos adultos. *Organogénesis:* las capas de células de la gástrula forman los órganos característicos de las especies animales (*véase* la Tabla 42-1).

En los mamíferos y reptiles (incluidas las aves), las membranas extraembrionarias (corion, amnios, alantoides y saco vitelino) encierran al embrión en un espacio lleno de líquido y regulan el intercambio de nutrimentos y desechos entre el embrión y su ambiente.

42.4 ¿Cómo se controla el desarrollo?

Todas las células del cuerpo de un animal contienen un conjunto completo de información genética; sin embargo, las células se especializan en funciones particulares. Las células se diferencian por la estimulación y la represión de la transcripción de genes específicos, lo cual es controlado por (1) las diferencias en las sustancias reguladoras de los genes heredadas de la madre en el óvulo y/o (2) la comunicación química entre las células del embrión, un proceso llamado inducción. Un grupo de genes particularmente importante, conocido como genes de la caja homeótica, regula la diferenciación de los segmentos corporales y sus estructuras asociadas, como alas o piernas.

42.5 ¿Cómo se desarrollan los seres humanos?

Un óvulo humano es fecundado en el conducto uterino. El cigoto resultante se desarrolla en un blastocito y se implanta en el endometrio. La pared exterior del blastocito se convertirá en el corion y formará la contribución embrionaria a la placenta; la masa de células internas se desarrolla en el embrión y las otras tres membranas extraembrionarias. Durante la gastrulación, las células migran y se diferencian en ectodermo, mesodermo y endodermo. Durante la tercera y cuarta semanas, el endodermo forma un tubo que se convertirá en el tubo digestivo, el corazón empieza a latir y aparece un sistema nervioso rudimentario. Para el final del segundo mes, los órganos principales han comenzado a formarse y el embrión, que ahora se llama feto, parece un ser humano. En los próximos siete meses antes del nacimiento, el feto sigue creciendo; los pulmones, el estómago, los intestinos, los riñones y el sistema nervioso se agrandan, se desarrollan y se vuelven funcionales. *Véase* la figura 42-11.

Durante el embarazo, las glándulas mamarias en los senos de la madre crecen bajo la influencia del estrógeno, la progesterona y otras hormonas, como la prolactina. Después de alrededor de nueve meses se disparan las contracciones uterinas mediante una interacción compleja del estiramiento uterino y la liberación de prostaglandina y oxitocina. Como resultado de lo anterior, el útero expulsa al bebé y luego la placenta. Después de su nacimiento, el infante empieza a succionar y activa la liberación de prolactina, que estimula la producción de leche, y la oxitocina, que dispara la secreción de leche.

42.6 ¿El envejecimiento es la etapa final del desarrollo humano?

El envejecimiento es la acumulación gradual de daño celular (sobre todo al material genético) a través del tiempo, lo que da lugar a la pérdida de la funcionalidad de un organismo y, con el tiempo, a la muerte. Algunos biólogos manejan la hipótesis de que el envejecimiento es el resultado de la selección natural que favorece al animal sexualmente maduro destinando más recursos a la reproducción que a la reparación del cuerpo.

Términos clave

alantoides *817*
amnios *817*
blastocito *822*
blastoporo *816*
blástula *815*
calostro *830*
célula madre *826*
célula madre adulta (CMA) *826*
célula madre embrionaria (CME) *826*
célula madre pluripotente inducida (CMPi) *827*
cigoto *815*
clonación terapéutica *827*
corion *817*
desarrollo *814*
desarrollo directo *814*
desarrollo indirecto *814*
diferenciación *814*
disco embrionario *823*
ectodermo *816*
endodermo *816*
envejecimiento *830*
feto *824*
gástrula *816*
gastrulación *816*
gen de la caja homeótica *819*
glándula mamaria *830*
huevo amniótico *817*
implantación *822*
inducción *819*
lactancia *830*
larva *814*
masa celular interna *822*
membrana extraembrionaria *817*
mesodermo *816*
metamorfosis *814*
mórula *815*
organogénesis *816*
placenta *824*
saco vitelino *817*
segmentación *815*
síndrome de alcoholismo fetal (SAF) *813*
trabajo de parto *827*
vellosidades coriónicas *826*
yema *814*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Un óvulo fecundado es una célula muy grande. Uno de los primeros eventos en el desarrollo animal es la división de esta célula, proceso conocido como_____, para producir una esfera sólida de células mucho más pequeñas, _____. Pronto se abre una cavidad en esta esfera de células, produciendo una esfera hueca llamada_____. Los movimientos de las células en esta esfera hueca durante la gastrulación producen tres capas de tejido embrionario: _____, _____ y _____.
2. La evolución del huevo amniótico permite el desarrollo en los animales totalmente terrestres que no ponen óvulos en el agua. El huevo amniótico contiene cuatro membranas extraembrionarias. Tanto en los reptiles como en los mamíferos, _____ encierra al embrión en un ambiente acuoso. En los mamíferos, _____ forma la parte de la placenta del embrión. El alantoides contribuye a los vasos sanguíneos de _____, que conecta el embrión con la placenta. Por último, _____ contiene el alimento guardado en los huevos de los reptiles, pero en los mamíferos se encuentra "vacío" y forma sobre todo el recubrimiento del tubo digestivo.
3. Las células no diferenciadas que se pueden dividir y que producen células hijas de muchos tipos diferentes se llaman _____. Estas células embrionarias que pueden diferenciarse en cualquier tipo de célula del cuerpo se derivan de _____.
4. Los genes que controlan el desarrollo de segmentos corporales completos y las extremidades que los acompañan (en caso de existir) se llaman_____. Por lo general, se codifican para las proteínas llamadas_____, que regulan la transcripción de muchos otros genes.
5. La producción de leche en las glándulas mamarias es estimulada por una hormona de la glándula hipófisis llamada _____. Otra hormona, _____, estimula la contracción de los músculos del útero durante el nacimiento, así como los músculos alrededor de las glándulas mamarias que provocan que la leche sea expulsada de éstas.

Preguntas de repaso

1. Menciona la diferencia entre el desarrollo indirecto y el directo, y da ejemplos de cada uno.
2. Describe la estructura y la función de las cuatro membranas extraembrionarias encontradas en los reptiles, incluidas las aves. ¿Las cuatro están presentes en los mamíferos placentarios? ¿En qué forma sus funciones son similares en los reptiles y en los mamíferos? ¿En qué difieren?
3. ¿Qué es la gastrulación? Describe la gastrulación en los anfibios.
4. Nombra dos estructuras derivadas de cada una de las tres capas de tejido embrionarias: endodermo, ectodermo y mesodermo.
5. Describe la inducción.

6. En los seres humanos, ¿dónde ocurre la fecundación y qué etapas del desarrollo ocurren antes de que el óvulo fecundado llegue al útero?
7. Describe de qué manera el blastocito humano da lugar al embrión y sus membranas extraembrionarias.
8. Explica de qué manera la estructura de la placenta evita la mezcla entre la sangre fetal y la materna al tiempo que permite el intercambio de sustancias entre la madre y el feto.
9. ¿De qué manera los cambios en los senos preparan a la madre para que nutra a su recién nacido? ¿Cómo es que las hormonas influyen en estos cambios y estimulan la producción de leche?
10. Describe los eventos que dan lugar a la expulsión del bebé y de la placenta del útero. Explica por qué éste es un ejemplo de retroalimentación positiva.

Aplicación de conceptos

1. Un investigador obtiene dos embriones de rana en la etapa de desarrollo de la gástrula. Quita con cuidado un grupo de células de un lugar que sabe que normalmente se convertiría en tejido del tubo neural y lo trasplanta a la segunda gástrula en un lugar que normalmente se convertiría en piel. ¿La segunda gástrula desarrolla dos tubos neurales? Explica tu respuesta.
2. En casi todos los animales que producen huevos con poca yema, la etapa de la blástula es casi esférica. Sin embargo, los huevos de los mamíferos casi no contienen yema sino que tienen discos embrionarios planos, los cuales experimentan la gastrulación de manera muy similar a las blástulas esféricas. Propón una explicación para esta diferencia en la forma.
3. BioÉtica Algunas personas creen que la producción de células madre pluripotentes inducidas significa que la investigación sobre las células madre embrionarias es innecesaria. Define tu posición acerca de este tema y defiéndela.

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

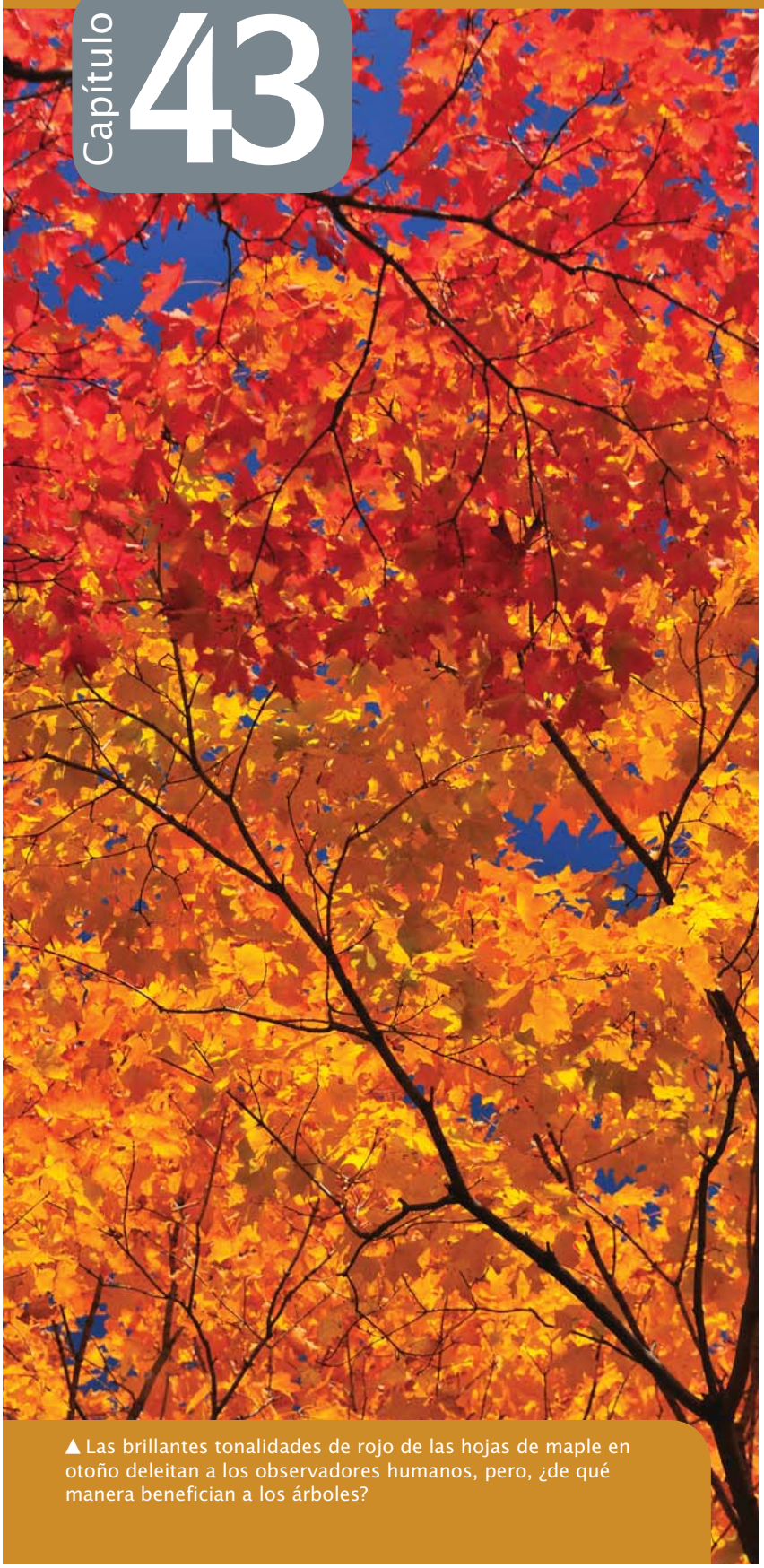
UNIDAD 6

Anatomía y fisiología de las plantas

Campos de flores silvestres deleitan a los observadores humanos. Sin embargo, la verdadera función de las flores es atraer a los polinizadores.

Anatomía de las plantas y transporte de nutrimentos

Capítulo 43



▲ Las brillantes tonalidades de rojo de las hojas de maple en otoño deleitan a los observadores humanos, pero, ¿de qué manera benefician a los árboles?

Estudio de caso

¿Por qué las hojas cambian de color en el otoño?

ES OTOÑO EN VERMONT, y el estudiante de último año Will Young sube la escalera de mano con entusiasmo para recolectar muestras de hojas de colores brillantes. Young trabaja con investigadores de la University of Vermont (Universidad de Vermont) y el U.S. Forest Service (Servicio Forestal de Estados Unidos) para ayudar a descubrir los factores ambientales que disparan la producción del pigmento rojo, llamado *antocianina*, en las hojas otoñales. "Así es Vermont", dice Young. "A todos nos importan las hojas de color rojo."

Turistas de todo el mundo inundan el noreste de Estados Unidos para disfrutar de los colores rojos, amarillos y anaranjados durante el otoño, así como de los días soleados y templados y de las noches heladas que provocan este espectáculo. Aunque más de tres millones de "observadores de hojas" inyectan por lo menos 300 millones de dólares en la economía de este pequeño estado cada año, los colores no evolucionaron para atraer a los turistas. Se cree que ayudan a los árboles de alguna manera, pero ¿cómo? No es ningún misterio que los colores amarillo y anaranjado ayudan con la fotosíntesis (*véanse* las páginas 116 y 117). Pero la antocianina no está involucrada en la fotosíntesis; la sintetizan las hojas que envejecen. ¿Por qué la selección natural favorece a las plantas que gastan energía al sintetizar antocianina en las hojas que están a punto de desprenderse de los árboles?

Además de las preguntas de la ciencia básica, surge una preocupación práctica en los estados que dependen del turismo durante el otoño para apoyar sus economías: ¿qué impacto tendrá el calentamiento global sobre los colores del otoño? Para investigar los cambios ambientales que provocan el cambio de colores y el desprendimiento de las hojas en otoño, investigadores de la Universidad de Vermont bombearon anticongelante frío en tubos que enrollaron alrededor de ramas de maple seleccionadas, congelándolas para imitar las condiciones de frío extremo. El hecho de congelar una rama hace que sus hojas se vuelvan rojas y se desprendan; de esta manera, las ramas congeladas quedan desnudas, mientras que las ramas vecinas no congeladas siguen repletas de hojas amarillas.

¿Cuáles son las funciones de los pigmentos de colores en las hojas? ¿Por qué las hojas sintetizan antocianina en otoño? ¿De qué manera el calentamiento global podría afectar este proceso?

De un vistazo

Estudio de caso ¿Por qué las hojas cambian de color en el otoño?

43.1 ¿Qué desafíos enfrenta la vida en la Tierra?

43.2 ¿Cómo está organizado el cuerpo de las plantas?

Las plantas con flores se dividen en dos grupos

43.3 ¿Cómo crecen las plantas?

Durante el crecimiento de la planta, las células meristemáticas dan lugar a células diferenciadas

43.4 ¿Cuáles son los tipos de tejidos y células de las plantas?

El sistema de tejido dérmico cubre el cuerpo de la planta

El sistema de tejido fundamental comprende la mayor parte del cuerpo de las plantas jóvenes

El sistema de tejido vascular transporta agua y nutrimentos

43.5 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de las hojas?

La epidermis regula el movimiento de los gases dentro y fuera de la hoja

La fotosíntesis se realiza en las células mesofílicas

Las nervaduras transportan agua y nutrimentos a toda la planta

Estudio de caso continuación ¿Por qué las hojas cambian de color en el otoño?

Muchas plantas producen hojas especializadas

43.6 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de los tallos?

Las estructuras superficiales del tallo

La organización interna del tallo

El crecimiento secundario produce tallos más gruesos y fuertes

Muchas plantas producen tallos o ramas especializados

43.7 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de las raíces?

La cofia radicular protege el meristemo apical

La epidermis de la raíz es permeable al agua y a los minerales

La corteza almacena alimento y controla la absorción de agua y minerales en la raíz

El cilindro vascular contiene tejidos conductores y forma raíces ramificadas

Las raíces pueden experimentar un crecimiento secundario

43.8 ¿Cómo adquieren las plantas los nutrimentos?

Las raíces transportan minerales del suelo al xilema del cilindro vascular

Las raíces absorben el agua del suelo por ósmosis

Las relaciones simbióticas ayudan a las plantas a obtener nutrimentos

43.9 ¿Cómo transportan las plantas el agua y los minerales de las raíces a las hojas?

El movimiento del agua en el xilema se explica por la teoría de cohesión-tensión

BioFlix™ Water Transport (disponible en inglés)

Los minerales se mueven hacia arriba en el xilema disueltos en agua

Las estomas controlan el índice de transpiración

Guardián de la Tierra Los sorprendentes impactos de las selvas tropicales sobre el clima y su propio crecimiento

43.10 ¿Cómo transportan las plantas a los carbohidratos?

La teoría de flujo-presión explica el movimiento de los carbohidratos en el floema

Estudio de caso otro vistazo ¿Por qué las hojas cambian de color en el otoño?

43.1 ¿QUÉ DESAFÍOS ENFRENTA LA VIDA EN LA TIERRA?

La mayoría de las personas admiran los campos de flores silvestres y los bosques de secuoyas gigantes, pero rara vez se detienen a pensar en las adaptaciones que permiten que las plantas florezcan. Las plantas no se pueden mover para buscar alimento ni agua, escapar a los depredadores, evitar el invierno o encontrar pareja. Sin embargo, la pícea negra sobrevive a los duros inviernos de Alaska central y el Yukón; los manglares crecen en agua salada en las costas a lo largo de los trópicos; los cactus soportan el calor del desierto de Mojave, y los pinos bristlecone (*Pinus longaeva*) en las Montañas Blancas de California viven más de cuatro mil años.

Una de las mejores formas de apreciar las plantas es considerar la forma en que superan los desafíos que enfrenta todo ser vivo sobre la Tierra. Para sobrevivir, los organismos deben:

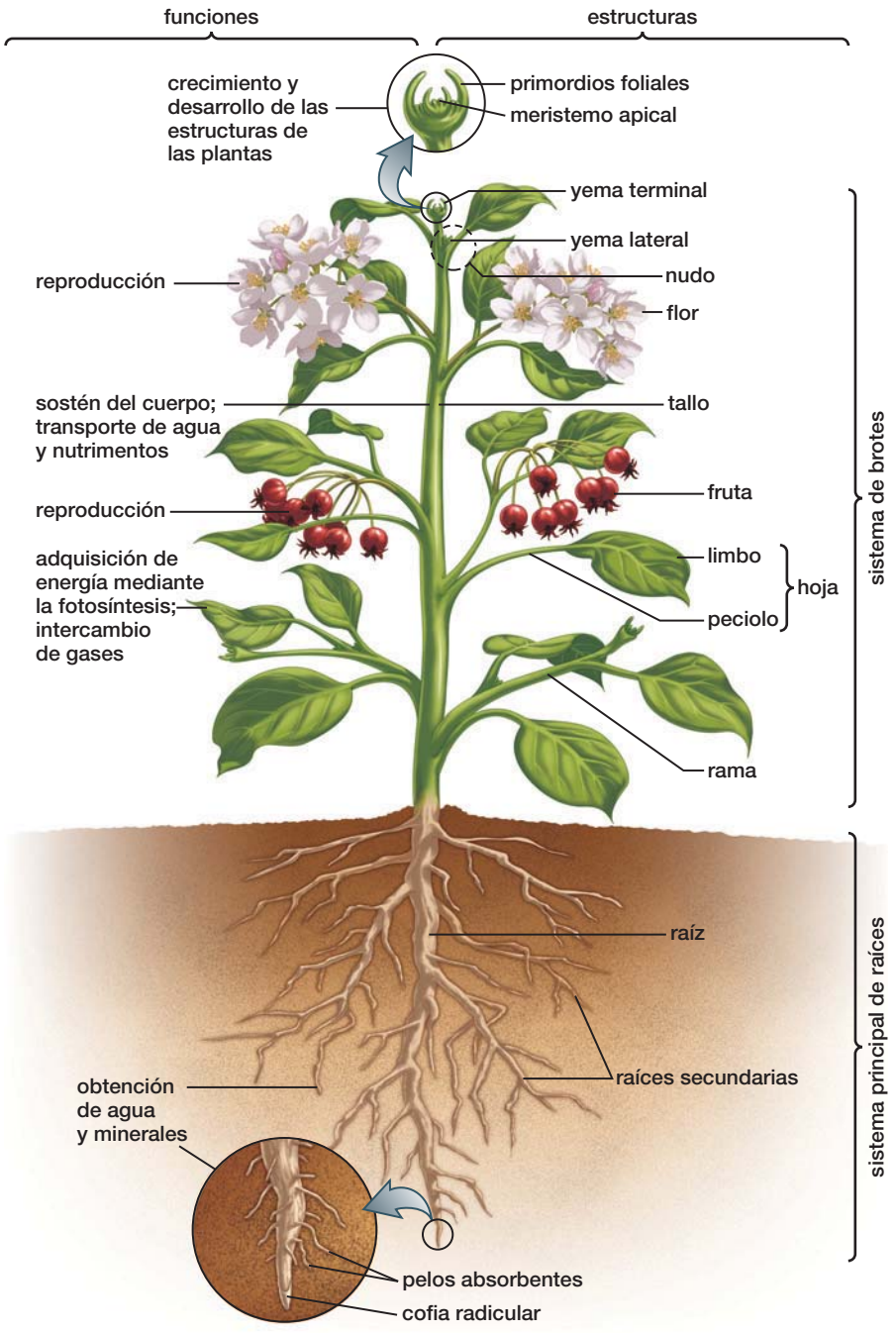
- Obtener energía
- Obtener agua y otros nutrimentos
- Distribuir el agua y los nutrimentos por todo el cuerpo
- Intercambiar gases
- Sostener el cuerpo
- Crecer y desarrollarse
- Reproducirse

La evolución ha producido una extensa variedad de tipos de plantas diferentes, como se describe en el capítulo 21. Este capítulo se enfoca en las plantas que florecen, o angiospermas, que conforman el grupo de plantas más diverso y extenso.

43.2 ¿CÓMO ESTÁ ORGANIZADO EL CUERPO DE LAS PLANTAS?

El cuerpo de las plantas que dan flores está compuesto de dos partes principales: el sistema de raíces y el sistema de brotes (**FIGURA 43-1**). El **sistema de raíces** consta de todas las raíces de la planta. Las **raíces** son las partes ramificadas del cuerpo de la planta, las cuales casi siempre se incrustan en el suelo; tienen seis funciones principales:

- Anclan a la planta al suelo.
- Absorben agua y minerales (nutrimentos de la planta) del suelo.



▶ **FIGURA 43-1 Las estructuras y funciones de una planta con flores típicas** Será útil tomar como referencia esta figura al analizar cada una de estas estructuras en el resto del capítulo.

- Almacenan los alimentos excedentes, sobre todo carbohidratos, fabricados en el brote durante la fotosíntesis.
- Transportan agua, minerales, carbohidratos y hormonas hacia el brote y también desde este mismo.
- Producen algunas hormonas.
- Interactúan con los hongos y bacterias del suelo que ayudan a proporcionar nutrimentos a la planta.

El **sistema de brotes** casi siempre se localiza debajo del suelo. En las plantas que dan flores, este sistema consiste en botones, hojas, flores y frutos, todos en diversos tallos (*véase* la figura 43-1). Las yemas dan lugar a las hojas o flores. Las hojas son los lugares principales donde se lleva a cabo la fotosíntesis en la mayoría de las plantas. Las flores son los órganos reproductores de las plantas, que producen gametos masculinos y femeninos y les ayudan a encontrarse entre sí. Más adelante, las flores producen semillas dentro de los frutos, los cuales protegen a las semillas durante su desarrollo y ayudan a dispersarlas. Los tallos, que por lo regular están ramificados, casi siempre elevan a las hojas, las flores y los frutos por encima del suelo. Esto ayuda a las hojas a capturar la luz del Sol y a las flores a atraer a los polinizadores o a liberar su polen al viento. El hecho de elevar los frutos ayuda a dispersar las semillas. Algunas partes del sistema de brotes se especializan en transportar agua, minerales y moléculas de alimento. Otras partes producen hormonas, lo cual se estudia en el capítulo 45.

Las plantas con flores se dividen en dos grupos

Los dos amplios grupos de plantas que florecen se llaman *monocotiledóneas* y *dicotiledóneas* (FIGURA 43-2). Las **monocotiledóneas** incluyen lirios, narcisos, tulipanes y palmas, así como una amplia variedad de pastos (no sólo el pasto típico de los jardines, sino también trigo, arroz, maíz, avena y bambú). Las **dicotiledóneas** incluyen a casi todas las plantas de "hojas grandes", incluidos los arbustos y árboles caducifolios, la mayoría de los vegetales, y gran cantidad de flores de campo y jardín. Aunque hay diferencias entre las monocotiledóneas y las dicotiledóneas tanto en el sistema de raíces como en el de brote, la característica que da nombre a los grupos es el número de cotiledones. Un cotiledón es la parte del embrión de una planta que absorbe y guarda las reservas de alimento en la semilla y luego transfiere el alimento al resto del embrión cuando la semilla germina, como se describirá en el capítulo 44. Cuando comes un cacahuate, cada una de sus mitades consiste casi por completo de un cotiledón. Como su nombre lo indica, las monocotiledóneas tienen un solo cotiledón (*mono* significa "uno") y las dicotiledóneas tienen dos (*di* significa "dos").

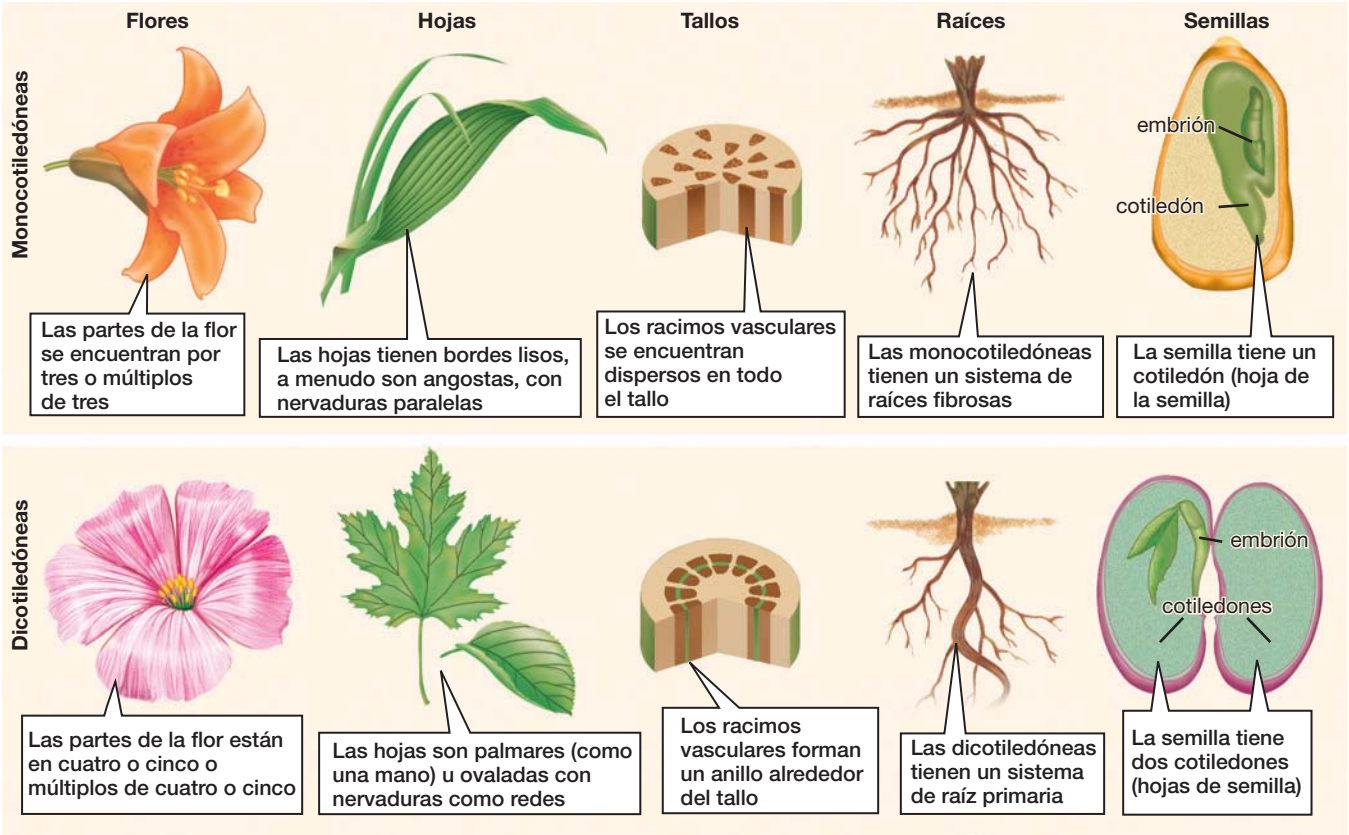
43.3 ¿CÓMO CRECEN LAS PLANTAS?

Los animales y las plantas se desarrollan de manera muy diferente. Una forma en la que difieren es en el tiempo y la distribución del crecimiento. En la mayoría de los animales, las proporciones de un recién nacido pueden ser muy diferentes a las de un adulto (piensa en la cabeza grande de los bebés), pero todas las partes de su cuerpo crecen hasta alcanzar su tamaño y estructura en la edad adulta, cuando por lo general dejan de crecer. En contraste, las plantas que florecen crecen durante toda su vida, sin alcanzar nunca una forma corporal adulta estable. Además, la mayoría de las plantas crecen durante más tiempo y alcanzan una mayor altura sólo en la punta de las ramas y raíces. Así, un columpio amarrado a la rama de un árbol o unas letras grabadas en la corteza de un árbol no se alejan del suelo conforme el árbol crece.

Durante el crecimiento de la planta, las células meristemáticas dan lugar a células diferenciadas

Las plantas están compuestas por dos tipos de células fundamentalmente diferentes: las células meristemáticas y las células diferenciadas. Las **células meristemáticas**, como las células madre de los animales, no son especializadas y son capaces de una división celular mitótica (*véase* el capítulo 9). Algunas de sus células hijas pierden la habilidad de dividirse y se convierten en **células diferenciadas**, con estructuras y funciones especializadas. Las divisiones continuas de las células meristemáticas hacen que la planta crezca durante toda su vida, mientras que las células hijas diferenciadas forman las partes de la planta que ya no crecen, como las hojas maduras.

Las plantas crecen como resultado de la división y la diferenciación celular de las células meristemáticas encontradas en dos ubicaciones generales en el cuerpo de la planta. Los **meristemos apicales** ("meristemos de la punta") se localizan en la punta de las raíces y los brotes (*véanse* las figuras 43-8 y 43-13). El crecimiento producido por los meristemos apicales se conoce como **crecimiento primario**: un incremento en la altura o el lar-


Flores
Hojas
Tallos
Raíces
Semillas
Monocotiledóneas
embrión
cotiledón
Las partes de la flor se encuentran por tres o múltiplos de tres
Las hojas tienen bordes lisos, a menudo son angostas, con nervaduras paralelas
Los racimos vasculares se encuentran dispersos en todo el tallo
Las monocotiledóneas tienen un sistema de raíces fibrosas
La semilla tiene un cotiledón (hoja de la semilla)
Dicotiledóneas
embrión
cotiledones
Las partes de la flor están en cuatro o cinco o múltiplos de cuatro o cinco
Las hojas son palmares (como una mano) u ovaladas con nervaduras como redes
Los racimos vasculares forman un anillo alrededor del tallo
Las dicotiledóneas tienen un sistema de raíz primaria
La semilla tiene dos cotiledones (hojas de semilla)

▲ **FIGURA 43-2 Características de las monocotiledóneas y las dicotiledóneas**

¿Te has preguntado...

cómo pueden vivir tanto tiempo los árboles?

Algunos árboles, como las secuoyas gigantes y los pinos bristlecone, pueden vivir más de mil años; ¡el pino bristlecone más antiguo conocido tiene alrededor de 4,800 años de edad! La mayoría de los árboles verdaderamente antiguos tienen por lo menos tres de las siguientes cuatro características. Primero, ni siquiera los árboles que viven relativamente poco tienen partes localizadas absolutamente esenciales como un cerebro o un corazón. Segundo, muchos árboles en realidad no envejecen. Como sus meristemos nunca dejan de producir células, siempre tienen algunas raíces y ramas jóvenes. Tercero, muchos árboles antiguos producen resinas u otras sustancias que evitan el ataque de bacterias u hongos. Cuarto, a menudo viven en ambientes fríos o secos, que limitan el crecimiento de bacterias y hongos, así como el crecimiento subterráneo que podría incendiarse y acabar con los árboles. Si no se presentan accidentes como un rayo o un cambio climático mayor, un pino bristlecone, que tiene todas estas ventajas, puede vivir miles de años.

go de un brote o raíz y el desarrollo de las partes especializadas de la planta, como hojas y botones. Tanto en las raíces como en los brotes, el crecimiento primario produce también un sistema complejo de estructuras internas que se estudiarán en las secciones 43.5, 43.6 y 43.7. El crecimiento primario de los meristemos apicales explica por qué un columpio instalado en un árbol nunca se aleja del suelo: el árbol crece sólo en las puntas de las ramas.

Los **meristemos laterales** (también llamados **cambium**) son cilindros concéntricos de células meristemáticas, muy parecidos a tubos de diámetro pequeño dentro de tubos de diámetro mayor (*véase* la figura 43-8; el cambium de la corteza y el cambium vascular son los dos tipos de meristemos laterales). La división de las células meristemáticas laterales y la diferenciación de sus células hijas producen mayor cantidad de cilindros concéntricos de **crecimiento secundario**, que casi siempre implica un incremento en el diámetro y en la fuerza de las raíces y brotes. (En la figura 43-8, la corteza, el xilema secundario y el floema secundario son los tejidos formados por las células hijas de los meristemos laterales.) El crecimiento secundario ocurre en las plantas leñosas, incluidos los árboles caducifolios, muchos arbustos y la mayoría de las coníferas como pinos y abetos. Algunas plantas leñosas alcanzan una gran altitud y grosor y pueden vivir durante cientos e incluso miles de años. El crecimiento secundario es la razón por la cual la rama que sostiene un columpio, así como el tronco del árbol, se vuelven más gruesos y fuertes al paso de los años.

Muchas plantas no tienen un crecimiento secundario. Como podrás deducir, la mayoría de las plantas que no presentan un crecimiento secundario tienen un cuerpo suave con tallos flexibles y casi siempre muy cortos. Estas plantas herbáceas, que por lo general viven poco tiempo, incluyen lechugas, leguminosas, lirios y pastos.

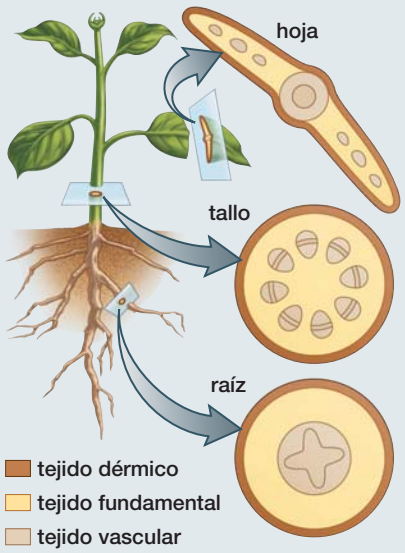
43.4 ¿CUÁLES SON LOS TIPOS DE TEJIDOS Y CÉLULAS DE LAS PLANTAS?

A medida que las células meristemáticas se diferencian, producen una amplia variedad de tipos de células. Cuando uno o más tipos de células especializadas trabajan juntas para realizar una función específica, como conducir agua y minerales, forman un **tejido**. Grupos funcionales de más de un tejido se llaman **sistemas de tejidos**. El cuerpo de la planta está compuesto por tres sistemas de tejidos (Tabla 43-1): el **sistema de tejido dérmico**, que cubre la superficie externa del cuerpo de la planta; el **sistema de tejido fundamental**, que constituye la mayor parte del cuerpo de las plantas jóvenes (sus funciones incluyen fotosíntesis, almacenamiento y sostén), y el **sistema de tejido vascular**, que transporta los líquidos a todo el cuerpo de la planta.

TABLA 43-1 Sistemas de tejidos de las plantas

Tipo	Tejidos dentro del sistema de tejidos	Funciones
Sistema de tejido dérmico	Epidermis	Protege el cuerpo de la planta
	Peridermis (crecimiento secundario)	Regula el movimiento de O_2, CO_2 y vapor de agua entre el aire y la planta
Sistema de tejido fundamental	Parénquima	Realiza la fotosíntesis; principalmente en las hojas y los tallos jóvenes
	Colénquima	Almacena nutrimentos; sobre todo en tallos y raíces
	Esclerénquima	Sostiene el cuerpo de la planta, ya que fortalece las fibras tanto en el xilema como en el floema
		Secreta hormonas
Sistema de tejido vascular	Xilema	Transporta agua y minerales disueltos de la raíz al brote
	Floema	Transporta carbohidratos y otras moléculas orgánicas, como aminoácidos, proteínas y hormonas a todo el cuerpo de la planta

Ubicación de los sistemas de tejidos



El sistema de tejido dérmico cubre el cuerpo de la planta

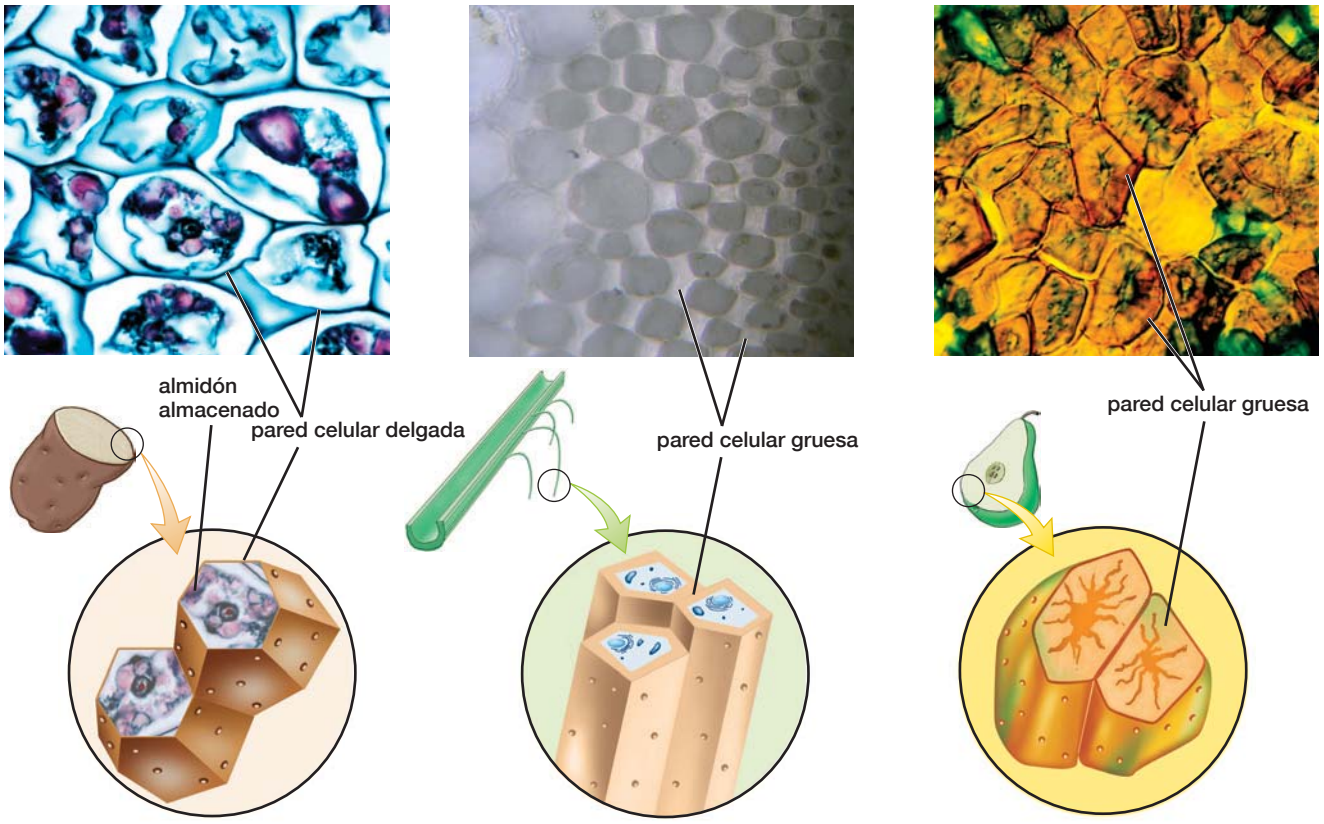
Las plantas tienen dos tipos de tejido dérmico: epidérmico y peridérmico. El **tejido epidérmico** forma la **epidermis**, la capa celular más exterior que cubre hojas, tallos y raíces de todas las plantas jóvenes (*véanse* las figuras 43-6, 43-8 y 43-13). El tejido epidérmico cubre también flores, semillas y frutos. En las plantas herbáceas, la epidermis forma la cubierta exterior de todo el cuerpo de la planta durante toda su vida. El tejido epidérmico de las partes que sobresalen del suelo casi siempre está compuesto por células comprimidas y paredes delgadas, cubiertas por una **cutícula** cerosa resistente al agua que secretan las células epidérmicas (*véase* la figura 43-6). La cutícula reduce la evaporación del agua de la planta y ayuda a protegerla de la invasión de microorganismos que producen enfermedades. Como se verá en las secciones 43.5, 43.6 y 43.9, existen poros ajustables que regulan el movimiento de vapor de agua, O_2 y CO_2 a través de la epidermis de hojas y tallos jóvenes. En contraste, las células epidérmicas de las raíces no están cubiertas con cutícula, porque ésta evitaría que absorbieran agua y minerales.

La **peridermis** reemplaza al tejido epidérmico en las raíces y tallos de las plantas leñosas conforme envejecen. La peridermis está compuesta sobre todo por varias capas de células de la corteza en la parte exterior de la raíz o el tallo, y una capa de tejido meristemático lateral llamado cambium de corcho, que las genera (*véanse* las páginas 847 y 848, y las figuras 43-8 y 43-9). Las células de corcho producen paredes celulares gruesas e impermeables mientras crecen, y luego mueren al alcanzar la madurez. Evitan la pérdida de agua y protegen a la planta de daños. Gracias a las múltiples capas de células de corcho impermeables en la superficie, los segmentos de la raíz que están cubiertos con peridermis ayudan a anclar a la planta al suelo, pero ya no absorben agua y minerales.

El sistema de tejido fundamental comprende la mayor parte del cuerpo de las plantas jóvenes

El sistema de tejido fundamental consiste en todos los tejidos del cuerpo de la planta, excepto los tejidos dérmico y vascular. Los tres tipos de tejido fundamental son parénquima, colénquima y esclerénquima.

El **parénquima**, el tejido fundamental más abundante, constituye la mayor parte del cuerpo de una planta joven. Las células del parénquima están conformadas por paredes delgadas (*véanse* las páginas 61 a 63), y están vivas en la madurez (**FIGURA 43-3a**). Por lo general, llevan a cabo la mayoría de las actividades metabólicas de la planta, incluida la fotosíntesis (casi todas las células de una hoja son células parenquimatosas), la secreción de hormonas y el almacenamiento del alimento. Las papas, semillas, frutas y raíces de almacenamiento como las zanahorias están repletas de células parenquimatosas que guardan diversos tipos de carbohidratos. Las células parenquimatosas también ayudan a sostener el cuerpo de muchas plantas, en especial de plantas herbáceas. Algunas células


almidón almacenado
pared celular delgada
pared celular gruesa
pared celular gruesa
(a) Células parenquimatosas en una papa blanca
(b) Células colenquimatosas en un tallo de apio
(c) Células esclerenquimatosas en una pera

▲ **FIGURA 43-3 La estructura de un tejido fundamental (a)** Las células parenquimatosas están vivas y tienen paredes celulares delgadas. Realizan muchas funciones, que incluyen fotosíntesis, secreción de hormonas y almacenamiento. **(b)** Las células colenquimatosas están vivas y tienen paredes celulares más gruesas, pero flexibles. Ayudan a sostener el cuerpo de la planta. **(c)** Las células esclerenquimatosas tienen paredes celulares gruesas y rígidas y mueren después de diferenciarse.

parenquimatosas se dividen. Por último, además de formar gran parte del sistema de tejido fundamental, las células parenquimatosas se encuentran en los tejidos peridérmicos y vasculares.

El **colénquima** consiste en células alargadas poligonales (de varias caras), con paredes de espesor irregular (FIGURA 43-3b). Las células colenquimatosas están vivas en su madurez, pero en general no pueden dividirse. Aunque fuertes, las paredes celulares conservan cierta flexibilidad. El colénquima proporciona sostén para todo el cuerpo de las plantas jóvenes no leñosas y los tallos de las hojas, o peciolos, de todas las plantas. Los tallos de apio, que en realidad son peciolos muy gruesos, reciben el sostén de "bandas" compuestas en su mayor parte de células colenquimatosas asociadas al tejido vascular.

El **esclerénquima** es un tejido que está compuesto por células con paredes celulares gruesas y endurecidas (FIGURA 43-3c). Al igual que el colénquima, las células del esclerénquima sostienen y fortalecen el cuerpo de la planta; sin embargo, a diferencia del colénquima, mueren después de diferenciarse. Sus gruesas paredes celulares permanecen como una fuente de sostén. Las células del esclerénquima forman cáscaras de nuez y la cubierta exterior de la semilla del durazno. Extendidas por todas las células parenquimatosas en la cáscara de una pera, las células esclerenquimatosas dan a las peras su textura granulosa. Asimismo, sostienen los tejidos vasculares y forman un importante componente de la madera.

El sistema de tejido vascular transporta agua y nutrimentos

El sistema de tejido vascular de las plantas tiene una función similar a la de los vasos sanguíneos en los animales; transporta agua y sustancias disueltas por todo el cuerpo. El sistema de tejido vascular consiste en dos tejidos conductores: xilema y floema.

El xilema transporta agua y minerales disueltos de las raíces al resto de la planta

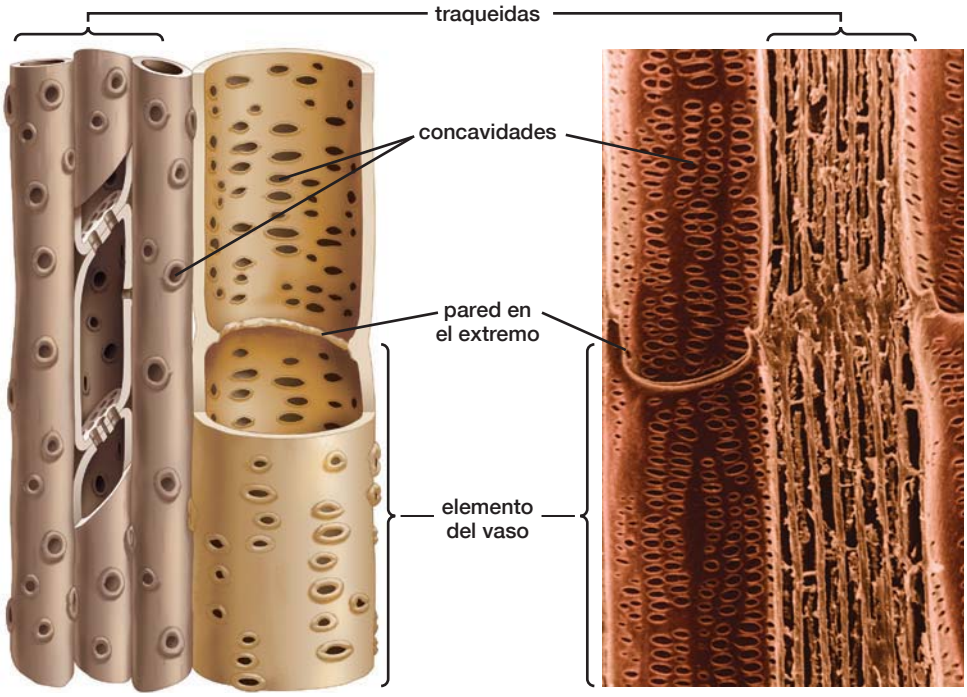
El **xilema** transporta agua y minerales disueltos. Como se verá en la sección 43.9, el agua y los minerales viajan sólo en una dirección en el xilema: de las raíces hacia arriba a todas las partes del sistema de brotes. En las angiospermas, el xilema contiene fibras esclerenquimatosas de sostén y dos tipos de células conductoras especializadas: traqueidas y elementos del vaso (FIGURA 43-4). Tanto las traqueidas como los elementos del vaso desarrollan paredes celulares gruesas y mueren como paso final de su diferenciación; quedando sólo tubos huecos de paredes celulares no vivas.

Las **traqueidas** son células delgadas y alargadas, acumuladas una sobre otra. Sus extremos cónicos superpuestos parecen puntas de agujas hipodérmicas. Los extremos y lados de las traqueidas contienen **concavidades**, que son puntos porosos en las paredes que separan las células adyacentes. Como la pared celular en una concavidad es delgada y porosa, el agua y los minerales pueden pasar con libertad de una traqueida a otra, o de una traqueida a un elemento del vaso adyacente.

Los **elementos del vaso**, que tienen un diámetro más grande que las traqueidas, forman tubos llamados **vasos**. Los elementos del vaso están unidos en sus extremos. Sus paredes celulares adyacentes pueden conectarse por medio de orificios grandes o pueden desintegrarse y dejar un tubo abierto.

El floema transporta carbohidratos y otras moléculas orgánicas a todo el cuerpo de la planta

El **floema** transporta una solución que contiene gran variedad de moléculas orgánicas (entre ellas, carbohidratos, aminoácidos y hormonas) de estructuras que las sintetizan hacia otras estructuras que las necesitan. A diferencia del xilema, en el que los líqui-



▲ FIGURA 43-4 **Xilema** El xilema contiene dos tipos de células conductoras: traqueidas y elementos del vaso, como se puede ver en esta micrografía electrónica de barrido en las ilustraciones de la derecha y la izquierda. Las traqueidas son delgadas con extremos cónicos; los elementos del vaso tienen un diámetro mucho mayor y casi siempre tienen extremos redondeados. Tanto los extremos como los lados de las traqueidas adyacentes están conectados por concavidades. Las concavidades en sus paredes laterales también interconectan traqueidas y elementos del vaso.

dos hacen un viaje en una dirección de la raíz al brote, el floema transporta los líquidos hacia arriba y hacia abajo de la planta, de y hacia las hojas y raíces, según sea el estado metabólico de diversas partes de la planta en un momento dado.

El floema consiste sobre todo en dos tipos de células: elementos del tubo criboso y células acompañantes (FIGURA 43-5). Los **elementos del tubo criboso** están unidos extremo con extremo para formar tubos llamados tubos cribosos. Cuando los elementos del tubo criboso maduran, pierden sus núcleos y la mayoría de los organelos, lo que deja sólo una delgada capa de citoplasma que recubre la membrana plasmática. La unión entre dos elementos del tubo criboso se conoce como **placa cribosa**. Aquí, los poros revestidos con membranas conectan el interior de los dos elementos del tubo criboso, lo que permite que el líquido pase de una célula a la siguiente.

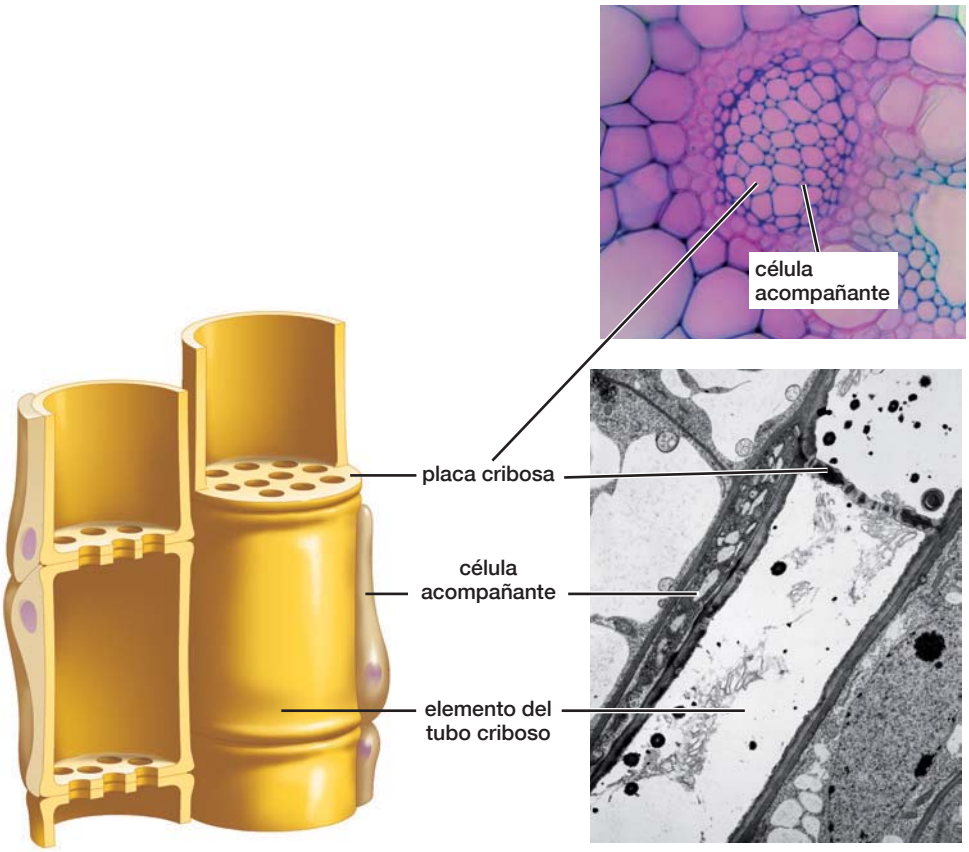
Como se verá en al sección 43.10, la función del tubo criboso requiere de una membrana plasmática intacta. Entonces, ¿cómo se pueden mantener y reparar las membranas plasmáticas de los elementos del tubo criboso siendo que éstos carecen de núcleos y de la mayor parte de los demás organelos? El sostén para los elementos del tubo criboso lo proporcionan las **células acompañantes** adyacentes, que son más pequeñas y están conectadas a los elementos del tubo criboso por poros llamados **plasmodesmos** (*véase* la página 93). Las células acompañantes ayudan a mantener la integridad de los elementos del tubo criboso al proporcionarles proteínas y compuestos altos en energía como ATP.

Al igual que el xilema, el floema también contiene fibras esclerenquimatosas de sostén.

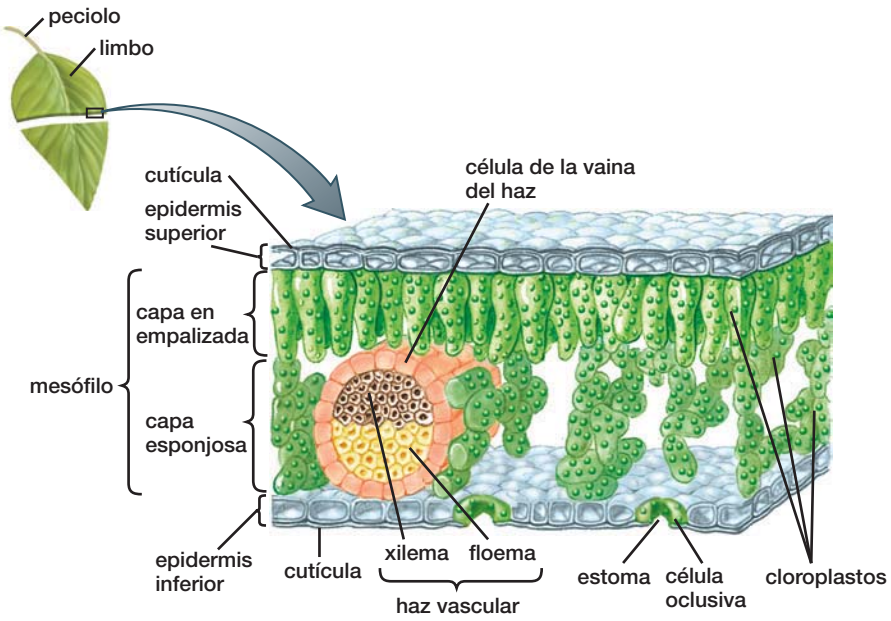
43.5 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS Y FUNCIONES DE LAS HOJAS?

Las **hojas** son las principales estructuras fotosintéticas de la mayoría de las plantas. Su color verde surge de las moléculas de clorofila que absorben la luz. Las formas y estructuras de las hojas evolucionaron en respuesta a los desafíos ambientales que las plantas enfrentan al obtener los elementos esenciales para la fotosíntesis: luz solar, dióxido de carbono (CO_2) y agua. Las raíces absorben el agua del suelo y luego es transportada en el xilema hasta las hojas. En el supuesto de que el abastecimiento de agua sea adecuado, la fotosíntesis máxima ocurre en una hoja porosa (que permite que el CO_2 se extienda con facilidad desde el aire hacia las hojas) con una extensa área superficial (que intercepta la mayor parte de la luz solar). Sin embargo, las plantas terrestres no siempre pueden obtener suficiente agua del suelo. Como consecuencia, en un día cálido y soleado, una hoja grande porosa pierde más agua a través de la evaporación de la que la planta puede reponer. Las hojas de la mayoría de las plantas que florecen constituyen un compromiso elegante entre estas demandas en conflicto (FIGURA 43-6): tienen una superficie extensa en su mayoría impermeable, con poros ajustables que se abren y cierran para permitir la entrada de CO_2 o restringir la evaporación del agua, según sea necesario.

Una hoja de angiosperma típica consiste en una parte ancha y plana, el **limbo**, conectada al tallo por un pedúnculo llamado **peciolo** (*véase* la figura 43-6). El peciolo determina la posición del limbo, de tal forma que la hoja tenga una orientación adecuada para lograr la máxima exposición al Sol. Dentro del peciolo y el limbo, los tejidos vasculares proporcionan un sistema de transporte entre la hoja y el resto del cuerpo de la planta.



◀ **FIGURA 43-5 Floema** Incluye elementos del tubo criboso y células acompañantes. Los elementos del tubo criboso, unidos extremo con extremo, forman el sistema conductor del floema. Donde se unen en placas cribosas, grandes poros revestidos con membranas permiten que el líquido se mueva entre ellos. Cada elemento del tubo criboso tiene una célula acompañante que lo nutre y regula su función. Las micrografías fotónicas de la derecha muestran una placa cribosa (arriba) y un elemento de tubo criboso con una célula acompañante (abajo). Observa el citoplasma y los organelos en la célula acompañante, en comparación con el elemento del tubo criboso casi vacío.



▶ **FIGURA 43-6 Una hoja dicotiledónea típica** Las células de la epidermis no tienen cloroplastos y son transparentes, por lo que permiten que la luz solar penetre en las células mesofílicas que contienen cloroplastos. Una cutícula impermeable cubre las superficies externas de las células epidérmicas. Los estomas que perforan la epidermis y la disposición holgada y abierta de las células mesofílicas aseguran que el dióxido de carbono proveniente del aire se difunda en la hoja y llegue a todas las células fotosintéticas.

La epidermis regula el movimiento de los gases dentro y fuera de la hoja

La epidermis de las hojas consiste en una capa de células transparentes no fotosintéticas que secretan una cutícula cerosa sobre sus superficies externas. La cutícula es casi impermeable y reduce la evaporación del agua. La epidermis y la cutícula se encuentran perforadas por poros ajustables, los **estomas**, que regulan la difusión de CO_2, O_2 y vapor de agua dentro y fuera de la hoja. Un estoma se conforma de dos **células oclusivas**, que encierran y ajustan el tamaño de una abertura entre ellas (*véase* la figura 43-6). A diferencia de las otras células epidérmicas, las células oclusivas contienen cloroplastos y realizan la fotosíntesis. En la sección 43.9 se verá cómo las células oclusivas cambian de forma para alterar el tamaño de la abertura central con el fin de adaptarse a las condiciones ambientales.

La fotosíntesis se realiza en las células mesofílicas

Las células epidérmicas transparentes permiten que la luz solar llegue al **mesófilo** ("centro de la hoja"), que consiste en células sueltas que contienen cloroplastos. Las células mesofílicas realizan la mayor parte de la fotosíntesis de la hoja. Los espacios de aire entre las células mesofílicas permiten que el CO_2 de la atmósfera se difunda a cada célula y el O_2 producido durante la fotosíntesis salga por difusión. Muchas hojas poseen dos tipos de células mesofílicas: una capa superior de células en empalizada o en columna y una capa inferior de células esponjosas de formas irregulares (*véase* la figura 43-6).

Las nervaduras transportan agua y nutrimentos a toda la planta

Los **haces vasculares** (o **nervaduras** como también se les conoce en las hojas) que contienen xilema y floema conducen los materiales entre la hoja y el resto del cuerpo de la planta (*véase* la figura 43-6). Las nervaduras extienden delgadas ramificaciones cerca de cada célula fotosintética. El xilema lleva agua y minerales hasta las células mesofílicas de la hoja y el floema conduce a los carbohidratos que producen durante la fotosíntesis.

Estudio de caso continuación

¿Por qué las hojas cambian de color en el otoño?

La fotosíntesis depende de la energía solar atrapada por los pigmentos en los cloroplastos de las células mesofílicas, no sólo de la clorofila, sino también de los pigmentos carotenoides anaranjados y amarillos (*véase* la página 116), que absorben distintas longitudes de onda de luz que la clorofila. Cuando las hojas envejecen en otoño, la clorofila es la primera de las moléculas de pigmento que se degrada. En las hojas que se vuelven amarillas o anaranjadas, lo que se ve son los carotenoides, que se revelan cuando la clorofila verde desaparece.

Muchas plantas producen hojas especializadas

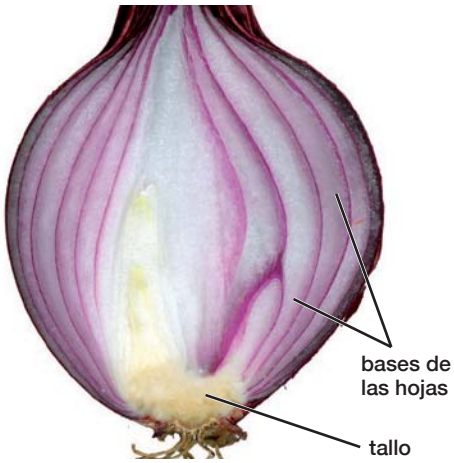
La temperatura y la disponibilidad de agua y luz ejercen una fuerte presión de selección sobre las hojas. Las plantas que crecen con la poca luz que llega hasta el suelo de un bosque lluvioso a menudo tienen hojas muy grandes, una adaptación que se requiere por el bajo nivel de luz y que el agua abundante en ese hábitat permite hacer (**FIGURA 43-7a**). Las hojas de los cactus del desierto, en contraste, tienen espinas muy reducidas que no ofrecen prácticamente ningún área superficial para la evaporación (**FIGURA 43-7b**). Las hojas gruesas de las plantas suculentas resistentes a las sequías almacenan agua en las vacuolas centrales de sus células y están cubiertas con una cutícula gruesa que reduce en gran medida la evaporación del agua (**FIGURA 43-7c**). Muchas plantas suculentas utilizan también una vía metabólica de fijación del carbono para conservar el agua durante la fotosíntesis; dicha vía metabólica se conoce como metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM, por siglas en inglés) (*véanse* las páginas 123 y 124).

Algunas plantas desarrollaron hojas con estructuras y funciones sorprendentes, que incluyen el almacenamiento de nutrimentos, la captura de presas o características que les permiten trepar. Las cebollas y los bulbos de narciso constan de tallos subterráneos demasiado cortos envueltos por hojas gruesas superpues-

(a) Hojas oreja de elefante

(b) Espinas de cactus

(c) Hojas suculentas



(d) Hojas de una cebolla

◀ **FIGURA 43-7 Hojas especializadas (a)** Algunas plantas que viven en el suelo de la selva tropical (como esta oreja de elefante) tienen hojas enormes para captar la luz limitada que se filtra a través de los árboles más altos. **(b)** Las espinas de los cactus del desierto son hojas no fotosintéticas cuya área superficial se minimizó a fin de reducir la evaporación y proteger a la planta de los animales. **(c)** Las plantas suculentas del desierto tienen hojas carnosas que almacenan el agua de las lluvias poco frecuentes. **(d)** Una cebolla consiste en un tallo central corto rodeado por hojas gruesas que almacenan agua y alimentos.

PREGUNTA Como jardinero, ¿cosecharías las cebollas (que crecen cada dos años) al final de su segundo año con el fin de que estén lo más grandes posible?

tas, que almacenan agua, carbohidratos y otros nutrimentos para sustentar un nuevo crecimiento al año siguiente (FIGURA 43-7d). Las plantas carnívoras, como la Venus atrapamoscas, tienen hojas modificadas en pinzas que pueden atrapar y digerir insectos desprevenidos (*véase* la foto de portada del capítulo 45). Las plantas de chícharos producen hojas delgadas modificadas llamadas *tendones* que se enroscan alrededor de otras plantas o de las rejas de un jardín para ayudar a que la planta alcance la luz solar.

43.6 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS Y FUNCIONES DE LOS TALLOS?

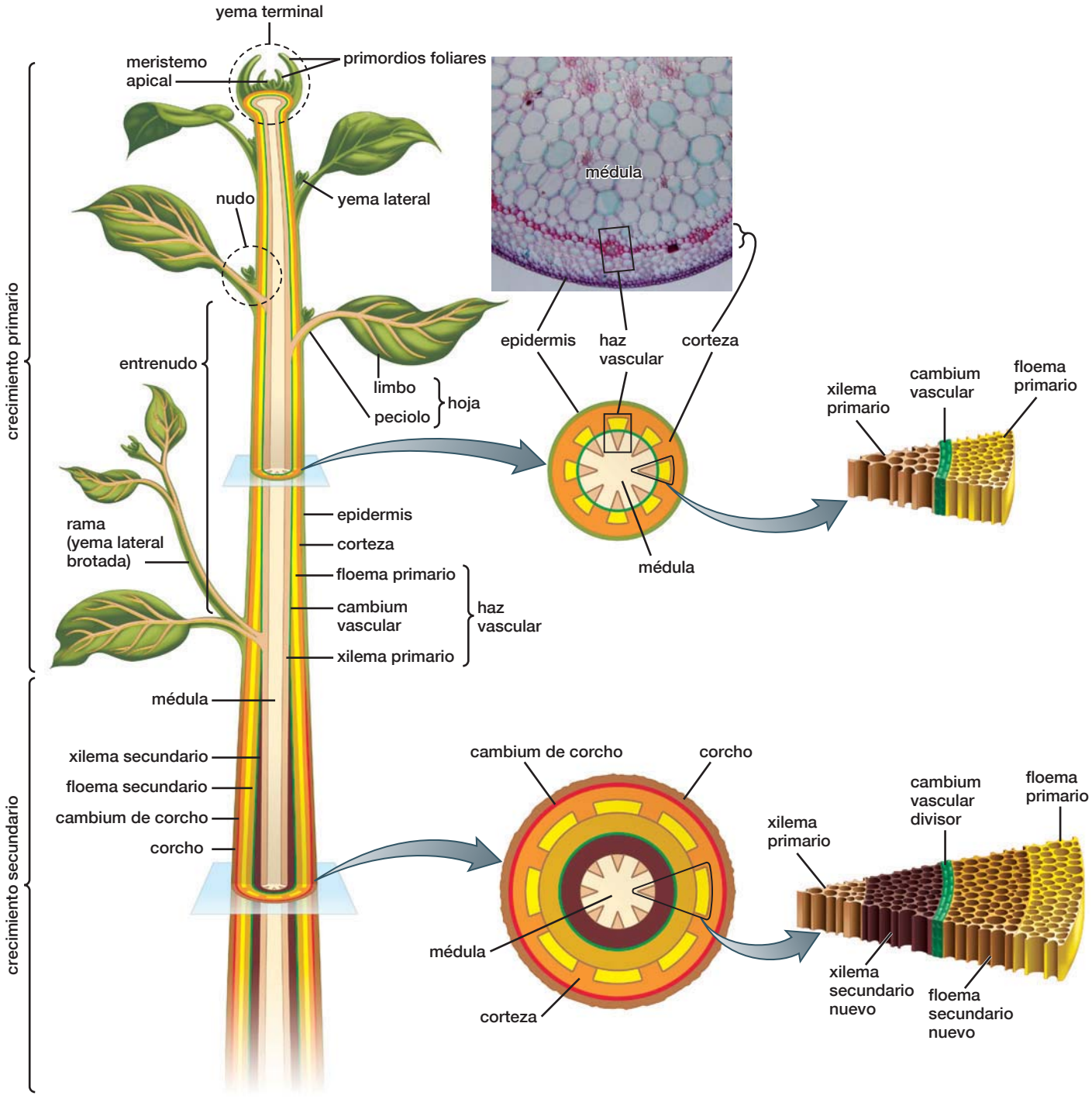
Los **tallos** del sistema de brotes de la planta soportan y separan las hojas con el propósito de que alcancen la luz solar y el aire. Los tallos también transportan agua y minerales disueltos de la raíz hasta las hojas, y transportan los carbohidratos producidos en las partes fotosintéticas del brote hasta la raíz y otras partes del brote, como botones, flores y frutos. En la mayoría de las dicotiledóneas, los tallos presentan un crecimiento primario durante su primer año y en las puntas de las ramas durante toda la vida. En las dicotiledóneas perenes, los tallos y ramas más antiguos presentan un crecimiento secundario. Las estructuras producidas por el crecimiento primario y secundario se encuentran ilustradas en la FIGURA 43-8.

En la punta de un brote recién desarrollado se encuentra una **yema terminal** que consiste en células meristemáticas apicales rodeadas por una cubierta de **primordios foliares** (u hojas en desarrollo) producidos por el meristemo. Durante el crecimiento primario, la mayoría de las células hijas del meristemo apical se diferencian en tipos de células especializadas de hojas, botones y las estructuras del tallo en crecimiento.

Las estructuras superficiales del tallo

El peciolo de una hoja está unido al tallo en un lugar característico llamado **nudo** (*véase* la figura 43-8). Cuando los nudos se forman a partir del meristemo apical, están muy juntos, pero el tallo entre los nudos se alarga para formar **entrenudos** desnudos. A medida que crecen los brotes de la mayoría de las dicotiledóneas, pequeños grupos de células meristemáticas, las **yemas laterales**, quedan detrás de los nudos, casi siempre en el ángulo superior entre el peciolo de la hoja y la superficie del tallo. En condiciones hormonales apropiadas, las yemas laterales brotan y crecen para formar ramas (*véase* el capítulo 45 para más información sobre el control del brote de las yemas). A medida que la rama crece, duplica el desarrollo del tallo, incluida la producción de hojas nuevas y yemas laterales. Los tejidos vasculares del tallo se conectan con los tejidos vasculares en desarrollo de la rama.

Durante la temporada de reproducción, por lo general en primavera o verano, las células meristemáticas forman **yemas florales** casi siempre en los mismos lugares en donde se desarrollarían yemas terminales o laterales.



(a) Crecimiento primario y secundario en un tallo dicotiledóneo **(b) Cortes transversales del tallo** **(c) Haces vasculares**

▲ **FIGURA 43-8 Crecimiento primario y secundario de un brote dicotiledóneo** Un brote dicotiledóneo después de dos años de crecimiento; muestra el crecimiento primario en la parte superior del brote y el crecimiento secundario más abajo. **(a)** Un corte vertical del tallo en el que se muestran sus estructuras internas. Cortes transversales de **(b)** todo el tallo y **(c)** un haz vascular individual después del crecimiento primario (arriba) y del crecimiento secundario (abajo). Durante el crecimiento secundario, el cambium vascular forma un anillo completo alrededor del tallo, de modo que el xilema y el floema secundarios resultantes también forman anillos completos, en lugar de los haces vasculares discretos del xilema y el floema primarios que se forman durante el crecimiento primario.

La organización interna del tallo

El meristemo apical de un brote produce también las estructuras internas del tallo, casi siempre agrupadas en cuatro tejidos: epidermis, corteza, médula y tejidos vasculares (*véase* la figura 43-8). Las monocotiledóneas y las dicotiledóneas difieren de alguna manera en la organización de los tejidos vasculares; aquí sólo se estudiarán los tallos de las dicotiledóneas.

La epidermis del tallo reduce la pérdida de agua al tiempo que permite la entrada de dióxido de carbono

La epidermis de un tallo joven, como el de las hojas, secreta una cutícula cerosa que retrasa la pérdida de agua. Al igual que en las hojas, la epidermis del tallo se encuentra perforada por estomas que regulan el movimiento de dióxido de carbono, oxígeno y vapor de agua.

La corteza y la médula sostienen el tallo, almacenan alimento y realizan la fotosíntesis

La corteza y la médula se conforman de células parenquimatosas (tejido fundamental) que llenan la mayor parte del tallo joven. En las dicotiledóneas, la **corteza** se encuentra entre la epidermis y los tejidos vasculares, y la **médula** llena la parte central del tallo, rodeada por los tejidos vasculares. Las células de la corteza y la médula realizan tres funciones principales: sostén, almacenamiento de alimento y (en algunas plantas) la fotosíntesis.

- **Sostén** En tallos muy jóvenes, el agua que llena las vacuolas centrales de la corteza y las células de la médula provoca una presión de turgencia (*véase* la figura 5-10). La presión de turgencia endurece las células de manera muy similar a como el aire infla una llanta, y ayuda a mantener erecto el tallo.
- **Almacenamiento** Las células parenquimatosas tanto en la corteza como en la médula convierten la glucosa en almidón y lo guardan como reserva alimentaria.
- **Fotosíntesis** En muchos tallos dicotiledóneos jóvenes, las células exteriores de la corteza contienen cloroplastos y realizan la fotosíntesis. En las plantas como los cactus, en los que las hojas están reducidas a espinas, la corteza del tallo puede ser la única parte verde fotosintética de la planta.

Los tejidos vasculares en el tallo transportan agua, nutrimentos disueltos y hormonas

La mayoría de los tallos de las dicotiledóneas contiene racimos de tejidos vasculares que se producen por el crecimiento primario del meristemo apical. Se puede pensar en cada racimo como una varilla de tejido vascular, por lo general triangular al realizar un corte transversal, que se extiende a todo lo alto de la planta (FIGURA 43-8a). Una docena o más de racimos forman un anillo dentro del tallo (FIGURA 43-8b, arriba). El borde interno en punta de cada racimo consiste en el xilema primario, mientras que el borde exterior redondo consiste en el floema primario (FIGURA 43-8c, arriba). (Se llaman xilema primario y floema primario porque se producen a partir de un meristemo apical durante el crecimiento primario.) El xilema transporta agua y nutrimentos disueltos hacia arriba del tallo, con lo cual abastece a las células del tallo y de las hojas. El floema transporta la glucosa de las células fotosintéticas en las hojas y la corteza externa del tallo hasta la raíz, así como a la médula y la corteza interna, donde una parte de ésta se metaboliza para obtener energía y otra parte se almacena en forma de almidón. Entre el xilema primario y el floema primario se encuentra una delgada franja lateral de células meristemáticas conocida como *cambium vascular*.

El crecimiento secundario produce tallos más gruesos y fuertes

En algunas coníferas y dicotiledóneas perenes, los tallos pueden sobrevivir durante años, décadas e incluso siglos, volviéndose más gruesos y fuertes cada año. Este crecimiento secundario en los tallos resulta de la división celular en los meristemos laterales del cambium vascular y el cambium de corcho (*véase* la figura 43-8).

El cambium vascular produce el xilema secundario y el floema secundario

El **cambium vascular** forma un cilindro de células meristemáticas que se encuentra entre el xilema primario y el floema secundario (*véase* la figura 43-8a, abajo). Las células hijas del cambium vascular que se producen hacia el interior del tallo se diferencian en el xilema secundario; las que se producen hacia el exterior del tallo se diferencian en el floema secundario (*véase* la figura 43-8c, abajo).

Las células del xilema secundario, con sus gruesas paredes celulares, forman la madera en las plantas leñosas perenes, incluidos los árboles y los arbustos leñosos. El xilema secundario joven, llamado **albura**, transporta agua y minerales y se encuentra justo adentro del cambium vascular (FIGURA 43-9). El xilema secundario más antiguo, el **duramen**, llena la parte central de los tallos más antiguos. El duramen ya no transporta agua ni solutos, pero proporciona de igual forma sostén y fuerza al tallo.

Las células del floema son mucho más débiles que las del xilema. Con el tiempo, los elementos del tubo criboso y las células acompañantes quedan aplastados entre el xilema rígido en el interior del tronco y el corcho duro en el exterior. Sólo una delgada franja del floema recién formado permanece viva y en funcionamiento.

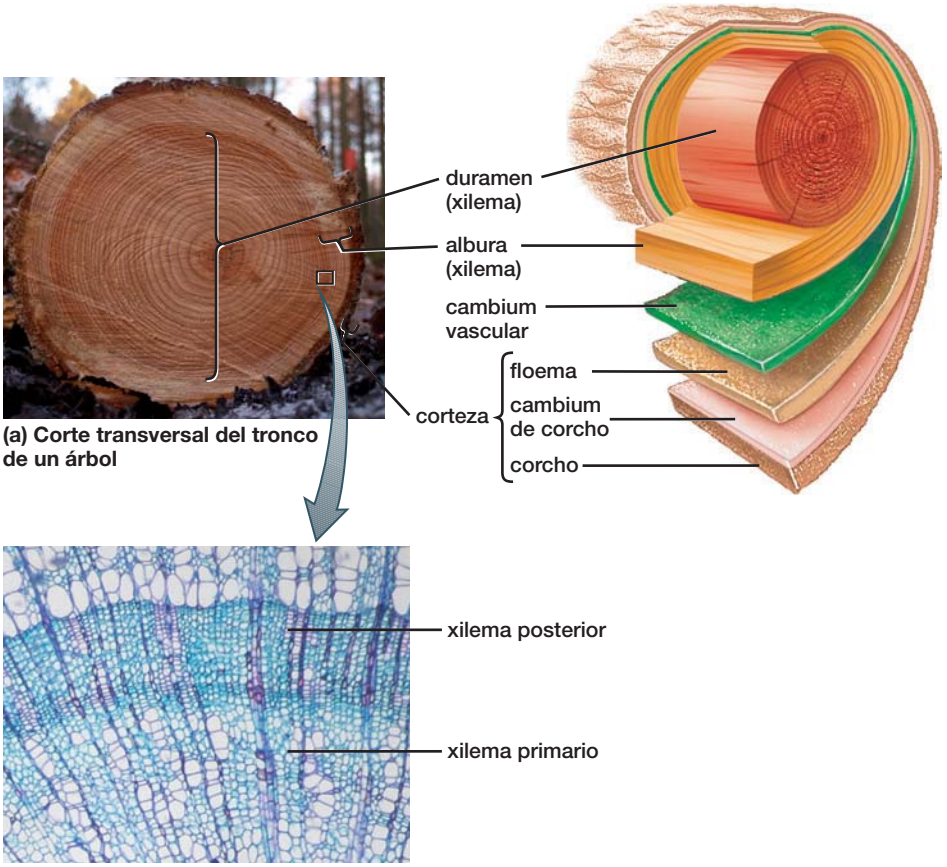
En los árboles adaptados a regiones donde las estaciones son muy marcadas, la división celular en el cambium vascular cesa durante el frío del invierno. En primavera y verano, las células del cambium se dividen para formar nuevos xilemas y floemas secundarios. En muchos árboles, las células del xilema formadas durante la primavera y el principio del verano son grandes, con paredes celulares delgadas; las células del xilema que se forman a finales del verano y a principios del otoño tienen un diámetro menor, con paredes celulares más gruesas. Como resultado, los troncos de los árboles vistos en un corte transversal muestran un patrón de **anillos anuales** que consiste en regiones pálidas (células grandes con paredes delgadas) alternadas con regiones oscuras (células pequeñas con paredes gruesas), como se muestra en la figura 43-9. En muchas especies de árboles es posible determinar la edad aproximada de los mismos con base en el conteo de los anillos anuales. El ancho de los anillos proporciona también información acerca del clima anterior, porque los años húmedos producen mayor crecimiento y anillos más anchos.

El cambium de corcho reemplaza a la epidermis con corcho

Las células epidérmicas son células maduras diferenciadas que por lo general ya no se dividen. Al agregarse un xilema y un floema secundarios cada año, con el consiguiente aumento del diámetro del tallo, la epidermis se separa. Aparentemente estimuladas por las hormonas, algunas células en la epidermis, la corteza o el floema (a menudo los tres en distintos momentos de la vida de la planta) rejuvenecen y forman una capa de células meristemáticas lateral: el **cambium de corcho** (*véanse* las figuras 43-8b, abajo, y 43-9). Estas células se dividen y forman células hijas llamadas **células de corcho** o simplemente corcho, con paredes celulares duras impermeables al

▶ FIGURA 43-9 Anillos anuales
(a) La mayoría de los árboles en climas templados forman anillos anuales de xilema secundario. La madera primaria, que se formó durante la primavera y principios del verano y que se compone de células grandes con paredes celulares delgadas, es pálida. La madera posterior, que por lo general se forma en verano y al principio del otoño y que consiste en células más pequeñas con paredes más gruesas, es oscura. **(b)** La unión entre la madera de primavera y de verano en un solo anillo anual.

PREGUNTA ¿Esperarías que un árbol de un clima constantemente cálido y húmedo durante todo el año tenga anillos de crecimiento? Explica tu respuesta.



(a) Corte transversal del tronco de un árbol

(b) Un anillo anual

agua que evitan que el tronco se seque y lo protegen del daño físico. Las células de corcho mueren al madurar y pueden formar una capa protectora de varios metros de grosor en algunas especies de árboles grandes, como la secuoya (**FIGURA 43-10a**). A medida que el tronco crece año con año, las capas más exteriores de corcho se separan a fin de ajustarse al crecimiento. Los corchos utilizados para tapar las botellas de vino están hechos con la capa más exterior de corcho de los robles, separada con mucho cuidado para no dañar el cambium de corcho subyacente (**FIGURA 43-10b**).

El término común **corteza** incluye todos los tejidos fuera del cambium vascular: floema, cambium de corcho y células de corcho (*véase* la figura 43-9). Al retirar toda la franja de corteza alrededor del árbol, éste muere porque se daña el floema. Sin floema, los azúcares sintetizados en las hojas no pueden llegar a la raíz. Privadas de energía, las raíces ya no son capaces de absorber los minerales y el árbol muere.

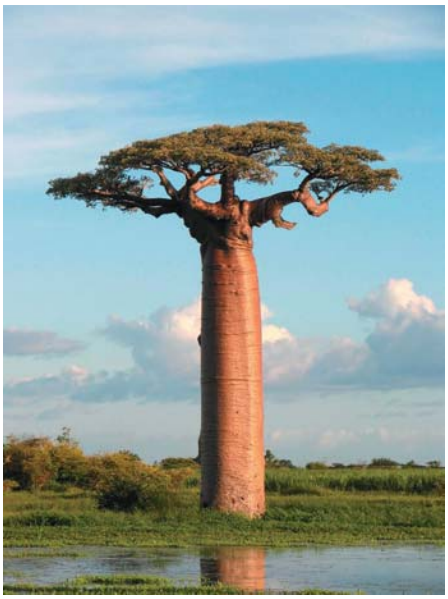
Muchas plantas producen tallos o ramas especializados

Las plantas que florecen han desarrollado diversas especializaciones del tallo. Por ejemplo, muchos tallos están adaptados para el almacenamiento. Los troncos gruesos del baobab (árbol botella) contienen células parenquimatosas que almacenan agua, lo que les permite sobrevivir en climas con lluvias esporádicas (**FIGURA 43-11a**). Los tallos de los cactus realizan la fotosíntesis y guardan agua. La papa blanca común es en realidad un tallo subterráneo, lleno de parénquimas especializadas en almacenar almidón. Cada "ojo" de la papa es una yema lateral, lista para brotar en una rama del tallo cuando las condiciones sean favorables. Las fresas envían hacia afuera tallos horizontales, llamados *estolones*, que se extienden a lo largo del suelo y retoñan en nuevas plantas de fresa (**FIGURA 43-11b**).

▶ FIGURA 43-10 Corcho **(a)** Una secuoya antigua en la Sierra Nevada de California. El corcho de una secuoya puede tener hasta más de medio metro de grosor. Esta capa de corcho masiva resistente al fuego contribuye a la longevidad de la secuoya. Las áreas oscuras son de incendios pasados. **(b)** Se quita una capa de corcho a un roble. El corcho volverá a crecer y podrá cosecharse otra vez aproximadamente en una década.

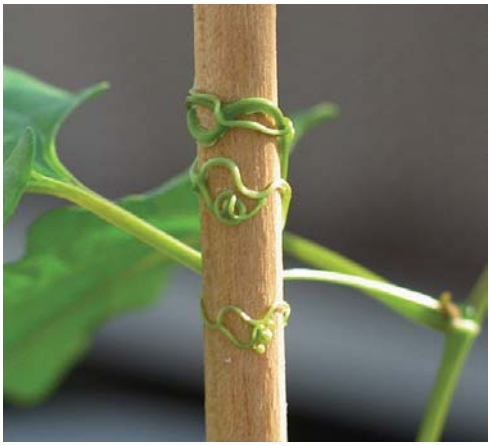
(a) El corcho protege a esta secuoya gigante

(b) Cosecha de corcho de un roble



(a) Árbol baobab

(b) Plantas de fresa



(c) Viña

(d) Acacia

▲ **FIGURA 43-11 Tallos y ramas especializados** **(a)** El tronco muy extendido que almacena agua del baobab le permite sobrevivir en un clima seco. **(b)** Las plantas de fresa pueden reproducirse por medio de estolones, que son tallos horizontales. En el punto en el que el nudo de un estolón toca el suelo, puede echar raíces y desarrollarse en una planta completa. **(c)** Los zarcillos son ramas especializadas que permiten a las viñas treparse en árboles o rejas. **(d)** Las acacias se protegen con ramas modificadas dentro de troncos fuertes, afilados y a veces ramificados.

Ciertas ramas de las viñas y de la hiedra de Ivy forman zarcillos que se enroscan en los árboles y rejas y se adhieren a los edificios para dar a la planta mejor acceso a la luz solar (**FIGURA 43-11c**). Las espinas son adaptaciones de ramas que protegen a ciertas plantas, como los espinos blancos y las acacias, del ataque de los grandes herbívoros (**FIGURA 43-11d**).

43.7 ¿CUÁLES SON LAS ESTRUCTURAS Y FUNCIONES DE LAS RAÍCES?

Las raíces anclan a la planta al suelo, absorben agua y minerales, y almacenan agua y alimentos (sobre todo almidones). La mayoría de las dicotiledóneas, como las zanahorias y los dientes de león, desarrollan una raíz principal que consiste en una raíz central y muchas raíces más pequeñas ramificadas a sus lados (**FIGURA 43-12a**). La mayoría de las monocotiledóneas, como los pastos y narcisos, producen un **sistema de raíces fibrosas** en el que varias raíces casi del mismo tamaño surgen de la base del tallo (**FIGURA 43-12b**).

En las raíces jóvenes de los sistemas tanto de raíces como de raíces fibrosas, las divisiones del meristemo apical y la diferenciación de las células hijas resultantes dan lugar a cuatro regiones diferentes (**FIGURA 43-13**). Las células hijas que se producen en la parte superior del meristemo apical se diferencian en células de la epidermis, la corteza y el cilindro vascular.

(a) Sistema principal de raíces (b) Sistema de raíces fibrosas

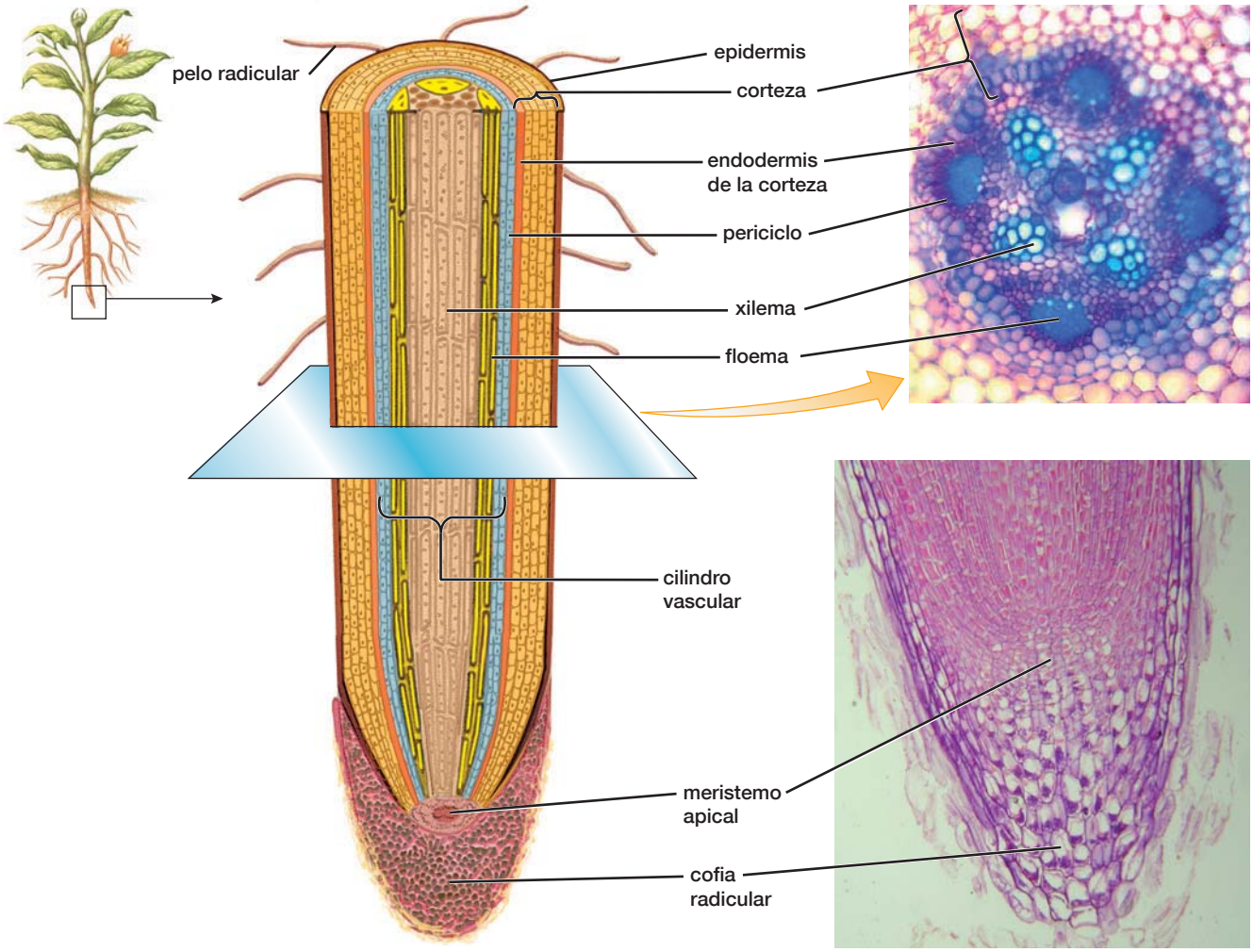
▲ **FIGURA 43-12 Sistemas de raíces y raíces fibrosas**
(a) Por lo regular, las dicotiledóneas tienen un sistema principal de raíces, el cual consta de una raíz central larga con muchas raíces secundarias más pequeñas que se ramifican de ella.
(b) Comúnmente, las monocotiledóneas tienen un sistema de raíces fibrosas del mismo tamaño.

La cofia radicular protege el meristemo apical

El meristemo apical es la fuente del crecimiento primario en una raíz. La **cofia radicular**, que se ubica en la punta de la raíz, protege al meristemo apical de sufrir daños cuando la raíz se empuja hacia abajo entre las partículas rocosas del suelo. Las células de la cofia radicular tienen paredes celulares gruesas y secretan un lubricante que ayuda a facilitar el paso de la raíz entre las partículas del suelo. No obstante, las células de la cofia radicular se desgastan y deben reemplazarse continuamente por nuevas células meristemáticas apicales.

La epidermis de la raíz es permeable al agua y a los minerales

Una función crucial de la mayoría de las raíces jóvenes consiste en absorber el agua y los minerales del suelo. La cubierta celular más exterior de la raíz es la epidermis, que está en contacto con el suelo y el agua atrapada entre las partículas de suelo. A diferencia de la epidermis del tallo, que está cubierta con una cutícula cerosa para reducir la evaporación, la de la raíz no tiene cutícula. Como consecuencia, las paredes de las células epidérmicas de la raíz son muy permeables al agua y a los minerales. Además, muchas células epidérmicas hacen crecer **pelos radiculares** en el suelo circundante



▲ **FIGURA 43-13 Crecimiento primario en las raíces** El crecimiento primario en las raíces resulta de la división celular mitótica en el meristemo apical cerca de la punta. La raíz está compuesta por cofia radicular, epidermis, corteza y cilindro vascular.

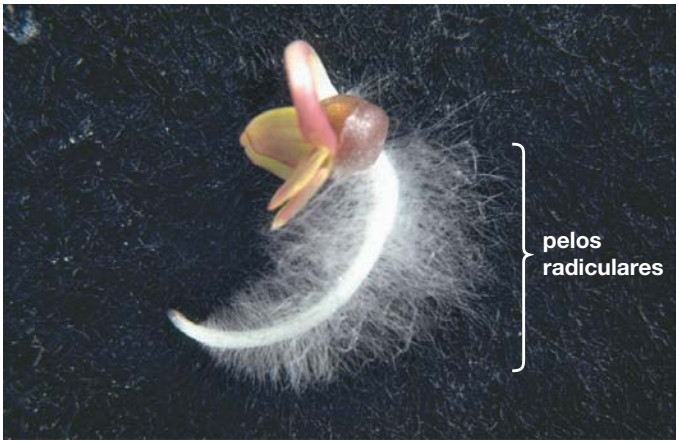


FIGURA 43-14 Pelos radiculares Los pelos radiculares, que se muestran aquí en un rábano, aumentan en gran medida el área superficial de una raíz; esto mejora la absorción de agua y minerales del suelo.

(FIGURA 43-14; *véase* también la figura 43-13). Al extender el área de superficie de la raíz, los pelos radiculares aumentan su capacidad para absorber agua y minerales. Los pelos radiculares pueden agregar docenas de metros cuadrados de área superficial a las raíces incluso de las plantas pequeñas.

La corteza almacena alimento y controla la absorción de agua y minerales en la raíz

La corteza ocupa la mayor parte del interior de una raíz joven, entre la epidermis y el cilindro vascular (*véase* la figura 43-13). La mayor parte de la corteza consta de células parenquimatosas grandes con paredes celulares porosas. Los carbohidratos que se producen en el brote por medio de la fotosíntesis se transportan hacia abajo hasta estas células, donde se convierten en almidón y se almacenan. Las raíces de las plantas perenes almacenan almidones durante los fríos meses del invierno y luego los liberan con el fin de proporcionar energía para el nuevo crecimiento del sistema de raíces en primavera. La corteza es especialmente grande en las raíces especializadas para el almacenamiento de carbohidratos; tal es el caso de las papas dulces, betabeles, zanahorias y rábanos (FIGURA 43-15).

La capa más interior de la corteza consiste en un anillo de células pequeñas y sueltas llamadas **endodermis** que circunda el cilindro vascular (*véase* la figura 43-13). La pared celular de cada célula endodérmica contiene una franja de material graso resistente al agua llamada **banda de Caspari**; esta banda se encuentra entre las células (arriba, abajo y a ambos lados), pero no en la cara interna o externa. El agua y los minerales disueltos pueden fluir con libertad alrededor de las células de la epidermis y de la corteza al moverse a través de sus paredes celulares porosas. Sin embargo, la banda de Caspari bloquea el agua y los minerales a fin de evitar que se muevan entre las células endodérmicas. En la sección 43.8 se explorará la importancia de la banda de Caspari.

El cilindro vascular contiene tejidos conductores y forma raíces ramificadas

El **cilindro vascular** contiene los tejidos conductores del xilema y el floema. La capa más exterior del cilindro vascular de la raíz es el **periciclo**, el cual se localiza justo adentro de la endodermis de la corteza y afuera del xilema y el floema (*véase* la figura 43-13). Las células del periciclo trabajan con las células endodérmicas para regular el movimiento de los minerales y el agua en el xilema del cilindro vascular.

▲ **FIGURA 43-15 Raíces especializadas** Algunas raíces de dicotiledóneas modificadas para el almacenamiento de nutrimentos son (de izquierda a derecha): betabeles, zanahorias y rábanos.

El periciclo también es la fuente de la ramificación en las raíces. Bajo la influencia de las hormonas de la planta, las células del periciclo empiezan a dividirse para formar el meristemo apical de una **raíz ramificada** (FIGURA 43-16). El desarrollo de la raíz ramificada es similar al de las raíces primarias, sólo que la rama debe dividirse a través de la corteza y la epidermis de la raíz primaria; para ello aplasta las células que encuentra en su camino y secreta enzimas que las digieren. Los tejidos vasculares de la raíz ramificada se conectan con los tejidos vasculares de la raíz primaria.

Las raíces pueden experimentar un crecimiento secundario

Las raíces de las plantas leñosas, incluidas coníferas, árboles y arbustos caducifolios, se vuelven más gruesas y fuertes mediante un crecimiento secundario. Aunque hay algunas diferencias entre el

▲ **FIGURA 43-16 Raíces ramificadas** Las raíces ramificadas surgen del periciclo de una raíz. El centro de esta raíz ramificada ya se diferencia en tejido vascular.

crecimiento secundario en tallos y raíces, las características esenciales son similares: el cambium vascular produce el xilema y el floema secundarios en el interior de la raíz y el cambium de corcho produce una gruesa capa protectora de células de corcho en el exterior.

43.8 ¿CÓMO ADQUIEREN LAS PLANTAS LOS NUTRIMENTOS?

Los **nutrimentos** son sustancias que se obtienen del ambiente y son necesarias para el crecimiento y la supervivencia de un organismo (**Tabla 43-2**). Las plantas sólo necesitan nutrimentos inorgánicos porque, a diferencia de los animales, las plantas pueden sintetizar todas sus moléculas orgánicas. Algunos nutrimentos, llamados *macronutrimentos*, se requieren en grandes cantidades; de manera conjunta constituyen más de 99% del peso seco del cuerpo de la planta. Otros, llamados *micronutrimentos*, sólo son necesarios en cantidades menores.

Las plantas obtienen carbono del dióxido de carbono en el aire, oxígeno del aire o del agua, e hidrógeno del agua. Estos tres elementos componen más de 95% de la masa de la mayoría de las plantas. Los otros nutrimentos que necesitan las plantas se obtienen al tomar **minerales** del suelo, ya sea elementos como el potasio (K^+) o el calcio (Ca^{2+}), o pequeños compuestos iónicos como nitratos (NO_3^-) o fosfatos (PO_4^{3-}).

Por último, gran parte de la masa de una planta viva es agua. El agua se utiliza también para transportar minerales, carbohidratos, hormonas y otras moléculas orgánicas por todo el cuerpo de la planta. Por tanto, las plantas requieren grandes cantidades de líquido *en forma de agua*, no sólo como fuente de hidrógeno y oxígeno. Para la mayoría de las plantas, la fuente primaria de agua es el suelo.

Las raíces transportan minerales del suelo al xilema del cilindro vascular

Las raíces absorben minerales del suelo y los transportan al brote. El suelo está formado por partículas de roca, aire, agua y materia orgánica. Aunque las partículas de roca y la materia orgánica contienen minerales, las raíces sólo pueden absorber los minerales disueltos en el agua del suelo. Como los minerales se transportan de la raíz al brote en las traqueidas y los elementos del vaso del xilema, una raíz debe mover los minerales del agua del suelo al xilema en el cilindro vascular de la raíz. Para entender este proceso, vale la pena examinar más a fondo la estructura de una raíz (**FIGURA 43-17**).

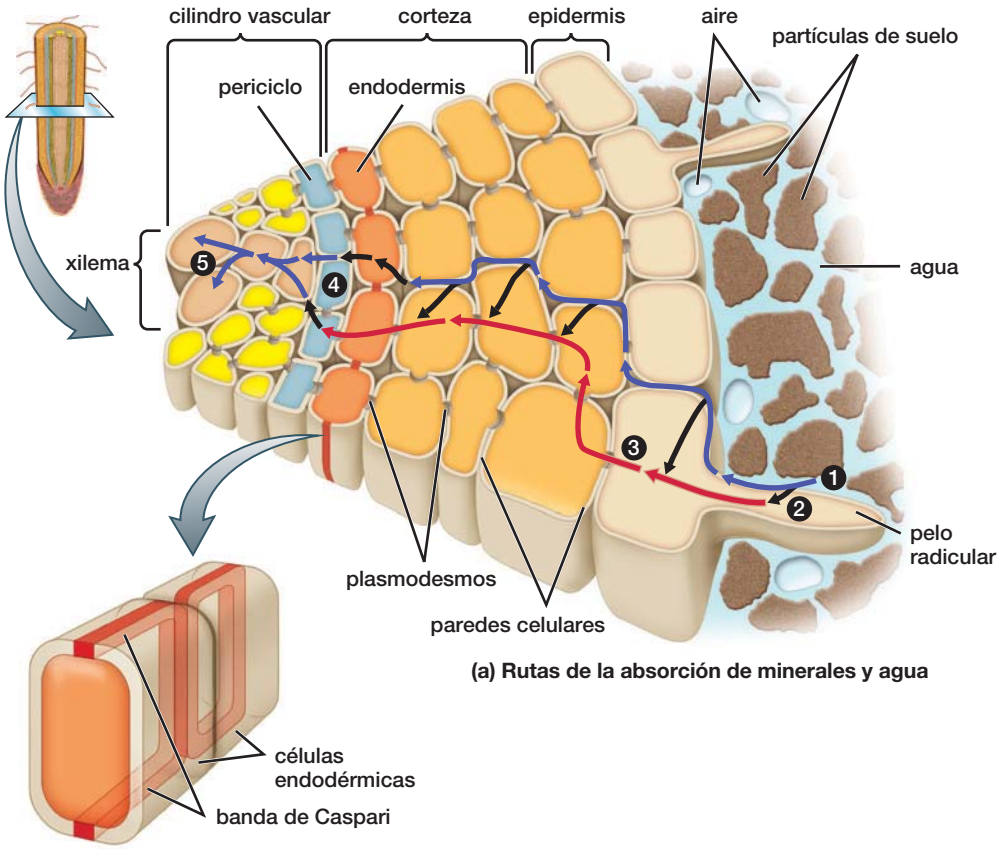
Una raíz joven está formada por (1) células vivas; (2) espacio extracelular, lleno en su mayor parte por las paredes de estas células, y (3) las traqueidas y elementos del vaso del xilema, que están muertos y consisten únicamente en las paredes celulares. La mayoría de las paredes celulares de las plantas, incluidas aquellas de las células vivas y las traqueidas y elementos del vaso, son muy porosas. Por tanto, el agua y los minerales pueden moverse con facilidad a través del espacio extracelular en el cilindro vascular hacia el interior de las traqueidas y los elementos del vaso. En las raíces existe una excepción a esta regla general de las paredes celulares porosas: la banda de Caspari. Al igual que el cemento a prueba de agua en una pared de ladrillos, la banda de Caspari es un impermeabilizante ceroso en la parte superior, inferior y en los costados de las células de la endodermis, no así en las caras interna y externa (**FIGURA 43-17b**).

La banda de Caspari divide el espacio extracelular de una raíz en dos compartimentos: uno fuera de la banda de Caspari y

Tabla 43-2 Nutrimentos esenciales que requieren las plantas

Elemento*	Fuente principal	Función
Macronutrimentos		
Carbono	CO_2 en el aire	Componente de todas las moléculas orgánicas
Oxígeno	O_2 en el aire y disuelto en el agua del suelo	Componente de todas las moléculas orgánicas
Hidrógeno	Agua en el suelo	Componente de todas las moléculas orgánicas
Nitrógeno	Disuelto en el agua del suelo (en forma de nitrato y amoniaco)	Componente de las proteínas, los nucleótidos y la clorofila
Potasio	Disuelto en el agua del suelo	Ayuda a controlar la presión osmótica y regula la apertura y el cierre de los estomas
Calcio	Disuelto en el agua del suelo	Componente de las paredes celulares; participa en la activación de las enzimas y el control de las respuestas a los estímulos ambientales
Fósforo	Disuelto en el agua del suelo (en forma de fosfato)	Componente de ATP, ácidos nucleicos y fosfolípidos
Magnesio	Disuelto en el agua del suelo	Componente de la clorofila; activa muchas enzimas
Azufre	Disuelto en el agua del suelo (en forma de sulfato)	Componente de algunos aminoácidos y proteínas; componente de la coenzima A
Micronutrimentos		
Hierro	Disuelto en el agua del suelo	Componente de algunas enzimas; activa algunas enzimas; es necesario para la síntesis de la clorofila
Cloro	Disuelto en el agua del suelo	Ayuda a mantener el equilibrio iónico en todas las membranas; participa en la división del agua durante la fotosíntesis
Cobre	Disuelto en el agua del suelo	Componente de algunas enzimas; activa algunas enzimas
Manganeso	Disuelto en el agua del suelo	Activa algunas enzimas; participa en la división del agua durante la fotosíntesis
Zinc	Disuelto en el agua del suelo	Componente de algunas enzimas; activa algunas enzimas
Boro	Disuelto en el agua del suelo	Se encuentra en las paredes celulares
Molibdeno	Disuelto en el agua del suelo	Componente de algunas enzimas que participan en el uso del nitrógeno

* Se enlistan por orden de abundancia aproximada en el cuerpo de la planta.



▲ **FIGURA 43-17 Absorción de minerales y agua a través de las raíces** **(a)** Movimiento de minerales y agua a través de una raíz joven, desde el agua en el suelo hasta las células conductoras del xilema. Los minerales y el agua que fluyen a través de las paredes celulares porosas y del espacio extracelular se señalan con líneas y flechas azules. Los minerales y el agua que cruzan una membrana plasmática se indican con flechas negras. Los minerales y el agua que fluyen de una célula a otra a través de plasmodesmos se muestran con líneas y flechas rojas.
❶ Los minerales disueltos en el agua del suelo llenan las paredes celulares porosas entre las células de la epidermis y la corteza (ruta azul). La banda de Caspari evita que el agua y los minerales pasen entre las células de la endodermis hacia el cilindro vascular.
❷ Los minerales se transportan en forma activa a través de las membranas plasmáticas de los pelos radiculares, las células epidérmicas, las células de la corteza y la cara exterior de las células endodérmicas (flechas negras). El agua los sigue por ósmosis.
❸ Los minerales se difunden de una célula a otra a través de los plasmodesmos conectando el citoplasma de las células epidérmicas, de la corteza, endodérmicas y del pericliclo (ruta roja).
❹ Los minerales se difunden o se transportan en forma activa a través de las membranas plasmáticas de las células del pericliclo y la cara interna de las células endodérmicas hacia el espacio extracelular dentro del cilindro vascular (flechas negras). El agua los sigue por ósmosis.
❺ Los minerales y el agua entran en las traqueidas y los elementos del vaso del xilema, pasando con libertad del espacio extracelular del cilindro vascular a través de las concavidades en las paredes de las traqueidas y los elementos del vaso (flechas azules).
(b) La ubicación de la banda de Caspari en las paredes celulares de las células endodérmicas.

otro en el interior de la banda, en el cilindro vascular. De modo muy similar a la forma en que el agua en una cubeta llena del líquido una esponja colocada en éste, el agua del suelo llena el espacio extracelular del compartimento exterior, y de esta manera transporta minerales disueltos (**FIGURA 43-17a** ❶, ruta azul). El espacio extracelular del compartimento interno es continuo con el interior de las traqueidas y los elementos del vaso. Para llegar desde el agua en el suelo hasta el xilema, los minerales deben pasar del compartimento exterior al interior, evitando la banda de Caspari.

Para lograr esto, los minerales que la raíz absorbe emprenden un viaje en tres etapas (*véase* la figura 43-17a):

1. **Desde el agua del suelo hasta una célula viva fuera de la banda de Caspari.** Los minerales en el agua del suelo, incluida el agua que llena el compartimento exterior del espacio extracelular, están en contacto con los pelos radiculares, las células epidérmicas, las células de la corteza y las caras exteriores de las células endodérmicas. Los minerales se absorben hacia el citoplasma de estas células a través de las membranas plasmáticas (**FIGURA 43-17a** ❷, flechas negras). La concentración de minerales en el agua del suelo casi siempre es mucho más baja que la concentración dentro de las células de la planta, de modo que la mayor parte de los minerales entran a las células mediante transporte activo (*véanse* las páginas 88

y 89). Las células de la epidermis, la corteza y la endodermis absorben minerales. Sin embargo, las células epidérmicas y sus pelos radiculares tienen un área superficial más extensa y absorben la mayoría de los minerales.

2. **A través de los plasmodesmos interconectando las células vivas.** El interior de las células vivas adyacentes de la planta está conectado mediante poros diminutos llamados *plasmodesmos*, que permiten el paso de las moléculas pequeñas del citoplasma de una célula al citoplasma de las células vecinas. El transporte activo de minerales hacia las células epidérmicas y sus pelos radiculares produce una elevada concentración de minerales en su citoplasma, de modo que éstos se difunden —a través de los plasmodesmos de las células epidérmicas— hacia y a través de las células de la corteza, hacia las células endodérmicas y, quizá, hasta las células del periciclo (**FIGURA 43-17a** ❸, ruta roja). Las moléculas de los minerales que se absorben directamente hacia el interior de una célula de la corteza o de una célula endodérmica realizan un viaje corto a través de menos capas de células, pero en todos los casos esta ruta intracelular evita la banda de Caspari al mover los minerales a través del citoplasma de las células endodérmicas.
3. **Hacia el espacio extracelular dentro del cilindro vascular.** Los minerales salen a través de la membrana plasmática de una célula endodérmica o de una célula del periciclo, ya sea por difusión o por transporte activo, hacia el espacio extracelular del cilindro vascular (**FIGURA 43-17a** ❹, flechas negras). Recuerda que las traqueidas y los elementos del vaso consisten sólo en paredes celulares porosas, sin membranas plasmáticas y sin citoplasma (*véase* la sección 43.4). Por tanto, los minerales se difunden con libertad desde el espacio extracelular hacia dentro de las traqueidas y los elementos del vaso del xilema (**FIGURA 43-17a** ❺, flechas azules).

La banda de Caspari evita la pérdida de minerales del cilindro vascular

La banda de Caspari puede parecer un obstáculo importante para la absorción de los minerales, pero en realidad desempeña una función importante que consiste en evitar las fugas en el cilindro vascular. El agua del suelo en el compartimento exterior de la raíz tiene una baja concentración de minerales y el compartimento interior en el cilindro vascular adquiere una concentración de minerales mucho más elevada, de modo que existe un gradiente de difusión que tiende a regresar los minerales al exterior del cilindro vascular y hacia el agua en el suelo. Sin embargo, la banda de Caspari evita que los minerales pasen entre las células endodérmicas. Por tanto, una vez dentro del cilindro vascular, los minerales no pueden volver a salir.

Las raíces absorben el agua del suelo por ósmosis

Como se vio en el capítulo 5, el agua se mueve de manera pasiva a través de las membranas plasmáticas por ósmosis, extendiéndose de las áreas con alta concentración de agua (con una baja concentración de solutos) a aquellas con baja concentración de ésta (debido a una elevada concentración de solutos; *véase* la página 85). El agua del suelo, con una baja concentración de minerales, tiene una alta concentración de agua. Los minerales se transportan en forma activa hacia las capas celulares externas de la raíz y entran en el espacio extracelular del cilindro vascular y luego en las traqueidas y elementos del vaso del xilema. El citoplasma de las células vivas y el espacio extracelular del cilindro vascular, incluido el interior de las traqueidas y los elementos del vaso, se caracterizan por tener una elevada concentración de minerales y una baja concentración de agua. Por tanto, una o más membranas plasmáticas separan la alta concentración de agua en el suelo de la baja concentración de agua en las células vivas y las células conductoras del xilema.

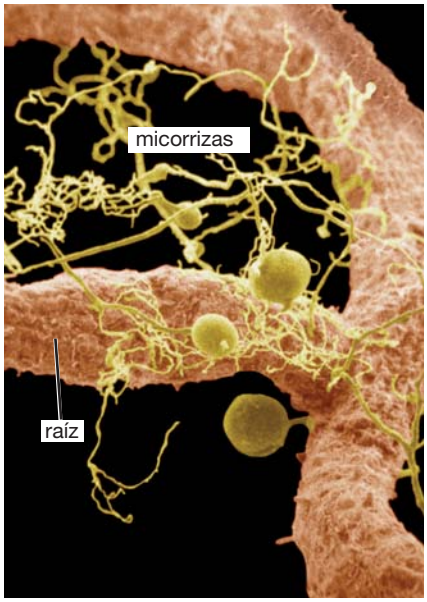
▲ **FIGURA 43-18 Presión radicular** En ocasiones, muy temprano en la mañana, si se presenta una combinación de alto contenido de agua en el suelo, temperaturas relativamente bajas y humedad alta, la presión radicular puede hacer que el agua salga por la punta de las hojas.

Aunque nadie sabe a ciencia cierta cuánta agua pasa por cada membrana plasmática, el principio general es claro: el agua pasa por ósmosis desde el agua en el suelo a través de las membranas plasmáticas (*véase* la figura 43-17a ❷, ❹) y entra en las traqueidas y los elementos del vaso (*véase* la figura 43-17a ❺). En algunas plantas, esta entrada osmótica de agua que sigue a la absorción de minerales es tan poderosa que crea **presión radicular**: el agua que entra en el cilindro vascular empuja la solución de minerales hacia arriba de la raíz hasta el brote. En ocasiones, el efecto de la presión radicular es visible en forma de gotas de agua que salen por la punta de las hojas (**FIGURA 43-18**).

En la mayoría de las plantas, casi en cualquier condición, la ósmosis que sigue a la absorción de los minerales no es la fuerza principal para que el agua entre en las raíces. En vez de ello, el agua que se mueve hacia arriba por el xilema, impulsada por la evaporación de agua de las hojas, elimina en poco tiempo el agua de las traqueidas y los elementos del vaso en las raíces. Esto proporciona una fuerza constante que jala las moléculas de agua del suelo a través de las membranas plasmáticas de las células de las raíces y la conduce hacia el cilindro vascular. En la sección 43.9 se verá cómo el agua se mueve hacia arriba del xilema, en ocasiones varios metros desde las raíces hasta la copa de un árbol alto.

Las relaciones simbióticas ayudan a las plantas a obtener nutrimentos

Muchos minerales, aunque abundantes en las partículas de roca, son demasiado escasos en el agua del suelo para sostener el crecimiento de la planta. Sin embargo, la mayoría de las plantas han desarrollado relaciones mutuamente benéficas con los hongos que las ayudan a adquirir estos minerales. Además, el nitrógeno casi siempre es escaso en el suelo. Las plantas llamadas **leguminosas**, como los chícharos, el frijol de soya, la alfalfa y el trébol, albergan bacterias en sus raíces que pueden convertir el nitrógeno presente en el aire en amoniaco o nitrato útiles para la planta.



(a) Raíces con micorrizas

(b) Las micorrizas afectan el crecimiento

▲ **FIGURA 43-19 Micorrizas: una simbiosis raíz-hongo** **(a)** Una red de franjas de hongos rodea y penetra una raíz. **(b)** Plántulas que crecen en idénticas condiciones con (derecha) y sin (izquierda) hongos micorrizas ilustran la importancia de las micorrizas en la nutrición de las plantas.

PREGUNTA Con base en lo que has aprendido acerca de la función de las raíces, ¿qué parte del sistema de raíces podrías esperar que los hongos micorrizas infecten?

Los hongos que forman micorrizas ayudan a la mayoría de las plantas a adquirir los minerales

Las raíces de la mayoría de las plantas terrestres forman relaciones simbióticas con los hongos. Los complejos resultantes, llamados **micorrizas** (palabra de origen griego que literalmente significa "raíces con hongos"), ayudan a la planta a obtener los escasos minerales del suelo. Bandas de hongos microscópicos se entretejen entre las células de las raíces y se extienden hacia el suelo (**FIGURA 43-19**). La telaraña de filamentos de los hongos aumenta en gran medida el volumen del suelo a partir del cual es posible absorber los minerales, en comparación con el volumen que está en contacto sólo con la raíz de la planta. Además, los hongos pueden extraer algunos minerales (sobre todo fosfato) que se encuentran unidos a las partículas de roca del suelo y que las raíces no son capaces de absorber. Los minerales que los hongos absorben pueden transferirse a la raíz. Los hongos, a su vez, reciben carbohidratos, aminoácidos y vitaminas de la planta. De esta manera, tanto el hongo como la planta están en condiciones de crecer en lugares donde ninguno de los dos podría sobrevivir solo, incluidos desiertos y suelos rocosos a grandes altitudes.

En algunos bosques, las micorrizas forman una inmensa red subterránea que entrelaza árboles, incluso de distintas especies. Los hongos transfieren carbohidratos entre los árboles, y lo hacen de tal manera que aquellos que tienen acceso a luz solar abundante subsidien a sus vecinos que viven en la sombra. Es así que, como un Robin Hood subterráneo, las micorrizas transfieren productos fotosintéticos de los ricos a los pobres.

Las bacterias fijadoras de nitrógeno ayudan a las leguminosas a adquirir nitrógeno

Los aminoácidos, ácidos nucleicos y la clorofila contienen nitrógeno, de modo que las plantas necesitan grandes cantidades de éste. Por desgracia, aunque el gas nitrógeno (N_2) constituye alrededor de 78% de la atmósfera y se extiende con facilidad hacia los espacios de aire en el suelo, las plantas sólo pueden utilizarlo en forma de amoniaco (NH_3) o nitrato (NO_3^-). Algunas bacterias del suelo tienen la capacidad para llevar a cabo la **fijación de nitrógeno** (la conversión de N_2 en NH_3), que utilizan después para sintetizar sus propios aminoácidos y ácidos nucleicos. Sin embargo, la fijación del nitrógeno requiere mucha energía, pues se utilizan por lo menos 12 moléculas de ATP para formar una sola molécula de NH_3. Como consecuencia, estas **bacterias fijadoras de nitrógeno** no fabrican de manera rutinaria gran cantidad de NH_3 adicional para liberarlo en el suelo.

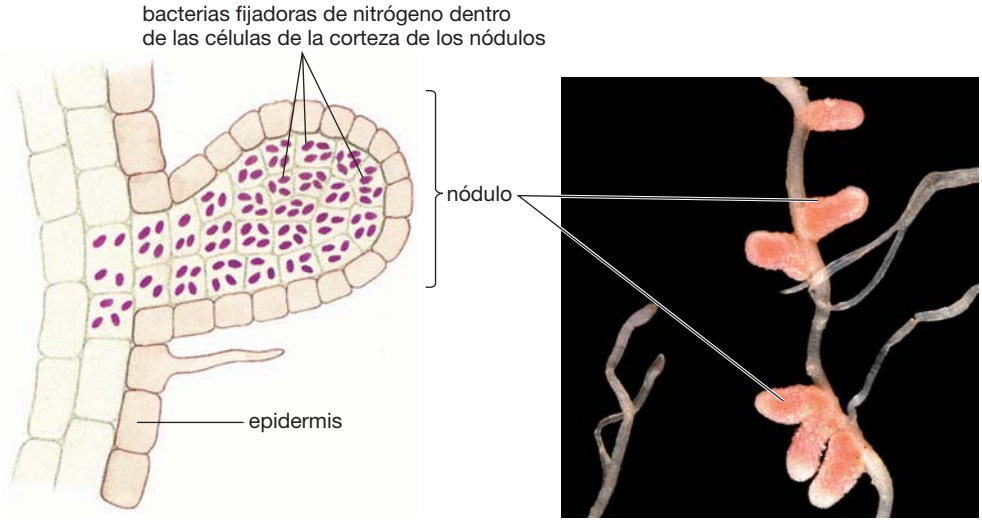
Las leguminosas y algunas otras plantas participan en una relación mutuamente benéfica con ciertas especies de bacterias fijadoras de nitrógeno. Las bacterias entran en los pelos radiculares de las leguminosas y se abren paso hasta las células de la corteza. Tanto las bacterias como las células de la corteza se dividen, aumentan en número y forman una protuberancia, o **nódulo**, compuesto por células de la corteza llenas de bacterias (**FIGURA 43-20**). Las bacterias viven de las reservas de alimento de las raíces. De hecho, las bacterias obtienen tanto alimento que producen más NH_3 del que necesitan. El NH_3 excedente se extiende hacia las células huésped de la corteza y de esta forma proporciona a la planta nitrógeno utilizable.

43.9 ¿CÓMO TRANSPORTAN LAS PLANTAS EL AGUA Y LOS MINERALES DE LAS RAÍCES A LAS HOJAS?

En la mayoría de las plantas, por lo menos 90% del agua que las raíces absorben se evapora a través de los estomas de las hojas. Esta evaporación, llamada **transpiración**, impulsa el movimiento del agua hacia arriba por todo el cuerpo de la planta.

El movimiento del agua en el xilema se explica por la teoría de cohesión-tensión

Después de entrar en el xilema de la raíz, el agua y los minerales deben transportarse a las partes más altas de una planta. En las secuoyas, esta distancia puede ser de aproximadamente 100 metros. El agua fluye hacia arriba a través del xilema desde la raíz hasta el brote. Como los minerales se disuelven en el agua, se transportan de manera pasiva con el agua que se mueve hacia arriba. Pero, ¿de qué manera las plantas compensan la fuerza de gravedad y hacen que el agua fluya hacia arriba?



▲ **FIGURA 43-20 Los nódulos de las raíces albergan bacterias fijadoras de nitrógeno**

De acuerdo con la **teoría de cohesión-tensión**, la transpiración de las hojas jala el agua hacia el xilema (FIGURA 43-21). Como su nombre sugiere, esta teoría tiene dos partes esenciales:

- **Cohesión** La atracción entre las moléculas de agua mantiene el agua unida en una columna tipo cadena dentro de los tubos del xilema.
- **Tensión** La tensión que produce el agua que se evapora de las hojas jala la cadena de agua hasta el xilema.

Enseguida se examinan brevemente ambas partes.

Los puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua producen la cohesión

El agua es una molécula polar, en la cual el extremo del oxígeno porta una carga ligeramente negativa y los hidrógenos portan cargas ligeramente positivas (*véase* la figura 2-6). Como resultado de ello, las moléculas de agua cercanas se atraen entre sí eléctricamente y forman puentes de hidrógeno (*véase* la figura 2-7). Así como los hilos de algodón son débiles si se les ve en forma individual, pero juntos forman la tela resistente de tus *jeans*, la red de puentes de hidrógeno individualmente débiles en el agua produce una fuerte **cohesión** (la habilidad de una sustancia para resistirse a ser separada). La columna de agua dentro del xilema es por lo menos tan fuerte e irrompible como un cable de acero del mismo diámetro. Ésta es la parte de la teoría que involucra a la "cohesión": los puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua crean una cadena de agua dentro del xilema, que se extiende a todo lo alto de la planta. Como complemento de la cohesión entre las moléculas de agua se encuentra la adhesión que resulta de los puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua y las paredes del xilema, lo cual ayuda a sostener la cadena de agua.

La transpiración produce la tensión que jala el agua hacia arriba

La transpiración proporciona la fuerza para el movimiento del agua, la parte de la teoría que involucra a la "tensión". El agua se evapora de las células mesofílicas hacia los espacios de aire dentro de la hoja y a través de los estomas hacia el aire exterior (FIGURA 43-21 ❶). A medida que el agua sale de las células mesofílicas deshidratadas, la concentración libre de agua disminuye. Por tanto, el agua se mueve por ósmosis desde el xilema cercano, a través de las membranas plasmáticas de las células mesofílicas y hasta su citoplasma.

La cohesión y la tensión trabajan en conjunto para mover el agua hacia arriba del xilema

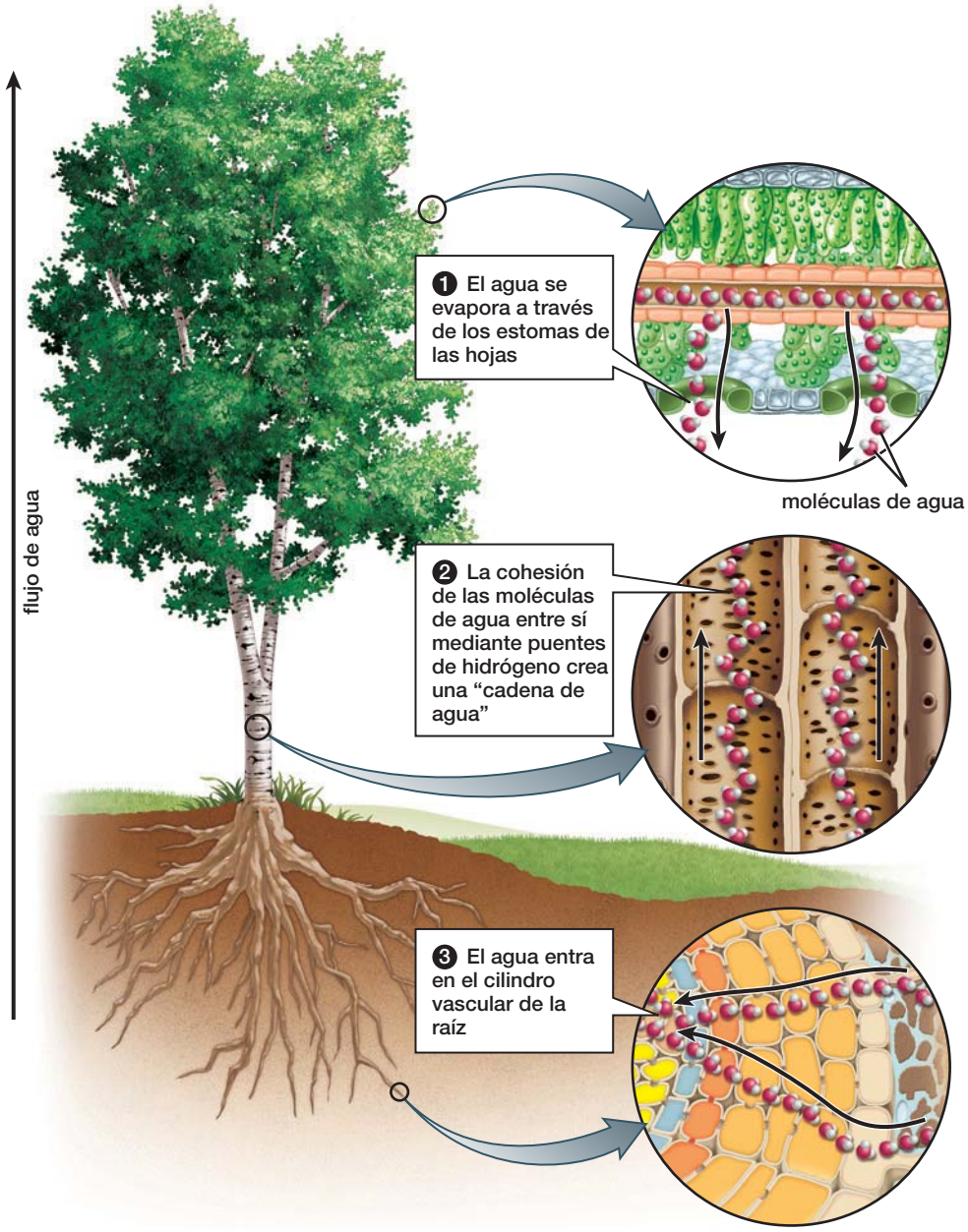
Las moléculas de agua que salen del xilema están enlazadas con otras moléculas de agua en el mismo tubo del xilema mediante puentes de hidrógeno-cohesión. De tal forma que, a medida que las moléculas de agua salen del xilema para reemplazar el agua que se evapora de las células mesofílicas, jalan mayor cantidad de agua hacia el xilema de tensión (FIGURA 43-21 ❷). La fuerza resultante en el xilema es suficientemente potente para levantar el agua más de 150 metros, una altura mucho mayor a la de cualquier árbol vivo. Este proceso continúa el transporte desde las raíces, donde el agua en el espacio extracelular del cilindro vascular es jalada a través de las concavidades porosas en las paredes de los elementos del vaso y las traqueidas en el xilema (FIGURA 43-21 ❸). Sólo las partes de la planta que sobresalen del suelo, por lo regular el brote, pueden transpirar, de modo que la tensión siempre jala el agua hacia arriba hasta el xilema, nunca hacia abajo. Por tanto, el flujo de agua en el xilema es unidireccional, de la raíz al brote.

Una gran árbol de maple puede transpirar alrededor de 946 litros de agua al día, casi una tonelada de agua que se eleva más de 15 metros cada día. ¿De dónde proviene la energía? Del Sol. La luz solar calienta tanto las hojas como el aire, lo cual da lugar a la evaporación del agua de las hojas. Ahora imagina todo un bosque en el que cada uno de sus árboles libera cientos de litros de agua hacia el aire cada día. Esta transpiración masiva puede tener un efecto importante sobre el clima local, como se describe en "Guardián de la Tierra: Los sorprendentes impactos de las selvas tropicales sobre el clima y su propio crecimiento", en la página 858.

BioFlix™ Water Transport (disponible en inglés)

Los minerales se mueven hacia arriba en el xilema disueltos en agua

Los minerales que las raíces de la planta absorben están cargados de iones, como K^+, Ca^{2+}, PO_4^{3-} o Cl^-. Los iones se disuelven en el agua debido a que los iones atraen eléctricamente las partes negati-


flujo de agua
1 El agua se evapora a través de los estomas de las hojas
moléculas de agua
2 La cohesión de las moléculas de agua entre sí mediante puentes de hidrógeno crea una "cadena de agua"
3 El agua entra en el cilindro vascular de la raíz

▲ FIGURA 43-21 La teoría de cohesión-tensión del flujo de agua de la raíz a las hojas en el xilema ❶ A medida que las moléculas de agua se evaporan hacia fuera de las hojas a través de la transpiración, otras moléculas de agua las reemplazan desde el xilema de las nervaduras foliares. ❷ Cuando la evaporación jala la parte superior de la "cadena de agua", el resto de la cadena, hasta las raíces, sube también. ❸ Mientras las moléculas de la cadena de agua viajan por el xilema en las raíces, la pérdida de agua del xilema de la raíz y el espacio extracelular circundante hace que entre agua desde el suelo; de esta manera se recupera en forma continua la parte inferior de la cadena.

vas o positivas de las moléculas de agua (*véase* la figura 2-9). En el xilema, los minerales se unen con las moléculas de agua mediante atracción eléctrica y se transportan con el agua de la raíz al brote.

Los estomas controlan el índice de la transpiración

La transpiración es esencial para la vida de las plantas porque produce el transporte de agua y minerales. La transpiración también es una gran amenaza para las plantas porque es, por mucho, la mayor fuente de pérdida de agua; una pérdida que puede ser fatal en un clima cálido y seco. Desde luego, la pérdida de agua se logra reducir en gran medida al cerrar los estomas a través de los cuales el agua se evapora. Sin embargo, el cierre de los estomas también evita que el CO_2 entre en la hoja, y sin dióxido de carbono no hay fotosíntesis. Por tanto, una planta debe regular sus estomas para lograr un equilibrio entre la adquisición de dióxido de carbono y la pérdida de agua. En la mayoría de las plantas, los estomas se abren durante el día, cuando la luz solar puede impulsar la fotosíntesis, y se cierran durante la noche para conservar

Guardián de la Tierra

Los sorprendentes impactos de las selvas tropicales sobre el clima y su propio crecimiento

Las selvas tropicales crecen en la cuenca del río Amazonas debido a las temperaturas cálidas que prevalecen durante todo el año y la lluvia abundante (**FIGURA E43-1**). Como aprendiste en el capítulo 29, las selvas tropicales crecen donde los movimientos prevalecientes del aire elevan el aire caliente y húmedo hacia la atmósfera; cuando el aire se enfría, la humedad se condensa y cae en forma de lluvia (*véase* la figura 29-2). Sin embargo, las selvas tropicales también son una fuente significativa de su propia humedad elevada y gran cantidad de lluvia.

En la selva tropical del Amazonas, media hectárea de suelo mantiene cientos de árboles muy altos, cada uno de los cuales tiene cientos de miles de hojas. El área superficial de las hojas es mucho mayor que el área superficial del suelo. Por tanto, gran parte del agua que se evapora del bosque proviene de los árboles; esto representa de 8 a 11 litros al día en el caso de los árboles pequeños, y hasta 757 litros al día en lo que respecta a los árboles más altos. Esta evaporación produce una humedad perpetuamente elevada. Parte del agua que transpiran los árboles vuelve a caer en forma de lluvia, justo ahí en la selva tropical. De hecho, hasta la mitad de la precipitación pluvial en la región del Amazonas se compone del agua transpirada por los mismos árboles.

Cuando las selvas tropicales se talan (comúnmente para la agricultura), el clima local cambia en forma dramática. En la selva intacta, el agua que se evapora de las hojas enfría el aire. Cuando se derriban los árboles y la transpiración disminuye, la región no sólo se vuelve más seca, sino también más caliente. La reducción de la precipitación pluvial y las temperaturas más cálidas dañan a los árboles adyacentes que permanecen en pie; su composición cambia en forma gradual a una vegetación que no necesita tanta humedad. Si se abandonan las áreas taladas, es probable que los árboles de la selva tropical no puedan volver a colonizar la tierra.

▲ **FIGURA E43-1 La selva tropical del Amazonas** La comunidad de la selva tropical ayuda a producir y conservar su propio ambiente.

La transpiración de la selva tropical afecta también las áreas cercanas. Por ejemplo, la supervivencia de la Reserva Bosque Nuboso Monteverde, en Costa Rica, depende de una cubierta de niebla casi constante. La transpiración de las selvas tropicales de las tierras bajas de Costa Rica bombea humedad hacia los vientos que fluyen hacia arriba de las laderas de las montañas. A medida que el aire se enfría, esta humedad se condensa y forma la neblina. Sin embargo, un siglo de talas ha eliminado alrededor de 80% de las selvas tropicales de las tierras bajas cercanas de Costa Rica. Como resultado de ello, la niebla se forma a mayor altura en las montañas. Las condiciones sin humedad, que representan un peligro para los frágiles bosques nubosos, se han vuelto más comunes y prolongadas desde la década de 1970. Así, las partes más bajas del bosque son colonizadas por especies de aves que no son típicas de los bosques nubosos. Una tendencia similar se observa entre las especies de lagartijas.

Los impactos de los árboles en su propio crecimiento no se limitan a los bosques lluviosos tropicales. En Tenerife, una de las islas Canarias frente a la costa noroeste de África, la precipitación pluvial promedio es menor de 20 centímetros al año, con temperaturas promedio elevadas entre 20 y 31 ºC todo el año. No obstante, algunas de las laderas montañosas de Tenerife soportan la existencia de bosques de pinos. ¿Cómo es posible esto? Desde luego, en las faldas de las montañas hace un poco más de frío (puesto que cae un poco más de lluvia) que en las tierras bajas de la costa. Sin embargo, el factor más importante es el bosque mismo. Los árboles interceptan la niebla que cruza la isla desde el Océano Atlántico. El agua de la niebla se condensa sobre los árboles y baja al suelo. Más de la mitad del agua de las corrientes de Tenerife proviene de la condensación de la niebla.

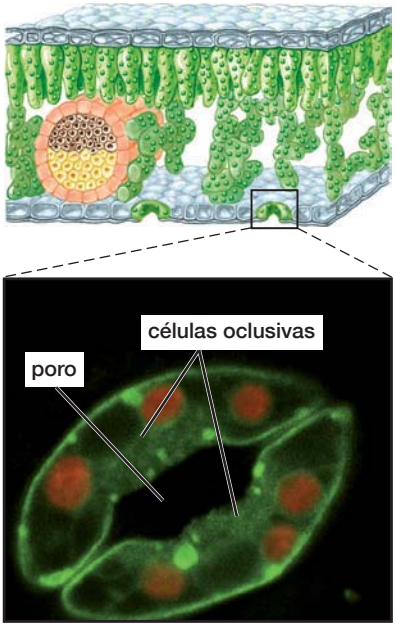
La isla cercana de Lanzarote tiene un clima similar y sus montañas solían estar cubiertas con bosques similares que atrapaban la niebla. Sin embargo, los bosques fueron talados casi por completo hace mucho tiempo y no han vuelto a crecer. Los esfuerzos modernos por restaurar los árboles nativos han fracasado en repetidas ocasiones, porque ahora la tierra es muy seca. Existe un proyecto para capturar la niebla con redes de plástico y drenar el agua en recipientes de almacenamiento. Esta agua se va a utilizar para cultivar plantones de árboles nuevos. Cuando los árboles crezcan lo suficiente, deberán ser capaces de capturar su propia humedad y se volverán autosustentables. Los investigadores esperan que un bosque restaurado pueda capturar en un día agua suficiente para recuperar los mantos acuíferos (abastecimientos de agua subterráneos) agotados desde que se talaron los bosques.

el agua. Sin embargo, si una evaporación excesiva amenaza a la planta con la deshidratación, los estomas se cierran sin importar la hora del día.

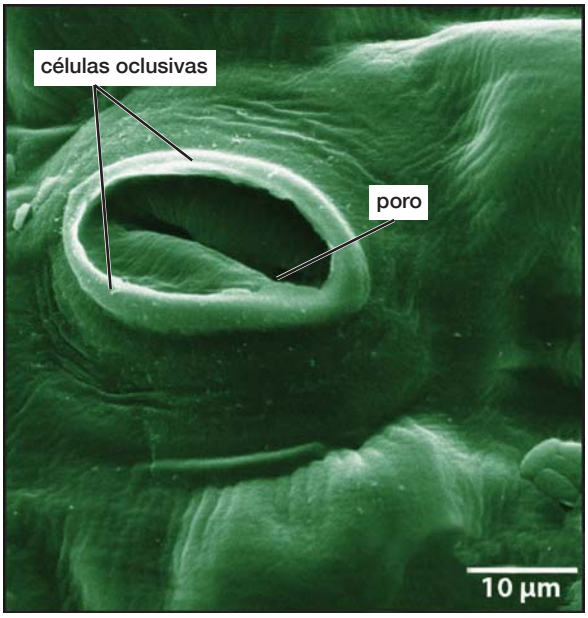
Las plantas regulan sus estomas

Un estoma consiste en una abertura central, o poro, rodeada por dos células oclusivas (**FIGURA 43-22**; *véase* también la figura 43-6). ¿De qué manera las plantas abren y cierran sus estomas? En realidad, se trata de una pregunta dividida en dos partes: (1) mecánicamente, ¿cómo puede cambiar el tamaño de la abertura?; y (2) fisiológicamente, ¿cómo responden las células oclusivas ante los estímulos, como la luz solar o la deshidratación, y de qué manera ajustan el tamaño de la abertura?

Las plantas no tienen células musculares, pero algunas de sus células pueden cambiar de volumen y forma al tomar o perder agua; éste es el medio por el cual las células oclusivas ajustan el tamaño de la abertura de un estoma. Las células oclusivas tienen una forma poco común, así como una organización específica de



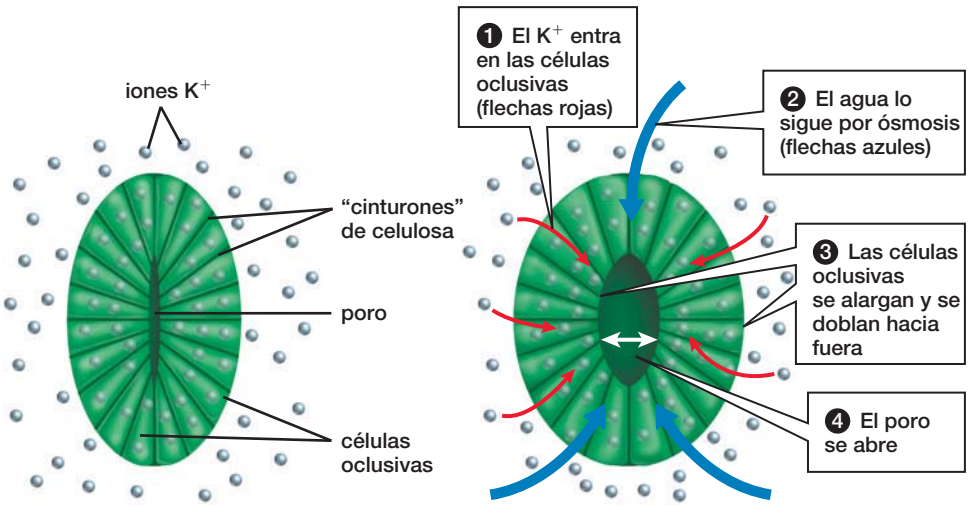
(a) Micrografía fotónica de un estoma



(b) Micrografía electrónica de un estoma

◀ **FIGURA 43-22 Estomas** Los estomas vistos a través de **(a)** un microscopio fotónico y **(b)** un microscopio electrónico de trasmisión. La micrografía fotónica muestra que las células oclusivas contienen cloroplastos (óvalos verdes dentro de las células), a diferencia de otras células de la epidermis de las hojas, que no los contienen.

las fibras de celulosa en sus paredes celulares (**FIGURA 43-23a**). Las dos células oclusivas de un estoma presentan una ligera curva hacia fuera, como dos salchichas unidas en ambos extremos. Las fibras de celulosa en las paredes de las células oclusivas circundan las células, como si docenas de cinturones diminutos estuvieran amarrados con firmeza alrededor de cada salchicha. Un estoma se abre cuando sus células oclusivas toman agua, lo cual aumenta el volumen de las células. Los cinturones de celulosa que rodean a las células oclusivas evitan que las células engorden más, de manera que en vez de ello deben alargarse más. La forma curva de las células oclusivas y su unión en los extremos significa que sólo pueden alargarse curveándose hacia fuera todavía más, lo que abre el poro central. Un estoma se cierra cuando sus células oclusivas pierden agua y reducen su volumen. Las células se vuelven más cortas, con la correspondiente reducción de la curvatura y el cierre del poro.


iones K+
"cinturones" de celulosa
poro
células oclusivas
1 El K+ entra en las células oclusivas (flechas rojas)
2 El agua lo sigue por ósmosis (flechas azules)
3 Las células oclusivas se alargan y se doblan hacia fuera
4 El poro se abre

(a) Estoma cerrado (b) Apertura de un estoma

▲ **FIGURA 43-23 De qué manera las células oclusivas abren un estoma** Las células oclusivas abren y cierran el poro de un estoma como resultado de los cambios en la concentración de K^+, el contenido de agua y, por consiguiente, el volumen celular. **(a)** Estructura de un estoma en la que se muestra el poro central cerrado. Las células oclusivas tienen una concentración de K^+ relativamente baja (casi la misma que las otras células en la epidermis), bajo contenido de agua y bajo volumen. **(b)** Cuando el K^+ se transporta hacia las células oclusivas, la alta concentración de K^+ resultante hace que el agua entre en dichas células y aumente su volumen, lo que abre el poro.

PREGUNTA Cuando el estoma se cierra, ¿cómo se ve afectada la fotosíntesis? ¿Cómo se ve afectado el movimiento de agua hacia las raíces?

¿Cómo una célula oclusiva cambia su contenido de agua? El agua siempre se mueve a través de las membranas plasmáticas por ósmosis, con base en un gradiente de concentración de solutos disueltos. Las células oclusivas crean gradientes osmóticos a través de sus membranas plasmáticas; esto ajusta la concentración de potasio (K^+) en su citoplasma en respuesta a los estímulos como la luz y las concentraciones de CO_2 (*véase* más abajo). El movimiento de K^+ hacia la célula hace que el agua entre por ósmosis, lo que aumenta el volumen de las células y abre el poro (**FIGURA 43-23b**). El movimiento de K^+ hacia fuera otra vez hace que el agua salga por ósmosis, de tal forma que reduce el tamaño de las células y cierra el poro.

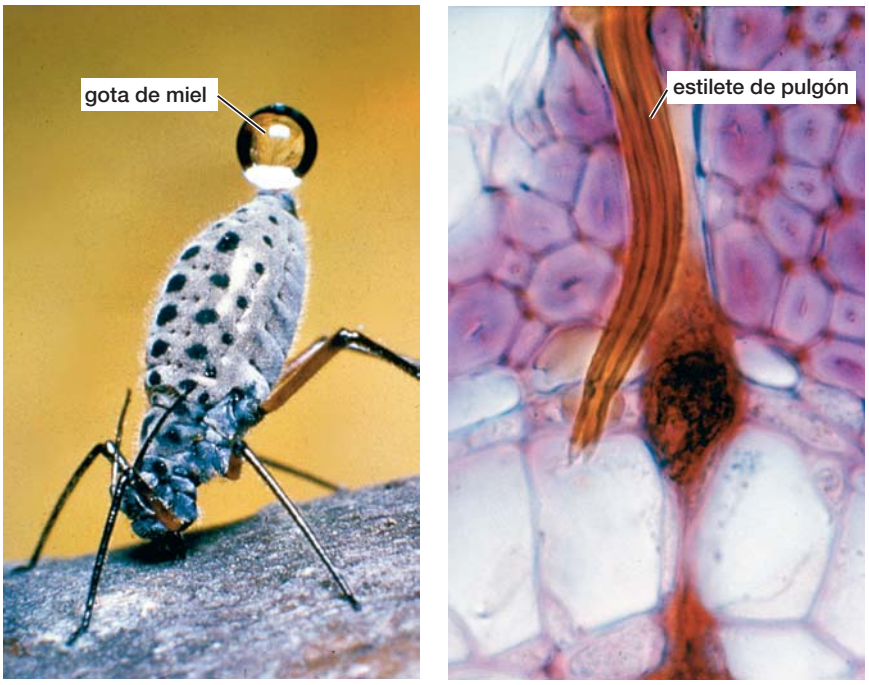
Fisiológicamente, tres estímulos importantes controlan el movimiento de K^+ hacia dentro y hacia fuera de las células oclusivas:

- **Luz** Los pigmentos en las células oclusivas absorben la luz y disparan así una serie de reacciones que hacen que el K^+ entre en las células. El agua lo sigue por ósmosis y las células oclusivas se agrandan, lo que hace que se abra el poro. En la oscuridad se detienen las reacciones que promueven la entrada de K^+ y éste se extiende otra vez fuera de las células oclusivas. El agua sale por ósmosis y es así que el poro se cierra.
- **Dióxido de carbono** La fijación del carbono durante la fotosíntesis utiliza CO_2, lo que reduce su concentración dentro de la hoja. Las bajas concentraciones de CO_2 estimulan el movimiento de K^+ hacia las células oclusivas. Al entrar por ósmosis, el agua abre los estomas. Por la noche, cuando la fotosíntesis se interrumpe pero la respiración celular continúa, los niveles de CO_2 aumentan. El transporte de K^+ hacia las células oclusivas se detiene. El K^+ se extiende hacia fuera, el agua lo sigue por ósmosis y las células oclusivas cierran el poro.
- **Agua** Una hormona del estrés llamada ácido abscísico (que se describe en el capítulo 45) se sintetiza en muchas partes de la planta y se mueve por todo el cuerpo de ésta en los tejidos vasculares. Cuando una planta empieza a secarse, sintetiza mucho más ácido abscísico de lo normal, que se une a los receptores en las células oclusivas e interrumpe la acumulación de K^+. Así el K^+ se extiende hacia fuera de las células oclusivas, el agua lo sigue por ósmosis y las células oclusivas cierran los estomas. La peligrosa deshidratación es más probable que ocurra en días soleados. Como puedes esperar, los efectos del ácido abscísico son poderosos; superan los efectos de la luz y del CO_2 y provocan que los estomas se cierren.

43.10 ¿CÓMO TRANSPORTAN LAS PLANTAS A LOS CARBOHIDRATOS?

Los carbohidratos sintetizados en las hojas deben moverse a otras partes de la planta para nutrir las estructuras no fotosintéticas (como las raíces y las flores) o almacenarse en las células de la corteza de las raíces y los tallos. El transporte de los carbohidratos es la función del floema.

Los botánicos que estudian el floema utilizan a los asistentes de laboratorio más extraños: los pulgones. Éstos son insectos que se alimentan de succionar líquidos a través de un tubo hueco afilado llamado *estilete*, el cual es similar al que usan los mosquitos para succionar la sangre de sus presas, sólo que los pulgones se alimentan del líquido del floema. Un pulgón inserta su estilete a través de la epidermis y la corteza de un tallo joven en un tubo criboso (**FIGURA 43-24**). Como se verá más adelante, el líquido del floema está bajo presión, de modo que la planta expulsa el líquido en el tubo digestivo del pulgón; en ocasiones, el pulgón se infla como un globo. Una vez que el pulgón penetra el conducto criboso, los botánicos pueden anestesiarlo, quitarle la mayor parte del cuerpo y dejar el estilete en su lugar; así, el líquido del floema fluye por el estilete durante varias horas. El análisis químico muestra que el líquido consiste en agua que contiene alrededor de 10 a 20% de azúcar disuelta (sacarosa en su mayor parte), con cantidades más bajas de otras sustancias como aminoácidos, pro-



(a) Un pulgón succiona la savia (b) Un estilete penetra en el floema

▶ **FIGURA 43-24 Los pulgones se alimentan del líquido azucarado en los tubos cribosos del floema** **(a)** Cuando un pulgón perfora un tubo criboso, la presión en el tubo hace que el líquido salga del floema y entre en el tubo digestivo del pulgón. Éste excreta el exceso de líquido (como una "miel" rica en carbohidratos) por el ano; este líquido lo recolectan ciertas especies de hormigas que, a su vez, defienden a los pulgones de los depredadores. **(b)** El estilete flexible de un pulgón traspasa muchas capas de células para penetrar en un elemento del tubo criboso.

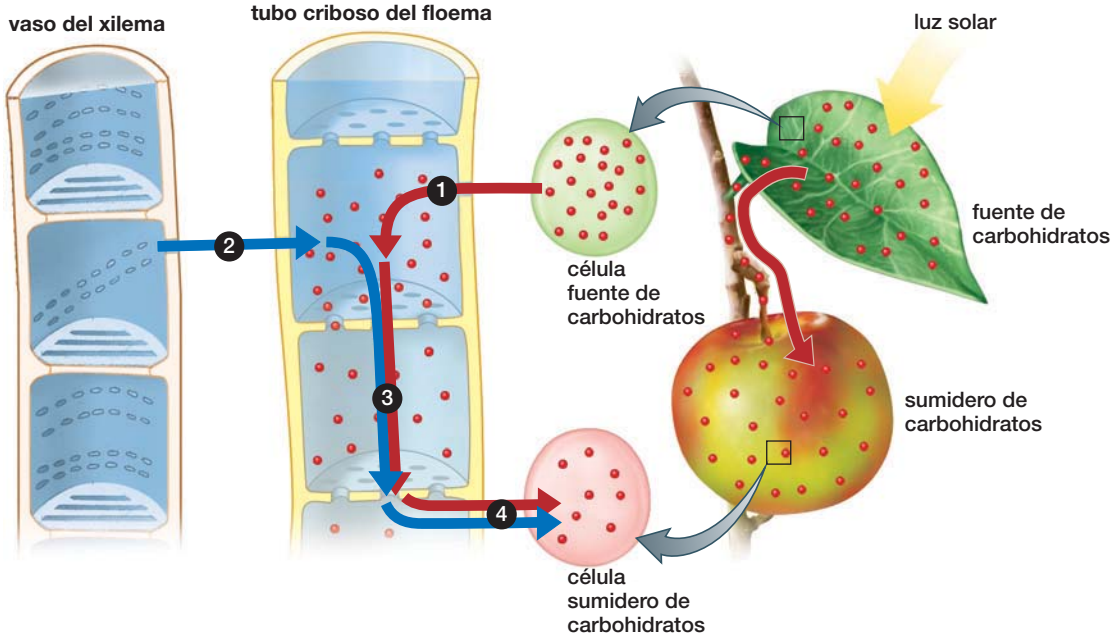
teínas y hormonas. ¿Qué impulsa el movimiento de esta solución azucarada en el floema?

La teoría de flujo-presión explica el movimiento de los carbohidratos en el floema

La explicación generalmente aceptada sobre el transporte del líquido en el floema es la **teoría de flujo-presión**, que afirma que las diferencias en la presión del agua impulsan el flujo de líquido a través de los tubos cribosos. Estas diferencias en la presión del agua se deben directamente a la producción y al uso de carbohidratos en distintas partes de la planta. Cualquier parte de una planta que sintetiza más carbohidratos de los que utiliza, como una hoja en proceso de fotosíntesis, es una **fuente** de carbohidratos. Cualquier estructura que usa más carbohidratos de los que produce es un **sumidero** de carbohidratos. Los sumideros incluyen las flores y frutos en desarrollo, o las células de la corteza en una raíz que convierten la sacarosa en almidón. Las fuentes y los sumideros pueden cambiar con las estaciones del año. Por ejemplo, las raíces de los árboles caducifolios son sumideros de carbohidratos durante el verano, cuando convierten la sacarosa en almidón para su almacenamiento. La primavera siguiente, las raíces se convierten en fuentes de carbohidratos cuando convierten el almidón otra vez en sacarosa a fin de proporcionar energía para el desarrollo de hojas nuevas.

De acuerdo con la teoría de flujo-presión, los tubos cribosos del floema transportan el líquido fuera de las fuentes de carbohidratos y lo dirigen hacia los sumideros de carbohidratos, como lo ilustran los pasos numerados en la FIGURA 43-25. ❶ Los carbohidratos que se producen en una célula fuente (por ejemplo, en una hoja que realiza la fotosíntesis) son transportados activamente hacia el tubo criboso del floema. Esto eleva la concentración de carbohidratos en el líquido del floema en esa parte del tubo criboso. ❷ El agua del xilema cercano sigue a los carbohidratos hacia el tubo criboso por ósmosis. Como sus paredes celulares rígidas evitan que las células del tubo criboso se expandan, el agua que entra en éste aumenta la presión del líquido. ❸ La presión del agua hace que el líquido pase por los tubos cribosos del floema hacia regiones de presión más baja. ¿Cómo se crea una presión más baja? ❹ Las células del sumidero de carbohidratos (como un fruto) transportan activamente los carbohidratos fuera del floema. El agua los sigue por ósmosis, lo que produce una presión más baja en el agua en esta parte del tubo criboso. El líquido del floema pasa de una fuente (donde la presión del agua es alta) a un sumidero (donde la presión del agua es más baja); este líquido transporta los carbohidratos disueltos.

Observa que los sumideros y las fuentes de sacarosa pueden estar presentes en las raíces o en los brotes, y que incluso la misma estructura puede ser un sumidero o una fuente, según la estación del año (por ejemplo, las raíces en verano *versus* primavera). La teoría de flujo-presión explica de qué manera el líquido del floema puede moverse hacia arriba o hacia abajo en la planta, pero siempre de fuentes de carbohidratos a sumideros de carbohidratos.



▲ **FIGURA 43-25 La teoría de flujo-presión del transporte de carbohidratos en el floema** Una hoja en fotosíntesis es una fuente de carbohidratos, mientras que un fruto en desarrollo es un sumidero de carbohidratos. Las diferencias en la presión del agua impulsan el líquido del floema de la hoja hacia el fruto. Los números corresponden a las explicaciones en el texto. Las flechas rojas muestran el movimiento de los carbohidratos; las flechas azules muestran el movimiento del agua. La gradiente de color azul en el tubo criboso del floema representa la presión del agua, que es más alta en la fuente del tubo y más baja en el sumidero del mismo tubo.

Estudio de caso otro vistazo

¿Por qué las hojas cambian de color en el otoño?

De todos los colores del otoño, los rojos brillantes son los más misteriosos. La función de los pigmentos de antocianina difiere entre las especies; de hecho, algunas plantas no los producen. Sin embargo, los científicos ahora saben por qué las hojas de muchas plantas sintetizan estos pigmentos rojos justo antes de morir: las antocianinas actúan como filtros solares para las hojas.

A principios del otoño, cuando las temperaturas bajan pero los días siguen siendo bastante largos y el Sol todavía es muy brillante, las rutas fotosintéticas de las hojas se vuelven menos eficientes. La hoja ya no puede utilizar toda la luz que absorbe. El exceso de energía de la luz puede dañar los cloroplastos y reducir la fotosíntesis todavía más. Las hojas rojas que contienen antocianinas están mejor protegidas de la luz intensa que aquellas que no las tienen y son capaces de realizar la fotosíntesis con mayor efectividad. En algunas plantas, las hojas rojas predominan en las partes externas de las plantas que reciben más luz solar, mientras que las hojas internas que están en la sombra se tornan anaranjadas o amarillas.

¿Para qué proteger las hojas que están a punto de desprenderse? Las hojas son almacenes de nutrimentos que la planta no puede darse el lujo de perder. En otoño, complejas moléculas orgánicas en las hojas se descomponen y las moléculas más simples que resultan de ello se transportan a las células de almacenamiento en tallos y raíces, donde permanecen todo el invierno. La planta debe continuar la fotosíntesis con el fin de proporcionar la energía necesaria para su descomposición y transporte. En fechas recientes se han hecho estudios de plantas mutantes que no pueden sintetizar antocianinas. Estas plantas mutantes recuperan mucho menos nitrógeno de sus hojas en condiciones de luz intensa y temperaturas más bajas de lo normal, en comparación con las plantas normales que producen antocianinas. Este descubrimiento indica que la antocianina ayuda a la planta a recuperar los nutrimentos de sus hojas.

Este resultado complementa las investigaciones realizadas por Emily Habinck mientras estudiaba el último año en la University of North Carolina (Universidad de Carolina del Norte). Habinck midió el contenido de antocianina y la intensidad del color de los árboles de maple y de ámbar. Asimismo, midió el contenido de nutrimentos de los suelos en los que crecen. Las hojas con mayor cantidad de antocianina crecían en suelos con la menor cantidad de nitrógeno y otros nutrimentos, lo que sugiere que la producción de antocianina aumenta en las plantas que necesitan más de sus propiedades protectoras mientras almacenan nutrimentos escasos.

Debido a que la mayoría de las intensas tonalidades del otoño parecen estimularse por los días soleados seguidos de noches frías, existe la preocupación de que el calentamiento global afecte el despliegue anual. Algunos observadores en Vermont, donde las temperaturas otoñales han sido superiores al promedio en años recientes, creen que los colores disminuyeron con las temperaturas más cálidas. Otros piensan que los colores del otoño aparecen más adelante en la temporada y en forma menos predecible que hace décadas.

Considera esto

No todos los árboles adquieren un color rojo durante el otoño. Por ejemplo, las Montañas Rocallosas son famosas por el despliegue otoñal de los álamos dorados, a pesar de los días soleados y las noches frías. ¿Esto significa que las antocianinas que producen los árboles de maple no proporcionan a sus hojas una protección útil? ¿Qué otras hipótesis podrían explicar estas observaciones? ¿Cómo podrías probar tus hipótesis?

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

43.1 ¿Qué desafíos enfrenta la vida en la Tierra?

Todos los organismos deben obtener energía, agua y otros nutrimentos; distribuir el agua y los nutrimentos en todo el cuerpo; intercambiar gases con el medio ambiente; sostener su cuerpo; crecer y desarrollarse, y reproducirse.

43.2 ¿Cómo está organizado el cuerpo de las plantas?

El cuerpo de una planta terrestre se compone de sistemas de raíces y brotes. Las raíces casi siempre son subterráneas, y sus funciones incluyen anclar a la planta en el suelo; absorber agua y minerales; almacenar los productos excedentes de la fotosíntesis (carbohidratos); transportar agua, minerales, carbohidratos y hormonas; producir ciertas hormonas, e interactuar con los hongos y microorganismos del suelo que proporcionan nutrimentos. Por lo regular, los brotes se encuentran sobre el suelo y consisten en tallos, yemas, hojas y (cuando es temporada) flores y frutos. Las funciones del brote incluyen fotosíntesis, transporte de materiales, reproducción y síntesis hormonal.

Los dos grupos principales de plantas con flores son: monocotiledóneas y dicotiledóneas. Sus principales características aparecen en la figura 43-2.

43.3 ¿Cómo crecen las plantas?

El cuerpo de las plantas está compuesto por dos clases principales de células: células meristemáticas y células diferenciadas. Las células meristemáticas no son diferenciadas y conservan la capacidad para la división celular mitótica. Las células diferenciadas surgen de las divisiones de las células meristemáticas, se convierten en especializadas para funciones particulares y por lo general no se dividen. La mayoría de las células meristemáticas se encuentran en los meristemos apicales en las puntas de las raíces y los brotes, así como en los meristemos laterales (conocidos también como *cambium*) en los ejes de las raíces, tallos y ramas. El crecimiento primario (crecimiento a lo largo o a lo alto y la diferenciación de las partes) resulta de la división y la diferenciación de las células de los meristemos apicales. El crecimiento secundario (crecimiento en el diámetro y la fuerza) resulta de la división y la diferenciación de las células de los meristemos laterales.

43.4 ¿Cuáles son los tipos de tejidos y células de las plantas?

El cuerpo de las plantas consiste en tres sistemas de tejidos: el dérmico, el fundamental y el vascular (*véase* la tabla 43-1). El sistema de tejido dérmico forma la cubierta externa del cuerpo de la planta. El sistema de tejido dérmico de las hojas y de las raíces y tallos primarios casi siempre es una sola capa celular de epidermis. El tejido dérmico después del crecimiento secundario, llamado *peridermis*, consiste sobre todo en una cubierta de células de corcho y el meristemo lateral que las produce, llamado *cambium de corcho*.

El sistema de tejido fundamental consiste en diversos tipos de células que incluyen parenquimatosas, colenquimatosas y esclerosquimatosas. La mayoría participa en la fotosíntesis, el sostén o el almacenamiento. El tejido fundamental constituye la mayor parte del cuerpo de una planta joven durante el crecimiento primario.

El sistema de tejido vascular consiste en el xilema, que transporta agua y minerales de las raíces a los brotes, y el floema, que transporta agua, carbohidratos y otras moléculas orgánicas a todo el cuerpo de la planta.

43.5 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de las hojas?

Las hojas, los principales órganos fotosintéticos de las plantas, se componen de un peciolo y un limbo. El peciolo une el limbo al tallo o rama. El limbo consta de una epidermis externa cubierta por una cutícula resistente al agua; células mesofílicas, que tienen cloroplastos y realizan la fotosíntesis, y haces vasculares de xilema y floema, que transportan agua, minerales y productos fotosintéticos hacia y desde la hoja. La epidermis está perforada por poros ajustables llamados *estomas* que regulan el intercambio de gases y agua.

43.6 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de los tallos?

El crecimiento primario en los tallos dicotiledóneos resulta en una estructura que se compone de una epidermis externa, casi siempre cubierta por una cutícula resistente al agua; células de sostén, almacenamiento y, en ocasiones, fotosintéticas de la corteza debajo de la epidermis; tejidos vasculares de xilema y floema, y células de sostén y almacenamiento de la médula en el centro. Las hojas y yemas laterales se encuentran en los nudos a lo largo de la superficie del tallo. En condiciones hormonales apropiadas, las yemas laterales brotan en una rama. El crecimiento secundario en los tallos resulta de las divisiones celulares en el cambium vascular y el cambium de corcho. El cambium vascular produce xilema y floema secundarios, lo cual aumenta el diámetro del tallo. El cambium de corcho produce células de corcho resistentes al agua que cubren el exterior del tallo.

43.7 ¿Cuáles son las estructuras y funciones de las raíces?

El crecimiento primario en las raíces da como resultado una estructura que consta de una epidermis exterior y un cilindro vascular interior de xilema y floema, con corteza entre los dos. El meristemo apical cerca de la punta de la raíz está protegido por la cofia radicular. Las células de la epidermis de la raíz absorben agua y minerales del suelo. Los pelos radiculares son las proyecciones de las células epidérmicas que aumentan el área de superficie para la absorción. La mayoría de las células de la corteza guardan los carbohidratos excedentes (casi siempre en forma de almidón) que se producen a partir de la fotosíntesis. La capa más interior de las células de la corteza es la endodermis, que controla el movimiento de agua y minerales del suelo hacia el cilindro vascular. La capa exterior del cilindro vascular es el periciclo, que ayuda a regular el transporte de minerales hacia el cilindro vascular y produce también raíces ramificadas.

43.8 ¿Cómo adquieren las plantas los nutrimentos?

La mayoría de los minerales se absorben del agua del suelo mediante el transporte activo hacia los pelos radiculares. Estos minerales se difunden en la raíz a través de plasmodesmos hacia la endodermis y el periciclo. Ahí se transportan en forma activa hacia el espacio extracelular del cilindro vascular. Los minerales se difunden desde este espacio extracelular hacia las traqueidas y los elementos del vaso del xilema.

Como la absorción de minerales da como resultado concentraciones más altas de minerales (y una concentración más baja de agua libre) en el cilindro vascular que en el agua del suelo, el agua sigue a la elevada concentración de minerales hacia el cilindro vascular, a través de las membranas plasmáticas de las células epidérmicas, de la corteza y endodérmicas, por ósmosis. El agua se transporta con rapidez hacia arriba del xilema del cilindro vascular, que también reduce la concentración de agua libre en el cilindro vascular por ósmosis. El transporte del agua en el xilema casi siempre es el factor más importante que da lugar a la absorción de agua en las raíces.

Muchas plantas tienen hongos que se asocian con sus raíces y forman complejos raíz-hongos llamados *micorrizas* que ayudan a absorber los nutrimentos del suelo. El nitrógeno sólo puede absorberse como amoniaco o nitrato, ambos escasos en la mayoría de los suelos. Las leguminosas desarrollaron una relación de cooperación con las bacterias fijadoras de nitrógeno que invaden sus raíces. La planta proporciona carbohidratos a las bacterias y estas últimas usan parte de la energía en esos carbohidratos para convertir el nitrógeno de la atmósfera en amoniaco, que luego absorbe la planta.

43.9 ¿Cómo transportan las plantas el agua y los minerales de las raíces a las hojas?

La teoría de cohesión-tensión explica la función del xilema: las moléculas de agua se unen entre sí por medio de puentes de hidrógeno. La cohesión resultante mantiene unida el agua dentro de los tubos del xilema casi como si fuera una cadena sólida. Cuando las moléculas de agua se evaporan de las hojas durante la transpiración, los puentes de hidrógeno jalan otras moléculas de agua hacia arriba del xilema para reemplazarlas. Este movimiento se transmite hacia abajo del xilema hasta la raíz, donde la pérdida de agua del cilindro vascular promueve el movimiento del agua a través de la endodermis desde el agua del suelo por ósmosis. Los minerales se mueven hacia arriba del xilema disueltos en el agua.

Los estomas en las hojas y la epidermis joven controlan la evaporación del agua (transpiración). La abertura de un estoma está regulada por la forma y el volumen de las células oclusivas que forman el poro. El estoma abierto permite una transpiración más rápida. En la mayoría de las plantas, los estomas se abren durante el día (para admitir el dióxido de carbono necesario para la fotosíntesis); los estímulos que disparan la abertura de los estomas son la luz y una concentración baja de dióxido de carbono en las células oclusivas. Si la planta pierde mucha agua, libera una hormona llamada ácido abscísico, y esto hace que las células oclusivas cierren los estomas.

BioFlix™ Water Transport (disponible en inglés)

43.10 ¿Cómo transportan las plantas a los carbohidratos?

La teoría de flujo-presión explica el transporte de carbohidratos en el floema. Las partes de la planta que sintetizan carbohidratos (por ejemplo, las hojas) exportan los carbohidratos hacia el tubo criboso. Las altas concentraciones de carbohidratos atraen agua para que entre en el tubo criboso por ósmosis, y con ello aumenta la presión local del agua en el floema. Otras partes de la planta (como los frutos) consumen carbohidratos, lo cual reduce la concentración de carbohidratos en el tubo criboso y hace que el agua salga de éste por ósmosis, por lo que disminuye la presión. El agua y los carbohidratos disueltos en ella se mueven en los tubos cribosos de presión alta a presión baja.

Términos clave

albura *847*
anillo anual *847*
bacteria fijadora de nitrógeno *855*
banda de Caspari *851*
cambium *840*
cambium de corcho *847*
cambium vascular *847*
célula acompañante *843*
célula de corcho *847*
célula diferenciada *839*
célula meristemática *839*
célula oclusiva *844*
cilindro vascular *851*
cofia radicular *850*
cohesión *856*
colénquima *842*
concavidad *842*
corteza *847, 848*
crecimiento primario *839*
crecimiento secundario *840*
cutícula *841*
dicotiledónea *839*
duramen *847*
elemento del tubo criboso *843*
elemento del vaso *842*
endodermis *851*
entrenudo *845*
epidermis *841*
esclerénquima *842*
estoma *844*
fijación de nitrógeno *855*
floema *842*
fuente *861*
haz vascular *844*
hoja *843*
leguminosa *854*

limbo *843*
médula *847*
meristemo apical *839*
meristemo lateral *840*
mesófilo *844*
micorriza *855*
mineral *852*
monocotiledónea *839*
nervadura *844*
nódulo *855*
nudo *845*
nutrimento *852*
parénquima *841*
peciolo *843*
pelo radicular *850*
periciclo *851*
peridermis *841*
placa cribosa *843*
plasmodesmo *843*
presión radicular *854*
primordio foliar *845*
raíz *837*
raíz ramificada *851*
sistema de brotes *838*
sistema de raíces *837*
sistema de raíces fibrosas *849*
sistema de tejido dérmico *840*
sistema de tejido fundamental *840*
sistema de tejidos *840*
sistema de tejido vascular *840*
sumidero *861*
tallo *845*
tejido *840*
tejido epidérmico *841*
teoría de cohesión-tensión *856*
teoría de flujo-presión *861*
transpiración *855*
traqueida *842*
vaso *842*
xilema *842*
yema floral *845*
yema lateral *845*
yema terminal *845*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. Las plantas crecen a través de la división de las células _____ y la diferenciación de las células hijas resultantes. Estas células que se dividen residen en dos lugares: en la punta de un brote o raíz, llamada _____, y en los cilindros a lo largo de los costados de las raíces y tallos, llamados _____. ¿Cuál es el responsable del crecimiento primario? _____. ¿Cuál es el responsable del crecimiento secundario? _____.
2. Los tres sistemas de tejidos del cuerpo de una planta son _____, _____ y _____. ¿Cuál cubre el exterior del cuerpo de la planta? _____. ¿Cuál conduce el agua, los minerales y los carbohidratos dentro del cuerpo de la planta? _____. ¿Cuál almacena los almidones? _____.
3. El agua viaja hacia arriba a través de las raíces y los brotes de la planta dentro de tubos huecos de _____, que contiene dos tipos de células conductoras: _____ y _____. Las moléculas de agua dentro de estos tubos están interconectadas por fuerzas llamadas _____, que permiten que una cadena de moléculas de agua sea jalada hacia arriba de la planta, proceso que se conoce como _____. _____ en la epidermis de una hoja controla la velocidad de la evaporación de la hoja.
4. _____ transporta carbohidratos y otras moléculas orgánicas de las fuentes de carbohidratos a los sumideros de carbohidratos. El tipo de células conductoras en este tejido es _____, al cual las células adyacentes llamadas _____ le brindan sostén.
5. La punta de una raíz joven está protegida por las células de _____. El área de superficie de una raíz joven aumenta por las proyecciones de las células epidérmicas llamadas _____, que mueven los minerales del agua del suelo hacia su citoplasma mediante el proceso de _____. Muchas raíces jóvenes tienen una relación mutuamente benéfica con los hongos, que les ayudan a absorber algunos minerales; estos complejos raíces-hongos se llaman _____.

Preguntas de repaso

1. Describe las ubicaciones y funciones de los tres sistemas de tejidos en las plantas terrestres.
2. Describe la diferencia entre el crecimiento primario y el crecimiento secundario, y menciona los tipos de células que participan en cada uno.
3. Distingue entre las células meristemáticas y las células diferenciadas.
4. Elabora un diagrama de la estructura interna de una raíz dicotiledónea después del crecimiento primario; nombra y describe la función de la epidermis, la corteza, la endodermis, el periciclo, el xilema y el floema. ¿Qué tejidos se localizan en el cilindro vascular?
5. Elabora un diagrama de la estructura interna de un tallo dicotiledóneo después del crecimiento primario; nombra y describe las funciones de la epidermis, la corteza, la médula, el xilema y el floema.
6. ¿En qué se diferencian el xilema y el floema?
7. ¿Cuáles son las funciones principales de las raíces, tallos y hojas?
8. ¿Qué tipos de células forman los pelos radiculares? ¿Cuál es la función de los pelos radiculares?
9. Elabora un diagrama de la estructura de una hoja. ¿Qué estructuras regulan la pérdida de agua y la absorción de CO_2 en una hoja?
10. Describe el ciclo diario de apertura y cierre de los estomas.
11. Describe de qué manera una raíz absorbe agua y minerales.
12. Describe la forma en que el agua y los minerales se mueven en el xilema. ¿Por qué el movimiento del agua y los minerales en el xilema es unidireccional?
13. Describe cómo se mueven los carbohidratos en el floema y por qué el líquido del floema puede moverse hacia arriba o hacia abajo en la planta.

Aplicación de conceptos

1. Una meta importante de los botánicos moleculares es insertar los genes para la fijación del nitrógeno en plantas de cultivo como el maíz o el trigo (*véanse* las páginas 248-250). ¿Por qué la inserción de estos genes sería útil? ¿Qué cambios en las prácticas agrícolas serían factibles con esta técnica?
2. El capítulo 2 describe las características inusuales del agua. Menciona varias formas en las que la evolución de las plantas vasculares se ha visto influida por las características especiales del agua.
3. Un problema ambiental importante es la desertificación, en la que el sobrepastoreo del ganado u otros animales elimina la mayor parte de la vegetación en un área, por lo que ésta se vuelve más árida y menos capaz de sostener a las plantas. Explica este fenómeno con base en tus conocimientos de la transpiración y la forma en que el agua se mueve en las plantas.
4. Los pastos (monocotiledóneas) forman su meristemo primario cerca de la superficie del suelo en lugar de en las puntas de las ramas como lo hacen las dicotiledóneas. ¿De qué manera esta característica te permite cultivar el pasto y podarlo cada semana durante el verano? ¿Qué pasaría su tuvieras pasto dicotiledóneo y trataras de podarlo?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Reproducción y desarrollo de las plantas

Capítulo 44

▲ La *Amorphophallus titanum* es verdaderamente asombrosa ¡en más de un modo! Con una altura que suele ser mayor de dos metros de altura, su flor emite olores reminiscentes a un cadáver putrefacto.

Estudio de caso

A algunos les agradan calientes ¡y malolientes!

EN SU MAYORÍA, las flores son hermosas, delicadas, fragantes y bastante pequeñas. Asimismo, los cuerpos de casi todas las plantas se mantienen a la misma temperatura del ambiente, pero no todas las plantas que dan flores obedecen a estas reglas: sólo hay que ver a la *Amorphophallus titanum*, conocida en su nativa Sumatra como bunga bangkai, la "flor cadáver". (Las personas muy rara vez traducen su nombre científico en letras impresas, pero tal vez puedes imaginártelo.)

De uno a tres metros de altura, la "flor cadáver" obtiene su nombre común de su olor, descrito en varias formas como semejante al pescado podrido, a una calabaza podrida o sólo con el nombre genérico de carroña. Y por si eso no fuera suficiente, la "flor cadáver" también se calienta. De hecho, produce pulsaciones de vapor de agua caliente, a temperaturas tan elevadas como 36 °C. En los bosques de Sumatra, la inmensa flor actúa como una chimenea que despide su hediondo olor hacia lo alto en el aire y lo difunde por las inmediaciones.

Una variedad de insectos (entre ellos, las moscas y los escarabajos de la carroña) se sienten atraídos por el olor a carne en descomposición. Bullen alrededor y depositan sus huevos ahí. Cuando los huevos eclosionan, las larvas se comen la carne en descomposición y después con el tiempo se convierten en pupa e incuban otra generación de moscas y escarabajos. Cuando una "flor cadáver" emite "agua de cadáver", atrae a esos animales que se alimentan de carroña.

Hay varias flores que también son cálidas o malolientes, o que presentan ambas características, aunque ninguna es tan impresionante como la "flor cadáver". Una planta de este estilo, la del caballo muerto, aromatiza a la isla de Córcega y a otras islas en el norte del Mediterráneo. La *Rafflesia arnoldii* o lirio cadáver maloliente (*véase* la foto de portada del capítulo 21) comparte los bosques de Sumatra con la "flor cadáver". En Sudáfrica, la flor de la asteria atrae a las moscas con sus pútridas flores de cinco brazos y, aunque no lo creas, ¡algunas personas la cultivan como planta doméstica! Varios parientes de la "flor cadáver" (como el filodendro de las selvas tropicales en el este de América del Norte y en Asia) dan flores que generan calor, las cuales no son especialmente ofensivas (aunque las hojas de col zorrillo huelen muy mal si se dañan).

¿Por qué producen flores las plantas? En específico, ¿por qué una planta produciría una enorme flor pútrida? ¿Cómo se beneficia una planta al engañar a los escarabajos y las moscas que confunden su flor con una masa de carne en descomposición? Continúa con esta lectura para saberlo.

De un vistazo

Estudio de caso A algunos les agradan calientes ¡y malolientes!

44.1 ¿Cómo se reproducen las plantas?

El ciclo sexual de las plantas alterna etapas diploides y haploides.

44.2 ¿Cuál es la función y la estructura de la flor?

Las flores son las estructuras reproductivas de las angiospermas

Guardián de la salud ¿Eres alérgico al polen?

El grano de polen es el gametofito masculino

Estudio de caso continuación A algunos les agradan calientes ¡y malolientes!

El gametofito femenino se forma dentro del óvulo

La polinización de la flor conduce a la fecundación

44.3 ¿Cómo se desarrollan los frutos y las semillas?

El fruto se desarrolla del ovario

La semilla se desarrolla del óvulo

Guardián de la Tierra Polinizadores, diseminadores de semilla y arreglo del ecosistema

44.4 ¿Cómo germinan y crecen las semillas?

El periodo de latencia de la semilla ayuda a asegurar la germinación en un momento apropiado

Durante la germinación, la semilla emerge primero, seguida del brote

44.5 ¿Cómo interactúan las plantas y sus polinizadores?

Algunas flores proporcionan alimento para los polinizadores

Estudio de caso continuación A algunos les agradan calientes ¡y malolientes!

Algunas flores son señuelos para el apareamiento

Algunas flores proporcionan cuneros para los polinizadores

44.6 ¿Cómo ayudan los frutos a diseminar las semillas?

Los frutos explosivos disparan las semillas

Los frutos de peso ligero suelen transportarse por medio del viento

Los frutos flotantes permiten la diseminación en el agua

Los animales diseminan los frutos pegajosos o comestibles

Estudio de caso otro vistazo A algunos les agradan calientes ¡y malolientes!

44.1 ¿CÓMO SE REPRODUCEN LAS PLANTAS?

Muchas plantas se pueden reproducir de manera sexual o asexual. Durante la reproducción asexual, parte de una planta existente utiliza la división celular por mitosis para producir una nueva planta, de tal forma que los frutos de producción asexual son genéticamente idénticos al progenitor. Entre las plantas de reproducción asexual está el aspen (álamo temblón), que germina nuevos troncos de sus raíces (*véase* la figura 9-2). Las ramas arqueadas de las zarzamoras y aquellas plantas rastreras que se extienden horizontalmente de las fresas (*véase* la figura 43-11b) pueden echar raíces en las partes que tocan la tierra y producir nuevas plantas. Los bulbos de los tulipanes, los narcisos trompones y las amarilis consiguen reproducirse mediante el desarrollo de nuevos bulbos más pequeños.

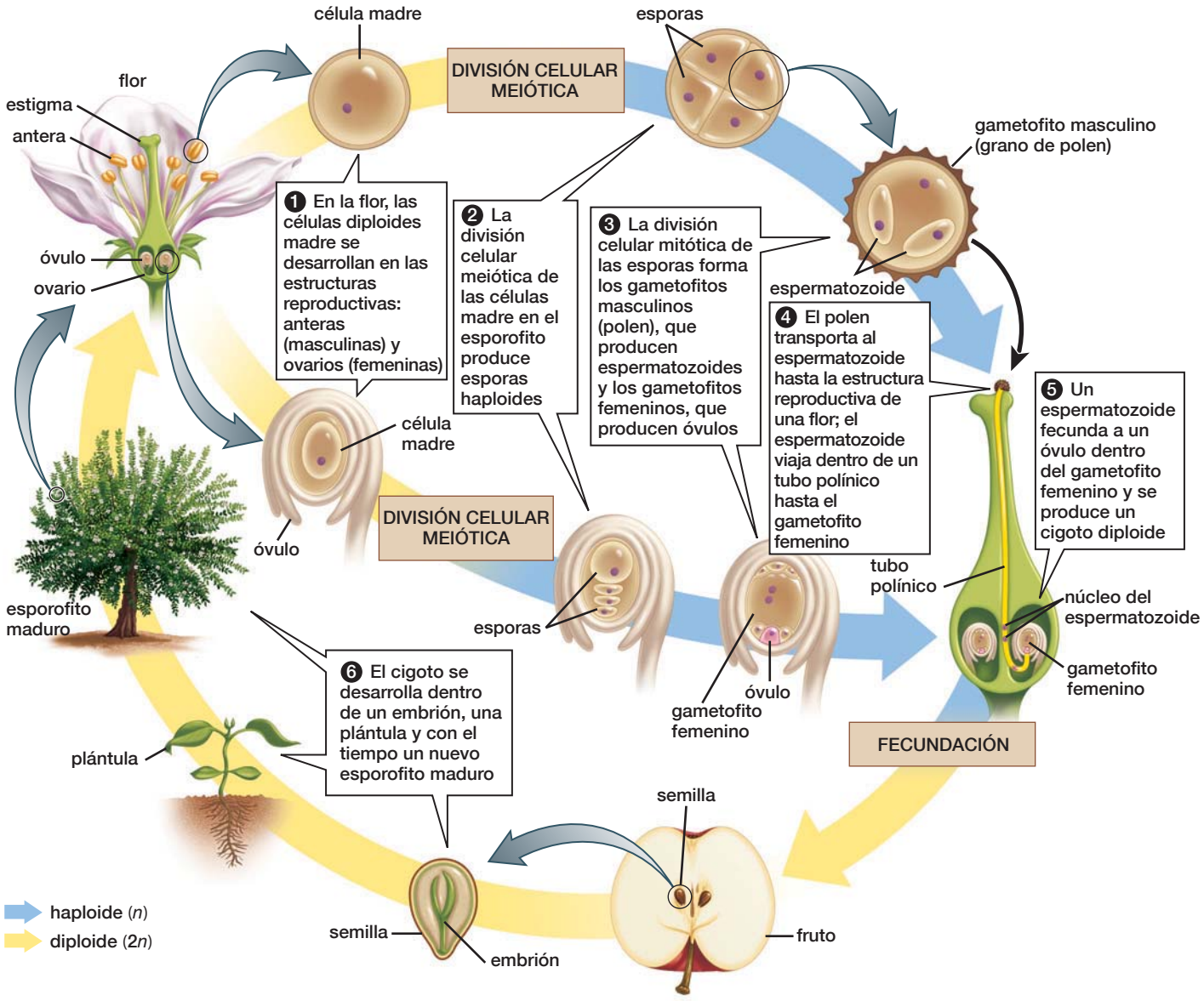
Los biólogos evolucionistas están en desacuerdo acerca de cuáles son los factores, o combinación de factores, que pudieron favorecer la evolución de la reproducción sexual. Una hipótesis es que la variación genética que ocurre por el entrecruzamiento durante la meiosis y la fusión de los gametos de dos padres diferentes (*véanse* las páginas 168 y 169) produce frutos con nuevas características que les permiten adaptarse a ambientes cambiantes o a nuevos hábitats un poco diferentes. Otra hipótesis propone que la diversidad genética producida por la reproducción sexual ayuda a reducir el parasitismo, debido a que los parásitos deben luchar de manera constante para vencer las defensas siempre cambiantes del huésped. Además, cierta reparación del ADN ocurre sólo en el momento en que los cromosomas homólogos realizan el entrecruzamiento, lo cual tiene lugar durante la meiosis (*véanse* las páginas 189 a 191). No importa si éstas u otras ventajas resultan ser más importantes, el hecho es que la mayoría de los eucariontes (entre ellos, todas las plantas antes mencionadas) son de reproducción sexual por lo menos en algún momento.

El ciclo sexual de las plantas alterna etapas diploides y haploides

Tal vez recuerdas del capítulo 9 que los ciclos de vida sexual de los organismos varían en cuanto al momento en que ocurre la división celular mitótica y meiótica y si las formas del cuerpo adulto (que produce las células reproductivas) son haploides o diploides (*véase* la figura 9-17). El ciclo de vida sexual de las plantas se llama **alternancia de generaciones**, debido a que consta de dos etapas reproductivas multicelulares distintas, una diploide y una haploide, que se alternan dando origen una a la otra.

La **FIGURA 44-1** proporciona una perspectiva general del ciclo de vida sexual de la planta, con las angiospermas (plantas con flores) como ejemplo. La forma diploide multicelular se llama **esporofito**. En las angiospermas, los esporofitos son las plantas de jardines, huertos, bosques y campos que producen flores. La forma de cuerpo diploide se llama esporofito, o "planta que produce esporas", debido a que produce células reproductivas especializadas, a menudo llamadas *células madre* (**FIGURA 44-1** ❶), que atraviesan por una división celular meiótica para formar células haploides llamadas **esporas** (**FIGURA 44-1** ❷). En las angiospermas, las esporas se forman en las estructuras reproductivas masculina y femenina de la flor. ¿Por qué esas células son esporas y no gametos? Los gametos no se dividen, sólo se fusionan para formar una célula diploide: el **cigoto** (*véase* más adelante). Las esporas no se fusionan para formar una célula diploide; en vez de eso, pasan por una división celular mitótica para producir una forma de cuerpo haploide multicelular llamada **gametofito** (la "planta que produce gametos"; **FIGURA 44-1** ❸).

Las angiospermas y las gimnospermas (coníferas y sus familiares) producen etapas separadas masculinas y femeninas de gametofitos. En algunos otros tipos de plantas, un solo gametofito puede producir tanto espermatozoides como óvulos, aunque


célula madre
esporas
flor
estigma
antera
DIVISIÓN CELULAR MEIÓTICA
gametofito masculino (grano de polen)
1 En la flor, las células diploides madre se desarrollan en las estructuras reproductivas: anteras (masculinas) y ovarios (femeninas)
2 La división celular meiótica de las células madre en el esporofito produce esporas haploides
3 La división celular mitótica de las esporas forma los gametofitos masculinos (polen), que producen espermatozoides y los gametofitos femeninos, que producen óvulos
espermatozoide
4 El polen transporta al espermatozoide hasta la estructura reproductiva de una flor; el espermatozoide viaja dentro de un tubo polínico hasta el gametofito femenino
5 Un espermatozoide fecunda a un óvulo dentro del gametofito femenino y se produce un cigoto diploide
óvulo
ovario
célula madre
óvulo
DIVISIÓN CELULAR MEIÓTICA
tubo polínico
núcleo del espermatozoide
esporofito maduro
esporas
gametofito femenino
óvulo
gametofito femenino
FECUNDACIÓN
6 El cigoto se desarrolla dentro de un embrión, una plántula y con el tiempo un nuevo esporofito maduro
plántula
semilla
semilla
fruto
embrión
haploide (n)
diploide (2n)

▲ **FIGURA 44-1 La alternancia de generaciones es el ciclo de vida sexual de una planta en floración**

en estructuras reproductivas separadas (*véase* la figura 21-8). De cualquier forma, algunas de las células del gametofito se diferencian en espermatozoides u óvulos, debido a que son haploides, es decir, las células del gametofito pueden producir gametos sin pasar por la división celular meiótica. Los óvulos se retienen dentro de la estructura reproductiva femenina, de manera que el espermatozoide debe viajar hasta el óvulo, ya sea nadando a través de una película de agua, o bien, transportado en un grano de polen (gimnospermas y angiospermas; **FIGURA 44-1 4**), razón por la que los helechos y musgos sólo pueden reproducirse en medios húmedos. Un espermatozoide fecunda a un óvulo, lo que da como resultado un cigoto diploide (**FIGURA 44-1 5**). El cigoto atraviesa repetidas divisiones celulares mitóticas seguidas de la diferenciación de las células hija resultantes para formar un embrión y, con el tiempo, una nueva planta esporófita adulta (**FIGURA 44-1 6**).

Aun cuando la alternancia de generaciones es el ciclo de vida sexual de todas las plantas, el tamaño relativo, la complejidad y el lapso de vida de las etapas del esporofito y el gametofito varían en gran medida entre diferentes tipos de plantas. En los musgos y las hepáticas, la etapa de gametofito consiste en una planta independiente que domina el ciclo de vida (*véase* la figura 21-6). El espermatozoide fecunda a los óvulos que se retienen en el gametofito. El cigoto resultante se desarrolla en un esporofito que crece de manera directa sobre el gametofito y depende de éste para su nutrición. El esporofito nunca es una planta independiente.

En los helechos, lo mismo que en los musgos y las hepáticas, el espermatozoide fecunda a los óvulos retenidos en un gametofito independiente y el cigoto empieza a crecer en el gametofito (*véase* la figura 21-8). Sin embargo, el esporofito con el tiempo desarrolla sus propias raíces y hojas, y se convierte en la

etapa dominante del ciclo de vida (el helecho se ve comúnmente en los bosques húmedos y sombreados).

Los ciclos de vida de las gimnospermas y las angiospermas difieren de los ciclos de los musgos, las hepáticas y los helechos en tres formas importantes. En primer lugar, el esporofito diploide de las gimnospermas y las angiospermas es por mucho la etapa dominante del ciclo de vida en tamaño, longevidad e independencia. Ni el gametofito masculino ni el femenino son nunca una planta independiente. En segundo lugar, los musgos, las hepáticas y los helechos requieren agua líquida para su reproducción debido a que el espermatozoide nada por medio de películas de agua, o gotas de lluvia que lo salpican de una planta a otra, para llegar a los óvulos. Sin embargo, en las gimnospermas y las angiospermas, los espermatozoides se transportan no por agua, sino por el viento o los animales, y van agrupados de manera segura en el interior de un **grano de polen**, que es el gametofito masculino encerrado dentro de una envoltura protectora a prueba de agua (*véase* la figura 44-1 ❷, ❸). En tercer lugar, los gametofitos de las gimnospermas y las angiospermas son muy pequeños. El gametofito masculino (grano de polen) consta sólo de tres a seis células. El gametofito femenino es un poco más grande y se compone de siete células, en la mayoría de las plantas que dan flores hasta un par de miles de células en un pino. El gametofito femenino sigue protegido dentro de los tejidos reproductivos del esporofito. El ciclo de vida de la gimnosperma se ilustra en la figura 21-11.

Este capítulo se enfoca en la reproducción de las plantas que dan flores.

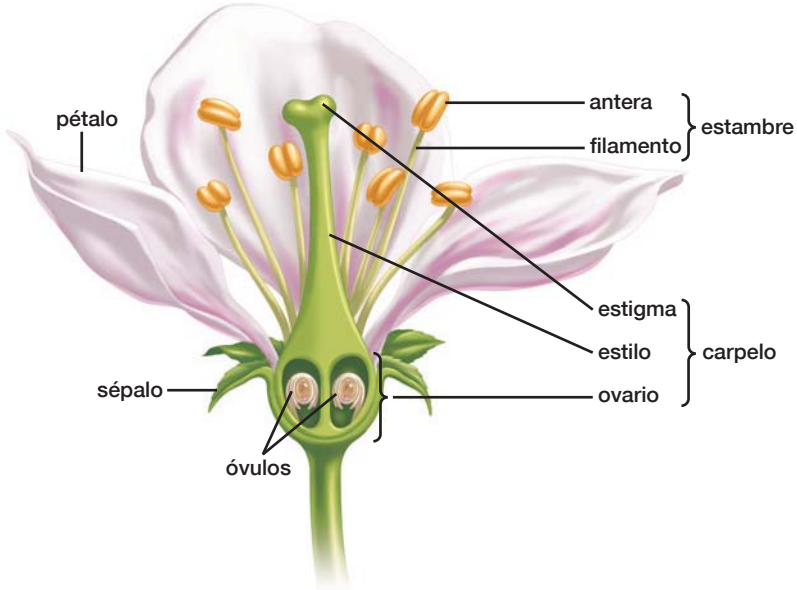
44.2 ¿CUÁL ES LA FUNCIÓN Y LA ESTRUCTURA DE LA FLOR?

Las plantas con flores tienen muchas características que las distinguen de las gimnospermas, pero las flores son lo principal. Aunque tanto las gimnospermas como las plantas con flores empacan sus espermatozoides en el interior de granos de polen, el viento transporta el polen de las gimnospermas de una planta a otra. Utilizar el viento para transportar el polen es una exitosa estrategia reproductiva (de no ser así, las coníferas no serían tan abundantes), pero en cierta forma también es ineficiente porque la inmensa mayoría de los granos de polen no llega a sus blancos. Muchos investigadores creen que la primera ventaja evolutiva de las flores era atraer a los animales, en particular a los insectos, para que transportaran el polen de una planta a otra. La mayoría de las plantas con flores intercambian algunos granos de polen o un sorbo de néctar como comida para un insecto a cambio del transporte del polen. Esta relación de beneficio mutuo condujo a la evolución de flores coloridas y perfumadas que ayudan a los insectos a localizarlas.

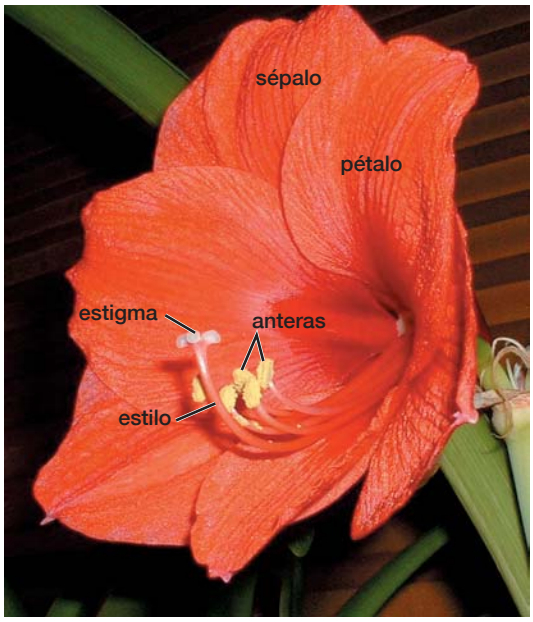
Los ancestros de todas las plantas con flores quizá tenían flores llamativas y dependían de los insectos para la transportación del polen. Sin embargo, alrededor de 10% de las plantas actuales con flores (entre ellas muchos árboles deciduos como los robles, los maples, los abedules, los álamos y los chopos) ya tienen flores muy reducidas y dejan escapar su polen en el viento. Los céspedes, la artemisa y la ambrosía también producen cantidades prodigiosas de polen que liberan al viento. Parte del polen llega a otra flor de la misma especie. Por desgracia, otros granos de polen acaban en el interior de la nariz de quienes padecen alergias, como se explora en "Guardián de la salud: ¿Eres alérgico al polen?"

Las flores son las estructuras reproductivas de las angiospermas

Las **flores** son las estructuras reproductoras de las angiospermas, que se producen a partir del esporofito diploide. Una **flor completa** (FIGURA 44-2), como la de una petunia, una rosa o un lirio consta de cuatro series de hojas modificadas: sépalos, pétalos,



(a) Una flor dicotiledónea representativa



(b) Una flor amarilis (monocotiledónea)

▲ FIGURA 44-2 **Una flor completa** **(a)** Una flor completa tiene cuatro partes: sépalos, pétalos, estambres (las estructuras reproductivas masculinas) y por lo menos un carpelo (la estructura reproductiva femenina). Esta figura muestra una flor dicotiledónea completa. **(b)** La amarilis es una flor monocotiledónea completa, con tres sépalos (casi idénticos a los pétalos), tres pétalos, seis estigmas y tres carpelos (que se fusionan en una sola estructura). Las anteras están muy abajo del estigma, lo que hace que la autopolinización sea improbable.

Guardián de la salud

¿Eres alérgico al polen?

La polinización por medio del viento sólo puede tener éxito si las plantas liberan grandes cantidades de polen en el aire. Por desgracia para quienes padecen alergias, las personas a menudo inhalan esos microscópicos gametofitos masculinos. Las proteínas en las capas del polen activan los sistemas inmunitarios de las personas sensibles, lo cual se manifiesta con picazón en los ojos, escurrimiento nasal, ardor de garganta, tos y estornudos. Si eres de esas personas desafortunadas, tu propio sistema inmunitario genera estos síntomas en un intento para liberarte del polen nocivo, que se confunde con parásitos peligrosos (*véase* la figura 36-15).

Las personas que padecen "fiebre de heno" por lo común sólo son sensibles a tipos específicos de polen. En climas templados, quienes tienen afectaciones en primavera pueden ser alérgicos al polen de los árboles, mientras que los céspedes suelen ser la causa de las alergias durante el verano. Sin embargo, en Estados Unidos la causa más común de la fiebre de heno no es el propio heno (césped), sino la ambrosía, que poliniza a finales del verano y durante el otoño (FIGURA E44-1). Las muy poco notables flores de una sola planta de ambrosía pueden liberar un millón de granos de polen cada día; en conjunto, se calcula que la ambrosía libera 100 millones de toneladas de polen en Estados Unidos cada año. El polen de la ambrosía se llega a recoger a 644 kilómetros mar afuera y tres kilómetros hacia arriba en el ambiente, de manera que es casi imposible evitar por completo el polen de la ambrosía.

Las plantas polinizadas por abejas y otros animales rara vez son causa de alergias, debido a que su polen es pegajoso y se produce en pequeñas cantidades. Por ejemplo, a menudo se culpa a la vara de San José (que florece durante la temporada de la ambrosía y es de un amarillo llamativo) de alergias cuya causa en realidad es la ambrosía. De hecho, las flores amarillas de la vara de San José atraen a polinizadores como abejas y mariposas y la mayoría de las personas puede disfrutar de ellas con perfecta comodidad (FIGURA E44-2).

▲ FIGURA E44-1 **Las muy poco notables flores de la ambrosía y su polen**

▲ FIGURA E44-2 **La vara de San José** Al igual que la mayoría de las flores coloridas polinizadas por insectos, la vara de San José muy rara vez causa alergias en las personas.

estambres y carpelos. Los **sépalos** se ubican en la base de la flor. Como aprendiste en el capítulo 43, hay dos grupos principales de plantas con flores: dicotiledóneas y monocotiledóneas (*véase* la figura 43-2). En las dicotiledóneas, los sépalos por lo común son verdes y semejantes a hojas (FIGURA 44-2a), mientras que en las monocotiledóneas éstos por lo general se asemejan a los pétalos (FIGURA 44-2b). En ambos casos, los sépalos rodean y protegen al capullo de la flor en tanto se desarrollan las tres estructuras restantes. Justo arriba de los sépalos están los **pétalos**, que a menudo son de colores brillantes y fragantes a fin de anunciar la ubicación de la flor a los agentes polinizadores potenciales.

Las estructuras reproductivas masculinas, los **estambres**, están ubicados justo por encima de los pétalos. Cada estambre por lo común consta de un **filamento** delgado que lleva una **antera** que produce el polen. En el centro de la flor están una o más estructuras reproductivas femeninas, llamadas **carpelos**. Un carpelo típico tiene una forma parecida a un florero, con un **estigma** pegajoso montado encima de un **estilo** alargado. La **polinización** ocurre cuando el polen de la antera de un estambre cae sobre el estigma de un carpelo. El estilo conecta al estigma con el **ovario** bulboso en la base del carpelo (*véase* la figura 44-2a). En el interior del ovario hay uno o más **óvulos**; un gametofito femenino se desarrolla en el interior de cada óvulo. Después de la fecundación, cada óvulo se convertirá en una **semilla**, que consiste en una pequeña planta embrionaria y alimento almacenado para el embrión. El ovario se convertirá en un **fruto** con las semillas en su interior.

Las **flores incompletas** carecen de una o más de las cuatro partes florales. Por ejemplo, las flores del césped (*véase* la figura 44-6 más adelante en el capítulo) carecen tanto de sépalos como de pétalos. Otras flores incompletas carecen tanto de los estambres masculinos como de los carpelos femeninos. En esos casos, las flores se describen como **imperfectas**, o también como incompletas. Las especies de plantas con flores imperfectas producen flores masculinas y femeninas por separado, en ocasiones en la misma planta, como sucede con la familia de las calabazas (FIGURA 44-3) y la "flor cadáver". Otras especies con plantas imperfectas producen flores masculinas y femeninas en plantas separadas. Por ejemplo, sólo el acebo femenino produce el decorativo fruto rojo, de manera que los árboles femeninos a menudo se ven favorecidos como ornamentos (por ello, son pocos los árboles masculinos que están disponibles en las cercanías para la polinización).

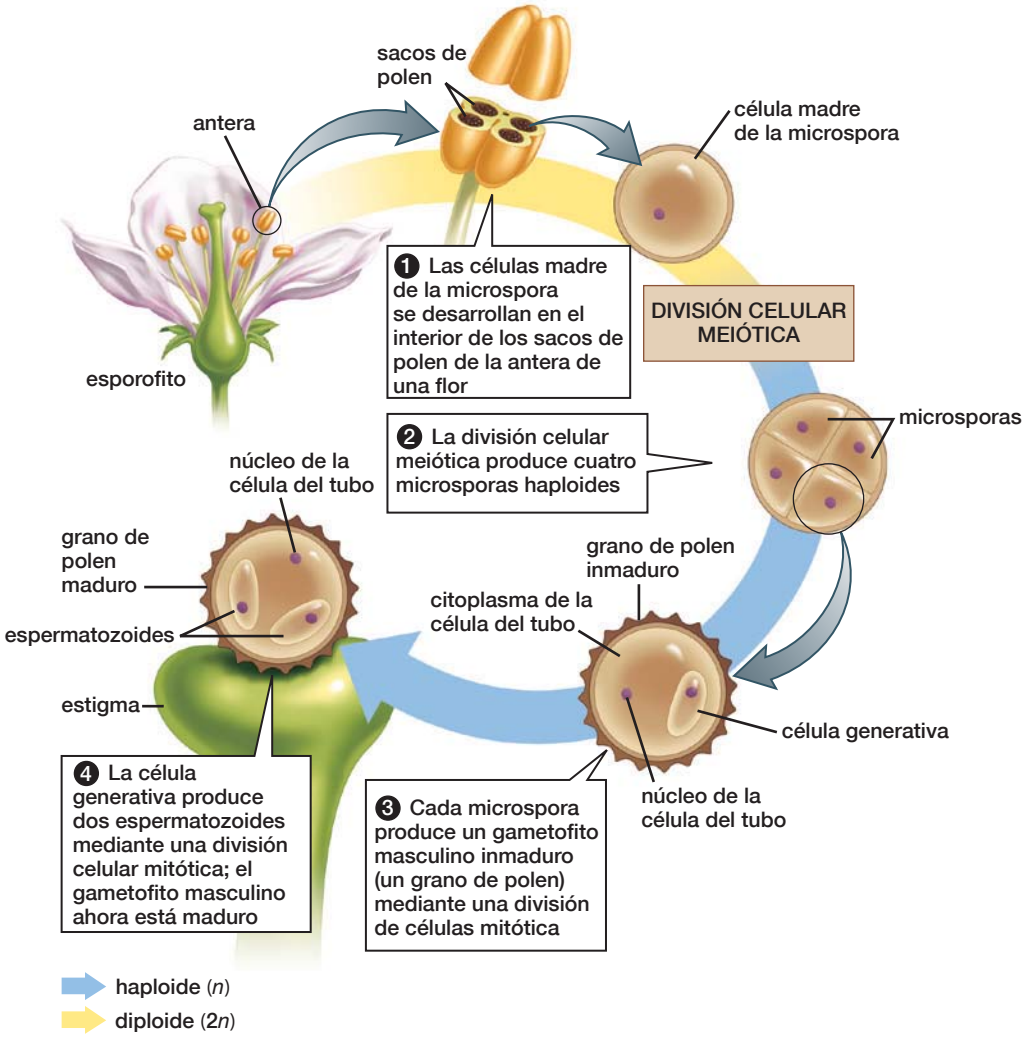
▲ **FIGURA 44-3 Flores imperfectas masculinas y femeninas** Las plantas de la familia de la calabaza, como las calabacitas, producen flores separadas femeninas (izquierda) y masculinas (derecha). Observa que las pequeñas calabacitas (en realidad un fruto) se forman del ovario en la base de la flor femenina.

PREGUNTA En las especies con flores separadas masculina y femenina en la misma planta, ¿por qué la selección natural favorecería a las plantas cuyas flores masculina y femenina florecen en diferentes momentos?

El grano de polen es el gametofito masculino

Los gametofitos masculinos, o granos de polen, se desarrollan en el interior de las anteras de una flor de la planta esporofita (FIGURA 44-4). Cada antera consiste en cuatro cámaras llamadas sacos de polen. Dentro de cada saco de polen se desarrollan de cientos a miles de **células madre de las microsporas** diploides (FIGURA 44-4 ❶). Cada célula madre de la microspora experimenta una división celular meiótica (*véanse* las páginas 162 a 165) para producir cuatro **microsporas** haploides (FIGURA 44-4 ❷). Después cada microspora

▶ **FIGURA 44-4 Desarrollo del gametofito masculino**


sacos de polen
antera
célula madre de la microspora
❶ Las células madre de la microspora se desarrollan en el interior de los sacos de polen de la antera de una flor
DIVISIÓN CELULAR MEIÓTICA
esporofito
microsporas
❷ La división celular meiótica produce cuatro microsporas haploides
núcleo de la célula del tubo
grano de polen maduro
grano de polen inmaduro
citoplasma de la célula del tubo
espermatozoides
estigma
célula generativa
núcleo de la célula del tubo
❹ La célula generativa produce dos espermatozoides mediante una división celular mitótica; el gametofito masculino ahora está maduro
❸ Cada microspora produce un gametofito masculino inmaduro (un grano de polen) mediante una división de células mitótica
haploide (n)
diploide (2n)

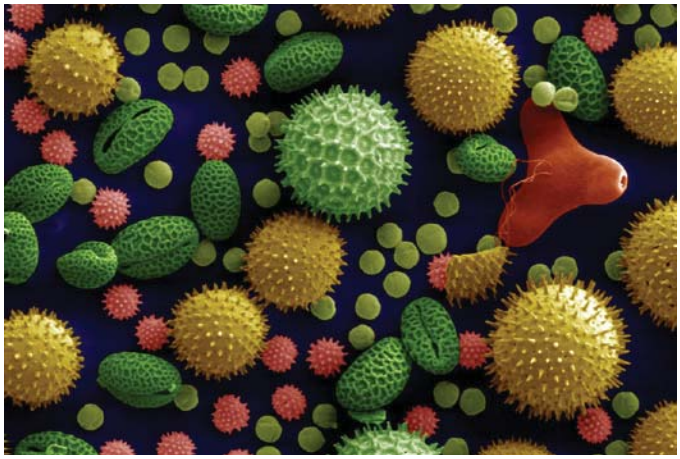
Estudio de caso continuación

A algunos les agradan calientes ¡y malolientes!

La "flor cadáver" es en realidad una masa de flores masculinas y femeninas separadas. En principio, el espermatozoide de las flores masculinas podría fecundar los óvulos en las flores femeninas de la misma planta. Sin embargo, como tal vez recuerdes de los capítulos 10 y 15, el apareamiento entre familiares cercanos puede conducir a defectos genéticos, debido a que la progenie se vuelve homocigótica a los alelos recesivos disfuncionales de genes importantes. Por supuesto, la autopolinización es el extremo en los casos de apareamiento con elementos de la familia. El lirio cadáver maloliente evita la autopolinización al abrir sus flores femeninas un día antes que sus flores masculinas. Las flores femeninas por lo común se marchitan antes de que maduren las flores masculinas. Por consiguiente, los polinizadores rara vez transfieren el polen de una antera a un estigma en la misma planta.

experimenta una división celular mitótica para producir un grano de polen inmaduro, el gametofito masculino, el cual consta de dos células: una **célula del tubo** grande que ocupa la mayor parte del volumen del grano de polen y una **célula generativa** más pequeña que reside en el interior del citoplasma de la célula del tubo (FIGURA 44-4 ❸). A medida que madura el gametofito, la división celular mitótica de la célula generativa produce dos espermatozoides haploides (FIGURA 44-4 ❹). El grano de polen está cubierto por una capa resistente a prueba de agua, a menudo esculpida con un elaborado patrón de huecos y prominencias característico de cada especie vegetal (FIGURA 44-5). Esta capa protege al espermatozoide durante su viaje al carpelo femenino, en ocasiones distante.

Cuando el polen madura, los sacos de polen de la antera se abren. En las flores polinizadas por el viento, como las de los céspedes (FIGURA 44-6) y los robles, las anteras sobresalen de las flores pequeñas y a menudo poco notables. La más ligera brisa transporta los granos de polen; la mayoría se pierde, pero unos pocos llegan a otras flores de la misma especie y las polinizan. En las flores polinizadas por animales, el polen se adhiere con debilidad a la antera hasta que llega el polinizador y lo remueve o lo recoge.



▲ **FIGURA 44-5 Granos de polen** Las duras capas externas de muchos granos de polen se esculpieron de manera elaborada en formas y patrones específicos de la especie, como se muestra en esta coloreada micrografía de escaneo electrónico.

▲ **FIGURA 44-6 Flores polinizadas por el viento** El viento poliniza las flores de los céspedes y de muchos árboles deciduos, con las anteras (estructuras amarillas) expuestas al viento.

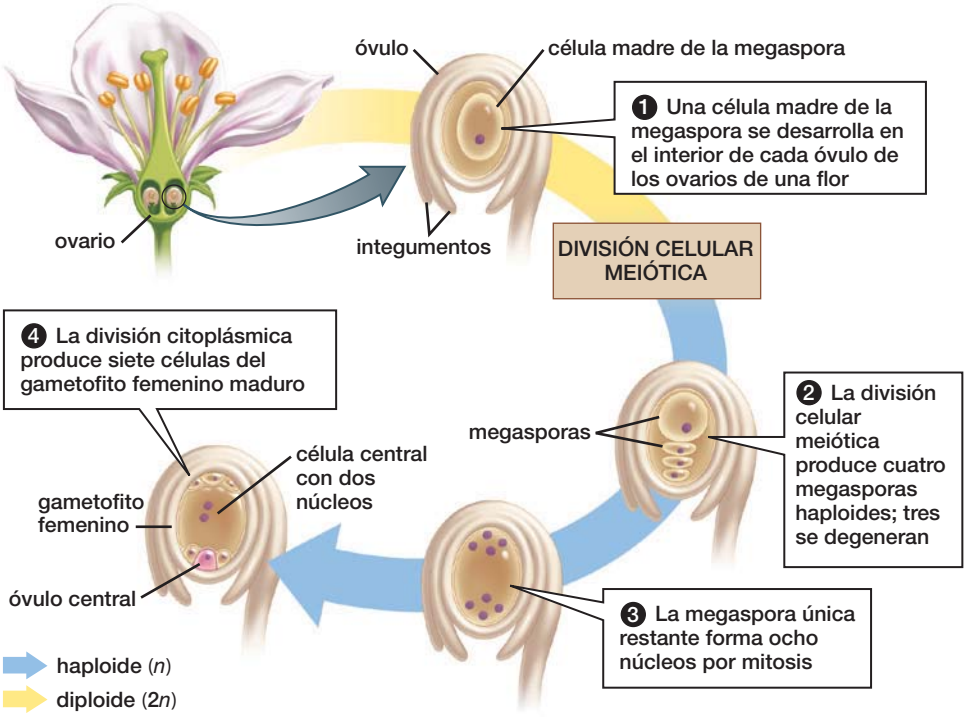
PREGUNTA ¿Esperarías que las flores polinizadas por el viento tuvieran pétalos coloridos y aromas dulces? ¿Por qué?

El gametofito femenino se forma dentro del óvulo

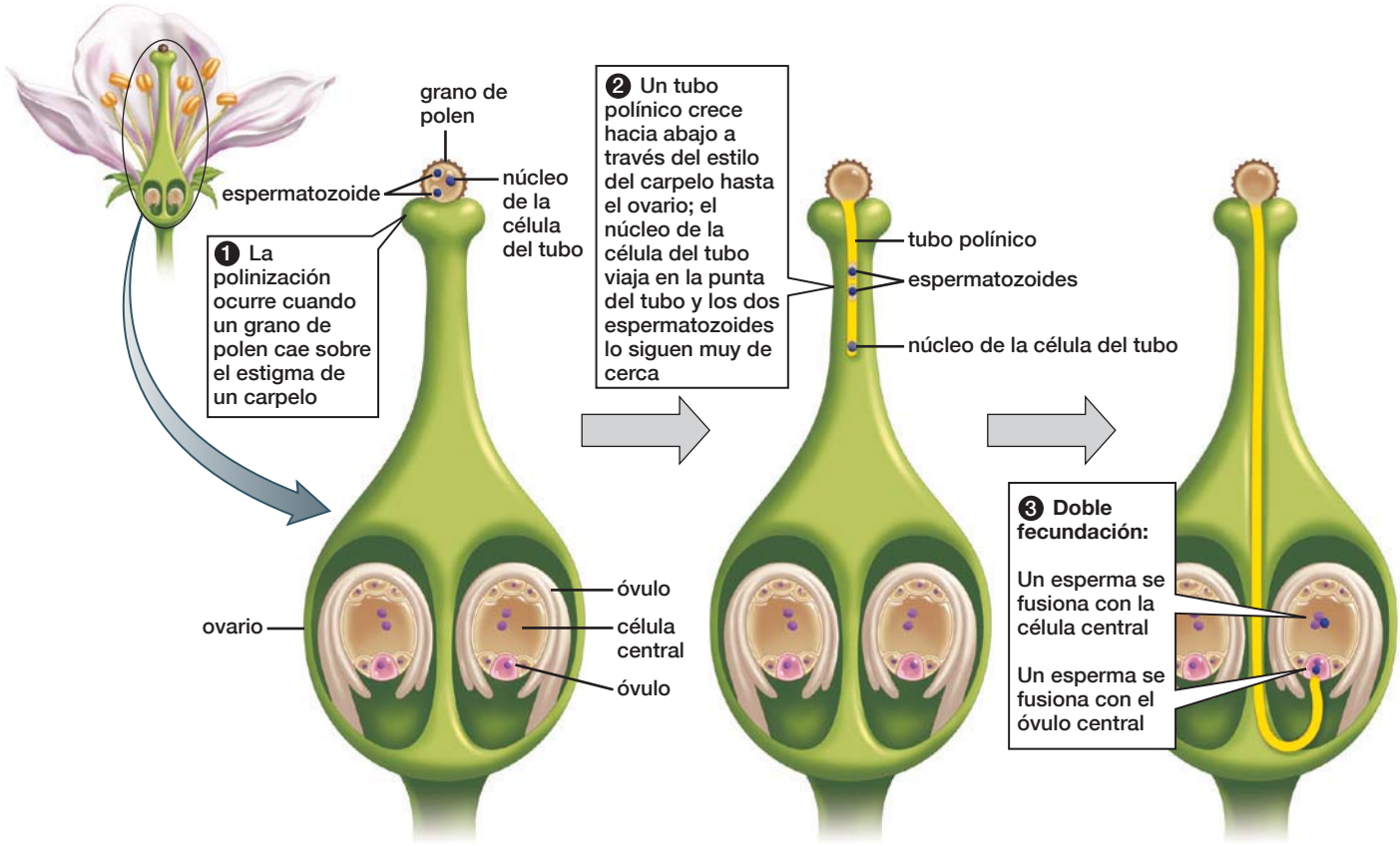
En el interior del ovario de un carpelo, las masas de células se diferencian en óvulos (FIGURA 44-7). Según la especie de planta, un carpelo puede tener un solo óvulo o varias docenas. Cada óvulo joven consta de capas externas protectoras llamadas **integumentos**, que rodean a una sola **célula madre de la megaspora** diploide (FIGURA 44-7 ❶). Ésta atraviesa por una división celular meiótica a partir de la cual produce cuatro **megasporas** haploides (FIGURA 44-7 ❷); de ellas, sólo una sobrevive y las otras degeneran. El núcleo de la megaspora sobreviviente atraviesa por tres rondas de mitosis, que generan ocho núcleos haploides (FIGURA 44-7 ❸). Después se forman las membranas de plasma y las paredes de la célula, que dividen al citoplasma en siete (no ocho) células que constituyen el gametofito femenino (FIGURA 44-7 ❹). Hay tres pequeñas células en cada extremo, cada una con un núcleo, y una célula central grande con dos núcleos. El **óvulo** es una de las tres células en el extremo inferior; se ubica cerca de una abertura en los integumentos del óvulo.

La polinización de la flor conduce a la fecundación

La polinización es necesaria para la fecundación, pero cabe aclarar que estos términos corresponden a dos acontecimientos distintos, así como la copulación es un acontecimiento separado de la fecundación en los mamíferos. La polinización ocurre cuando un grano de polen cae en el estigma de una flor de la misma especie de planta, con lo cual se inicia una notable serie de acontecimientos (FIGURA 44-8 ❶). El grano de polen absorbe agua del estigma. La célula del tubo, que forma la mayor parte del grano de polen (*véase* la figura 44-4), después rompe la capa de polen y se alarga, excava


óvulo
célula madre de la megaspora
1 Una célula madre de la megaspora se desarrolla en el interior de cada óvulo de los ovarios de una flor
ovario
integumentos
DIVISIÓN CELULAR MEIÓTICA
4 La división citoplásmica produce siete células del gametofito femenino maduro
megasporas
2 La división celular meiótica produce cuatro megasporas haploides; tres se degeneran
célula central con dos núcleos
gametofito femenino
óvulo central
3 La megaspora única restante forma ocho núcleos por mitosis
haploide (n)
diploide (2n)

▲ FIGURA 44-7 **Desarrollo del gametofito femenino**


grano de polen
espermatozoide
núcleo de la célula del tubo
1 La polinización ocurre cuando un grano de polen cae sobre el estigma de un carpelo
2 Un tubo polínico crece hacia abajo a través del estilo del carpelo hasta el ovario; el núcleo de la célula del tubo viaja en la punta del tubo y los dos espermatozoides lo siguen muy de cerca
tubo polínico
espermatozoides
núcleo de la célula del tubo
3 Doble fecundación:
Un esperma se fusiona con la célula central
Un esperma se fusiona con el óvulo central
ovario
óvulo
célula central
óvulo

▲ FIGURA 44-8 **Polinización y fecundación de una flor**

a través del estilo, y produce el tubo polínico que transportará al espermatozoide hacia abajo hasta el estilo y al interior de un óvulo en el ovario (FIGURA 44-8 ❷).

Si todo resulta bien, el tubo polínico llega a una abertura en los integumentos de un óvulo y se adentra en el gametofito femenino. La punta del tubo se rompe y libera a los dos espermatozoides. En un proceso único de las plantas con flores, llamado **doble fecundación**, ambos espermatozoides se fusionan con las células del gametofito femenino (FIGURA 44-8 ❸). Un espermatozoide fecunda al óvulo, lo que produce un cigoto diploide que se desarrollará para convertirse en un embrión y eventualmente en un nuevo esporofito. El segundo espermatozoide penetra en la célula central grande, en donde su núcleo se fusiona con los dos núcleos ya presentes, de tal manera que forma un núcleo triploide que contiene tres series de cromosomas. Mediante repetidas divisiones celulares mitóticas, la célula central se desarrollará hasta convertirse en el **endospermo** triploide, un tejido de almacenamiento de alimentos dentro de la semilla. Las otras cinco células del gametofito femenino degeneran poco después de la fecundación.

¿Te has preguntado…

cuándo un fruto es una verdura?

Para un biólogo, un fruto es el ovario maduro que contiene semillas de una angiosperma; a menudo también incluye algunas otras partes de la flor. Una verdura es una parte no reproductiva de una planta, como una hoja o una raíz. Sin embargo, en el campo legal y culinario estos conceptos no necesariamente se aplican así. Muchos alimentos que un biólogo llamaría frutos, los chefs y los libros de cocina los consideran verduras; tal es el caso de jitomates (tomates), calabacitas, pepinos, pimientos (chiles) picantes y dulces, y berenjenas, entre otros. La Suprema Corte de Justicia de Estados Unidos emitió un fallo acerca de la situación del jitomate en 1893, en el cual lo califica de verdura, cuando menos para propósitos de impuestos; en la justificación para considerarlo así, aludió a que las verduras se sirven como parte de un platillo principal y los frutos como postre. Arkansas definitivamente se excedió: en 1987, el Vine Ripe Pink Tomato del Sur de Arkansas ¡fue nombrado tanto el fruto del estado como la verdura del estado!

44.3 ¿CÓMO SE DESARROLLAN LOS FRUTOS Y LAS SEMILLAS?

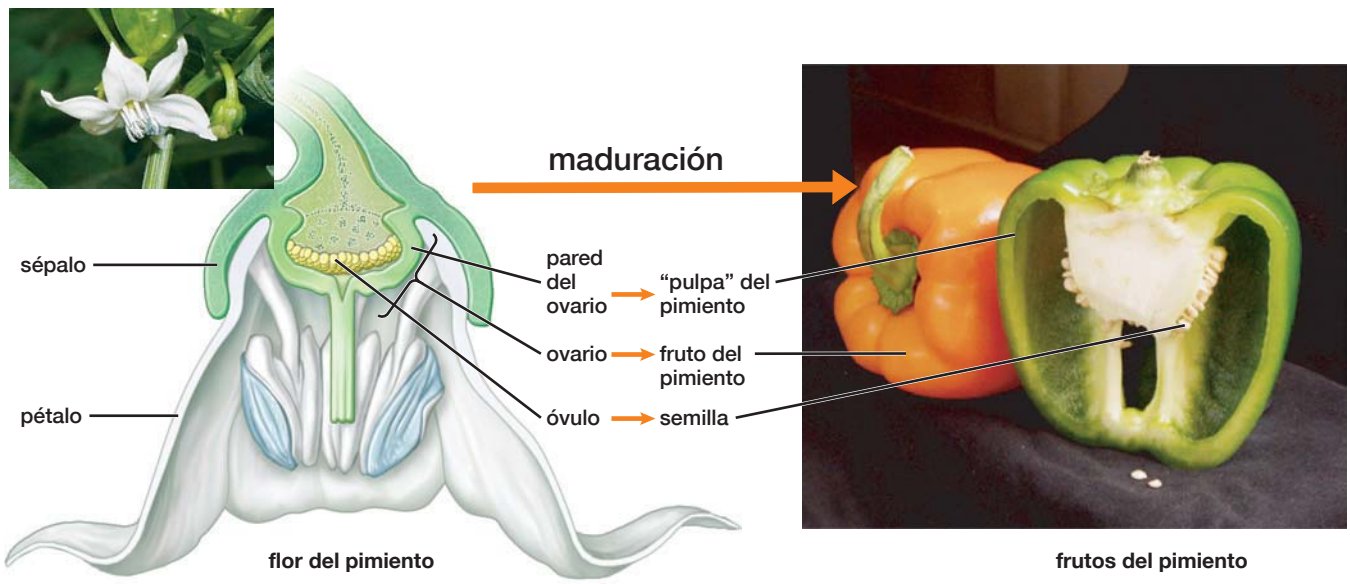
Después de la doble fecundación, el gametofito femenino y los integumentos del óvulo que lo rodean se desarrollan en una semilla. La semilla está rodeada por el ovario, que formará un fruto. Una vez cumplidas las funciones de atraer a los polinizadores y de producir flores, los pétalos y los estambres se marchitan y se caen a medida que el fruto crece.

El fruto se desarrolla del ovario

Cuando comes un fruto, consumes el ovario maduro de la planta, en ocasiones acompañado de otras partes de la flor (FIGURA 44-9). Por ejemplo, en un pimiento dulce, la pulpa comestible se desarrolla a partir de la pared del ovario y cada una de las semillas se desarrolla de un óvulo individual en el interior del ovario. Como se verá en la sección 44.6, los frutos no siempre son comestibles; algunos son duros, plumosos, alados, con púas, adhesivos, o incluso explosivos. Estos diversos colores, formas y texturas tienen todos la misma función: ayudar a diseminar las semillas lejos de la planta madre, en muchos casos aprovechando la movilidad de los animales (*véase* la sección "Guardián de la Tierra: Polinizadores, diseminadores de semilla y arreglo del ecosistema" en la página 874).

La semilla se desarrolla del óvulo

Tres procesos de desarrollo distintos transforman a un óvulo en una semilla (FIGURA 44-10a). En primer lugar, las cubiertas exteriores o integumentos del óvulo se engrosan, se endurecen y se convierten en el **tegumento de la semilla** que rodea y protege a la semilla. En segundo lugar, la célula triploide central se divide rápidamente. Las células hijas resultantes absorben nutrimentos de



▲ FIGURA 44-9 **Desarrollo del fruto y las semillas de un pimiento dulce** Los frutos y las semillas se desarrollan de partes de las flores. La pared del ovario madura para convertirse en la pulpa del fruto. Cada ovario del pimiento dulce alberga a muchos óvulos, que se desarrollan para transformarse en semillas.

Guardián de la Tierra

Polinizadores, diseminadores de semilla y arreglo del ecosistema

Las plantas con flores dominan la mayoría de los ecosistemas terrestres en gran medida debido a las relaciones mutuamente beneficiosas con los animales que polinizan sus flores y diseminan sus semillas. Si se elimina a los polinizadores o a los diseminadores de semillas, ecosistemas enteros pueden estar en peligro.

¿Suena esto alarmista? Un ejemplo a considerar en este sentido es la isla de Madagascar. En esta isla a un lado de la costa de África, los investigadores identificaron más de 20 especies de árboles que dependen sobre todo de los primates llamados lémures para la diseminación de las semillas (**FIGURA E44-3a**). Pero la floreciente población humana ya destruyó gran parte del hábitat del lémur y muchas otras especies están en peligro de extinción. Cuando desaparezcan los lémures, también desaparecerán esos árboles.

Los monos y los murciélagos frugívoros son agentes importantes de la diseminación de semillas en algunos bosques tropicales (**FIGURA E44-3b**). Por ejemplo, el biólogo Donald Thomas descubrió que después de pasar por el sistema digestivo de los murciélagos, casi todas las semillas de ciertos árboles germinan; en contraste, las semillas que se plantan directamente del fruto tienen un índice de germinación de sólo 10%. Por desgracia, muchos animales que comen frutos y diseminan las semillas, como los monos, los venados y el tapir, son víctimas de una excesiva cacería. Los murciélagos frugívoros están amenazados por la destrucción del hábitat a medida que se despejan las tierras para la agricultura. Como resultado, muchos frutos tropicales se pudren en el suelo del bosque o producen brotes sentenciados a un destino funesto bajo la sombra de sus padres, debido a lo mucho que se redujo su diseminación. Como lo expresó Alejandro Estrada, de la Universidad Nacional Autónoma de México: "La existencia continua de las selvas tropicales a cuyos primates, aves y murciélagos se les ha cazado es tan precaria, como si a sus propios árboles se les hubiera talado y arrasado".

Aun cuando los "ecosistemas" domesticados (granjas en gran escala) dependen de los seres humanos para la diseminación de semillas, de la misma manera pueden ser vulnerables a la pérdida de polinizadores. Algunas cosechas, como el maíz y el trigo, se polinizan por medio del viento, pero la mayoría de los frutos, nueces y muchos vegetales dependen de la polinización por abejas europeas introducidas. El Departamento de Agricultura de Estados Unidos estima que la polinización por las abejas proporciona un valor de cultivo de alrededor de 15 mil millones de dólares en cosechas, y las abejas melíferas son responsables de la mayor parte de eso.

Las abejas melíferas se encuentran en problemas desde hace algún tiempo, ya que padecen de la plaga de garrapatas (diminutos familiares de las arañas que se alimentan del fluido del cuerpo de las abejas melíferas), virus, hongos e insecticidas. Sin embargo, en el otoño de 2006 empezaron a desaparecer colonias enteras, en donde sólo quedaron atrás la reina y las larvas, un fenómeno llamado *desorden del colapso de la colonia*. Algunos apicultores perdieron 90% de sus colonias ese invierno. Nadie sabe en realidad por qué ocurre el desorden del colapso de las colonias. Las hipótesis incluyen cepas particularmente peligrosas de virus o bacterias, poblaciones en aumento de garrapatas, o combinaciones de enfermedades e insecticidas que sólo en fechas recientes llegaron a niveles críticos.

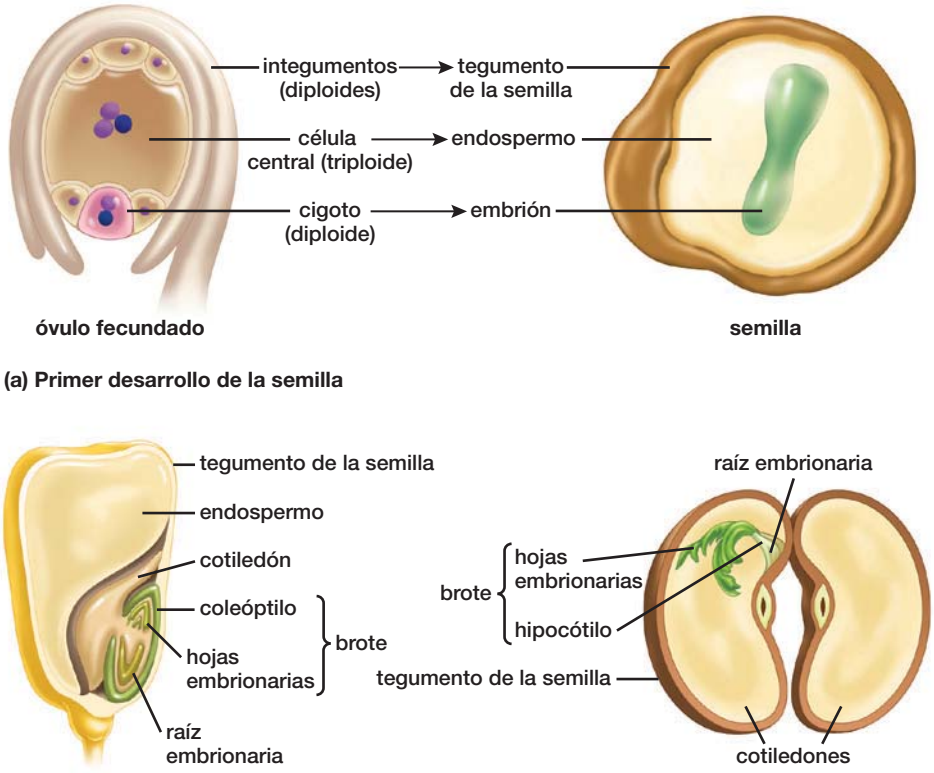
Hay muchas especies de abejas nativas en todo el mundo (alrededor de dos mil tan sólo en California), varias de las cuales polinizan las flores. Si continúa el desorden del colapso de las colonias, ¿esas abejas nativas podrían resistir la reducción? Tal vez no; al menos no en forma directa. Las poblaciones de muchas abejas nativas sufrieron una reducción por la competencia de abejas melíferas y por la pérdida del hábitat a medida que las enormes granjas de administración intensiva reemplazaron a los setos, las praderas y los bordes de los bosques que antes sostenían a las flores silvestres de las cuales dependían las abejas nativas para su alimento.

Las plantas con flores, sus polinizadores y sus diseminadores de semillas a menudo forman una red intrincada e interconectada en donde cada uno apoya a los otros. Como escribió el ecólogo Aldo Leopold en *A Sand Country Almanac*: "Mantener cada pieza y engrane en su lugar es la primera precaución de un trabajo inteligente". En muchos de los ecosistemas, entre ellos los domesticados, se pueden perder algunas piezas y engranes críticos, sin que la humanidad comprenda lo importantes que son.

(a) Lémur café

(b) Murciélago que come fruta

▶ **FIGURA E44-3 Los animales que diseminan las semillas son cruciales para algunos ecosistemas** **(a)** Los lémures son los principales polinizadores para muchas especies de árboles en la isla de Madagascar. **(b)** Un murciélago se come un higo maduro en Kenia. Sin los murciélagos y otros animales que diseminan las semillas, algunos tipos de comunidades de las selvas tropicales no podrían sobrevivir.



◀ FIGURA 44-10 Desarrollo de la semilla (a) La formación de la semilla se inicia después de que un espermatozoide se fusiona con el óvulo (formándose un cigoto diploide) y el segundo espermatozoide se fusiona con los dos núcleos de la célula central. El endospermo se desarrolla de la célula triploide central, que atraviesa por muchas divisiones celulares mitóticas a medida que absorbe los nutrimentos de la planta paterna. El embrión se desarrolla del cigoto. Los integumentos del óvulo se desarrollan para convertirse en el tegumento de la semilla. **(b)** Las semillas monocotiledóneas, como el maíz, tienen un solo cotiledón y por lo común retienen la mayor parte de su endospermo hasta la germinación. **(c)** Las semillas dicotiledóneas, como los frijoles, tienen dos cotiledones que por lo general absorben la mayor parte del endospermo antes de la germinación. Por consiguiente, las semillas dicotiledóneas están hechas en su mayor parte de dos cotiledones grandes.

la planta madre y forman un endospermo lleno de alimento. En tercer lugar, el cigoto se desarrolla en el embrión.

A medida que la semilla madura, el embrión se empieza a diferenciar en brote y raíz (FIGURA 44-10b, *c*). La porción del brote incluye uno o dos **cotiledones**, u hojas de semilla, que absorben las moléculas de alimento y las transfieren a otras partes del embrión. Las semillas monocotiledóneas, como su nombre lo indica, tienen un solo cotiledón (*mono* significa "uno"; *véase* la figura 44-10b). En la mayoría de las monocotiledóneas (como céspedes, arroz, maíz y trigo), el cotiledón absorbe una fracción del endospermo durante el desarrollo de la semilla, pero la mayor parte del endospermo se conserva en la semilla madura hasta que la semilla germina. La harina hecha de trigo o de arroz es el endospermo molido. En ocasiones se consume el embrión de trigo por separado como "germen de trigo". El embrión de una monocotiledónea está encerrado en un par de vainas, una que rodea a la raíz en desarrollo y una segunda, llamada **coleóptilo**, que rodea la punta del brote en desarrollo.

Las semillas dicotiledóneas tienen dos cotiledones (*di* = "dos"; *véase* la figura 44-10c). En las semillas de la mayoría de las dicotiledóneas (entre ellas, chícharos, cacahuates, nueces y calabaza), los cotiledones absorben la mayor parte del endospermo durante el desarrollo de la semilla, de manera que la semilla madura está casi llena con el embrión, en particular sus cotiledones. Si despojas a un frijol o a un cacahuate de la delgada capa que cubre la semilla, verás que el interior se divide con facilidad en dos mitades; cada una es un cotiledón. La diminuta protuberancia blanca que se adhiere a uno de los cotiledones es el resto del embrión.

Tanto en las monocotiledóneas como en las dicotiledóneas, el brote embrionario consta de dos regiones. Debajo del punto de unión de los cotiledones, pero arriba de la raíz, está el **hipocótilo** (*hipo* es griego y significa "abajo"); arriba de los cotiledones, el brote se llama **epicótilo** (*epi* significa "arriba"). En la punta del epicótilo está el meristemo apical del brote; sus células hijas se diferenciarán después en tipos de células especializadas del tallo, las hojas y las flores (*véase* el capítulo 43). En algunos embriones, una o dos hojas en desarrollo pueden estar ya en crecimiento a partir del epicótilo.

44.4 ¿CÓMO GERMINAN Y CRECEN LAS SEMILLAS?

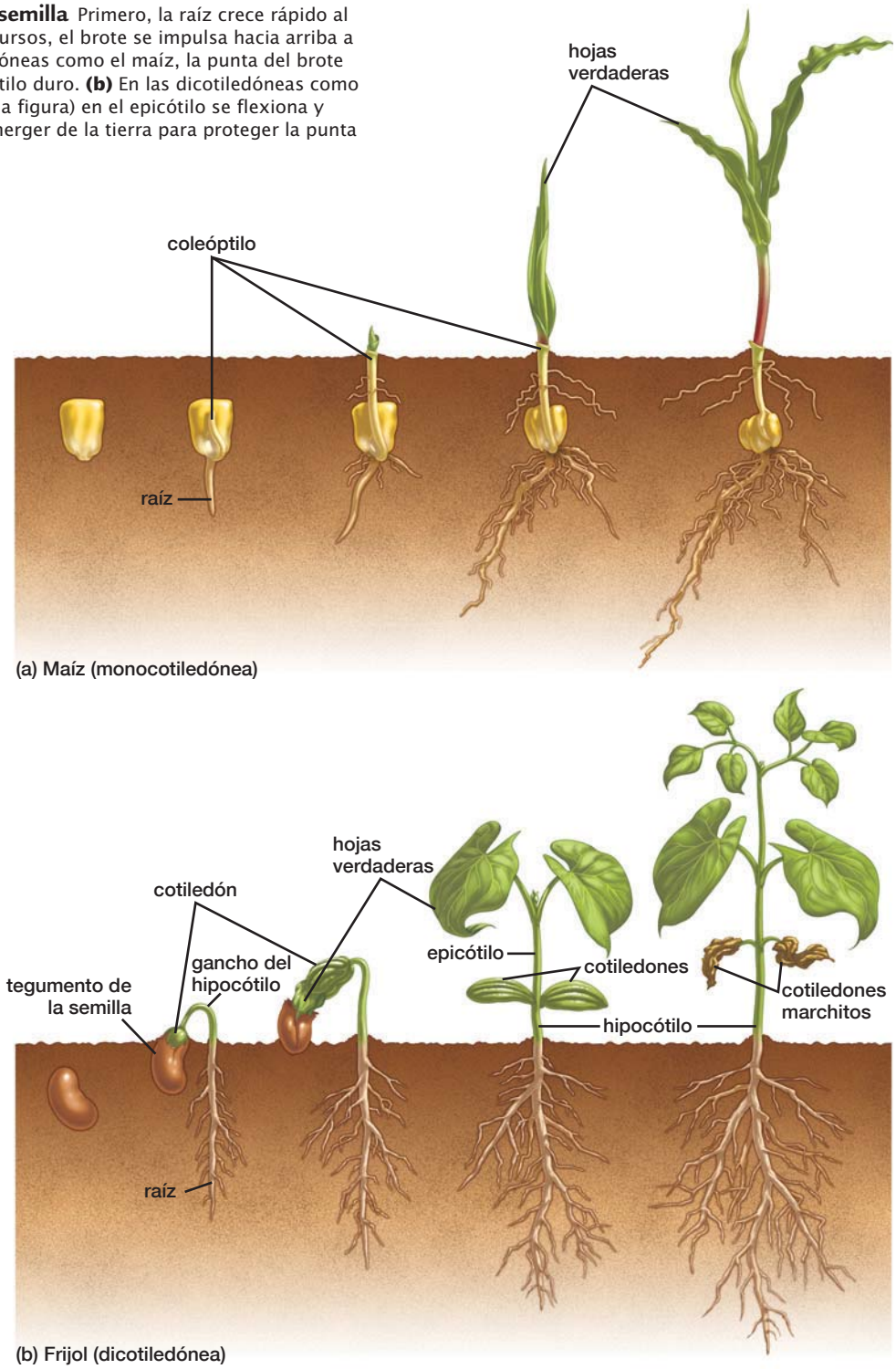
La **germinación**, a menudo llamada *brote*, ocurre cuando la planta embrionaria en el interior de una semilla crece, sale de la semilla y forma una plántula. Las semillas necesitan calor y humedad para germinar. Pero incluso bajo condiciones ideales, muchas semillas con una maduración reciente no germinan de inmediato. En vez de eso, entran a un periodo de **latencia** durante el cual no germinan. Las semillas inactivas por lo común pueden resistir condiciones ambientales adversas, como congelamiento y sequías.

El periodo de latencia de la semilla ayuda a asegurar la germinación en un momento apropiado

El estado de latencia de la semilla resuelve dos problemas. En primer lugar, impide que las semillas germinen en el interior de un fruto húmedo, evitando que un animal frugívoro pueda consumir la planta emergente, o que la ataque el moho que crece en un fruto en descomposición. Incluso si sobrevivieran, las múltiples plántulas que germinaran en el interior de un fruto crecerían en un racimo denso, compitiendo entre sí por los nutrimentos y la luz. En segundo lugar, las condiciones ambientales que son adecuadas para la germinación de las plántulas (como calor y humedad) pueden no coincidir con las condiciones que permiten que la plántula sobre-

viva y madure. Por ejemplo, las semillas en climas templados (en donde hay cuatro estaciones distintas) maduran a finales del verano y se enfrentan al duro invierno que está por llegar. La mayoría no germina durante el clima benigno del otoño. En vez de eso, las semillas permanecen inactivas a lo largo tanto del otoño como del invierno, de esta manera los embriones evitan congelarse como brotes tiernos. La germinación por lo común ocurre la siguiente primavera. En las regiones tropicales cálidas y húmedas, en donde las condiciones ambientales son apropiadas para la germinación a todo lo largo del año, la latencia de la semilla es mucho menos común.

Muchas especies de plantas tienen requerimientos especiales (además de calor y agua) para la germinación de la semilla, los cuales están delicadamente ajustados al ambiente nativo de la planta y a los mecanismos que utiliza para la diseminación. Los tres requerimientos más comunes para interrumpir la latencia de la semilla son:



▶ **FIGURA 44-11 Germinación de la semilla** Primero, la raíz crece rápido al absorber agua y minerales. Con estos recursos, el brote se impulsa hacia arriba a través de la tierra. **(a)** En las monocotiledóneas como el maíz, la punta del brote está protegida en el interior de un coleóptilo duro. **(b)** En las dicotiledóneas como el frijol, el hipocótilo (que se muestra en la figura) en el epicótilo se flexiona y forma un gancho que es el primero en emerger de la tierra para proteger la punta del brote.

- **Desecación** Las semillas que requieren una desecación tienden a diseminarse por medio de animales frugívoros que no son capaces de digerir las semillas. Éstas se excretan y exponen al aire, en donde se secan. Más adelante, cuando los niveles de temperatura y humedad son favorables, germinan.
- **Exposición al frío** Las semillas de muchas plantas de climas templados y árticos no germinarán a menos que estén expuestas a temperaturas bajo cero durante un tiempo prolongado, seguidas de suficiente calor y humedad. Esto asegura que las semillas que se liberan durante un clima otoñal benigno no germinen de inmediato. El requerimiento de un lapso de frío considerable impide que germinen antes de la siguiente primavera.
- **Ruptura del tegumento de la semilla** El tegumento de la semilla podría necesitar aclimatarse o digerirse parcialmente antes de que pueda ocurrir la germinación. Algunos tegumentos contienen sustancias químicas que inhiben la germinación. Por ejemplo, en los desiertos pueden transcurrir años sin agua suficiente para que la planta complete su ciclo de vida. Los tegumentos de las semillas de muchas plantas desérticas tienen sustancias químicas solubles en agua que inhiben la germinación y sólo una lluvia intensa puede eliminar la cantidad de inhibidores suficiente como para permitir que broten las plantas.

Durante la germinación, la semilla emerge primero, seguida del brote

Durante la germinación el embrión absorbe agua, lo que hace que se hinche y se rompa el tegumento de su semilla. La raíz por lo común es la primera en salir y crece con rapidez, al absorber agua y minerales de la tierra (FIGURA 44-11). Gran parte del agua se transporta al brote, en donde la célula se alarga y empuja hacia arriba a través de la tierra y hacia la luz.

La energía para la germinación por lo común proviene del endospermo de la semilla. Cabe recordar que las semillas monocotiledóneas retienen la mayor parte de su endospermo hasta la germinación. Durante ésta, el cotiledón digiere al endospermo; de esta manera absorbe sus nutrimentos y los transfiere al embrión en crecimiento. En las semillas dicotiledóneas, los cotiledones absorben la mayor parte del endospermo mucho antes de la germinación, de manera que los cotiledones sólo transfieren esos nutrimentos al embrión a medida que ocurre la germinación.

La mayoría de las semillas se encuentra un tanto al interior del suelo, por lo que el embrión (en especial sus meristemos apicales) debe estar protegido del daño causado por las partículas cortantes de la tierra durante la germinación. El meristemo apical de la punta de la raíz cuenta con una cofia que lo protege a todo lo largo de la vida de la planta (*véase* la figura 43-13). Sin embargo, las raíces están debajo del suelo sólo durante un tiempo breve durante la germinación, de manera que necesitan una protección temporal. En las monocotiledóneas, el coleóptilo envuelve la punta del brote como un guante alrededor de un dedo (FIGURA 44-11a) y hace a un lado las partículas de tierra a medida que crece la punta. Una vez que ésta sale al aire, el coleóptilo se degenera y así permite que emerja el brote. El cotiledón se queda bajo tierra en los restos de la semilla.

En las dicotiledóneas, que carecen de coleóptilos, el brote forma un gancho en el epicótilo o el hipocótilo (FIGURA 44-11b). La curva del gancho, cubierta por células con paredes celulares gruesas, se abre paso a través del suelo; de esta manera abre el camino para el meristemo apical (que apunta hacia abajo) y sus nuevas hojas delicadas. En las dicotiledóneas con ganchos hipocótilos, como los frijoles y la calabaza, el brote alargado transporta a los cotiledones fuera del suelo y hacia el aire. Estos cotiledones arriba del suelo por lo común se vuelven verdes y fotosintéticos, y transfieren al brote tanto el alimento que se almacenó antes como los carbohidratos recién sintetizados (FIGURA 44-12). Con el tiempo, los cotiledones se marchitan. En las dicotiledóneas con ganchos del epicótilo, los cotiledones permanecen debajo del suelo hasta resecarse luego de que el embrión absorbió su alimento almacenado. En todas las dicotiledóneas, el brote se endereza después de que brota; orienta sus verdaderas hojas hacia la luz del Sol y atraviesa por un crecimiento primario, como se vio en el capítulo 43.

▲ **FIGURA 44-12 Los cotiledones nutren a la planta en desarrollo** En algunas dicotiledóneas, como la calabacita que se muestra aquí, los cotiledones emergen del suelo, se expanden y fotosintetizan. La primera hoja verdadera (la hoja central rugosa) se desarrolla un poco después. Con el tiempo, los cotiledones se marchitan.

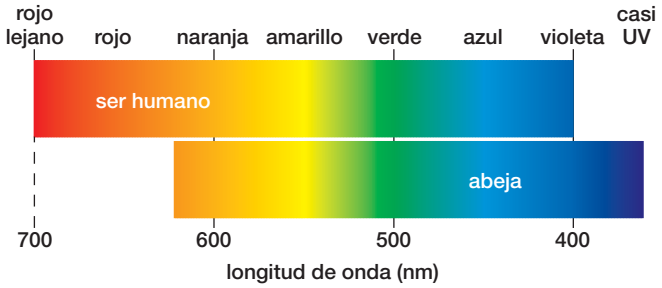
44.5 ¿EN QUÉ FORMA INTERACTÚAN LAS PLANTAS Y SUS POLINIZADORES?

Las plantas y sus polinizadores comparten una evolución conjunta; es decir, cada uno actúa como un agente de la selección natural sobre el otro. Las flores polinizadas por animales desarrollan características que atraen a los polinizadores útiles y frustran a los visitantes indeseados que se podrían comer el néctar o el polen sin fecundar la flor. Los polinizadores desarrollaron sentidos y comportamientos que los ayudan a localizar y a identificar a las flores nutritivas, así como a extraer el néctar o el polen. Las flores que se polinizan por medio de animales se pueden agrupar en alrededor de tres categorías, según los beneficios, reales o percibidos, que les ofrecen a los polinizadores potenciales: alimento, sexo o un cunero.

Algunas flores proporcionan alimento para los polinizadores

Muchas flores proporcionan alimento para los animales merodeadores como escarabajos, abejas, polillas, mariposas o colibríes. A su vez, los animales distribuyen sin querer el polen de flor en flor. La mayoría de los polinizadores que vuelan localizan a las flores desde la distancia, debido a que los colores de éstas contrastan con la masa de hojas verdes que las rodean. Por consiguiente, los colores de las flores tendieron a coevolucionar para igualar la visión de color de sus polinizadores.

Por ejemplo, las abejas tienen una buena visión del color, pero no ven la misma gama de colores que los seres humanos (FIGURA 44-13). Por lo común, las abejas no perciben el rojo como



(a) Una comparación de la visión del color en los seres humanos y las abejas

visión humana visión de las abejas

(b) Los patrones de color de la flor vistos por los seres humanos y las abejas

▲ **FIGURA 44-13 Los patrones ultravioleta guían a las abejas hacia el néctar** **(a)** Los espectros de la visión del color para los seres humanos y las abejas se traslapan en gran medida, pero no son idénticos. Los seres humanos (arriba) son sensibles al rojo, el cual no perciben las abejas (abajo); las abejas pueden ver una luz casi UV, que es invisible al ojo humano. **(b)** Muchas flores fotografiadas (izquierda) bajo una luz del día ordinaria y (derecha) bajo luz UV muestran notables diferencias en los patrones de color. Las abejas pueden ver los patrones UV que al parecer las dirigen hacia el centro de la flor, que contiene el néctar y el polen.

un color distinto, pero pueden ver la luz ultravioleta (UV). Las flores polinizadas por abejas se deben ver de colores brillantes *para una abeja*, de manera que esas flores por lo común son blancas, azules, amarillas o naranjas. Muchas tienen marcas que reflejan la luz UV, entre ellas, manchas centrales o líneas que apuntan hacia el centro. También se les debe a las abejas que la mayoría de las flores tenga un aroma dulce, debido a que los olores "florales" atraen a estos polinizadores.

Las flores polinizadas por abejas tienen adaptaciones estructurales que ayudan a asegurar la transferencia del polen. Por ejemplo, en la flor escoba escocesa, el néctar se forma en una hendidura entre los pétalos que lo rodean. En las flores recién abiertas, los estambres cargados de polen sobresalen de la hendidura. Cuando una abeja visita a una flor joven, los estambres emergen y salpican polen en su espalda a medida que el peso de la abeja dobla los pétalos hacia abajo (**FIGURA 44-14**). En las flores más viejas, el estigma del carpelo se alarga y empuja el estigma pegajoso a través de la hendidura; por consiguiente, cuando una abeja cubierta de polen sondea en busca del néctar, deja el polen en el estigma.

Muchas flores adaptadas para la polinización por polillas y mariposas tienen unos tubos llenos de néctar en los que pueden entrar las largas lenguas de estos insectos. Las flores cuya polinización la realizan polillas que vuelan de noche se abren sólo al anochecer. La mayoría de ellas son blancas, lo que las hace más visibles en la oscuridad. Algunas también despiden un olor intenso a almizcle que atrae a las polillas. Las flores que polinizan los murciélagos por lo común también son blancas y se abren por la noche. Los escarabajos y las moscas a menudo se alimentan de desperdicios animales o carroña, de manera que las flores en cuya polinización intervienen los escarabajos y las moscas expiden un olor a estiércol o carne en descomposición. Estas flores engañan a sus polinizadores al despedir un olor semejante a carne en descomposición, rica en nutrimentos, pero sin ofrecer ningún alimento. Algunas de esas flores, como la "flor cadáver", también se calientan. El calor atrae a los polinizadores y sin duda ayuda a difundir los fétidos aromas de la flor.

Los colibríes son unos de los pocos polinizadores vertebrados importantes (**FIGURA 44.15a**), aun cuando algunos mamíferos también son polinizadores (**FIGURA 44-15b**). Debido a que

Estudio de caso continuación

A algunos les agradan calientes ¡y malolientes!

¿Cómo se calientan las flores cadáver? Tienen mecanismos especiales para desconectar la respiración celular de la síntesis de ATP. En la mayoría de las células, la respiración celular utiliza alrededor de 40% de la energía en la glucosa para sintetizar el ATP y el resto se despide como calor (*véase* la página 128). Las flores calientes, por otra parte, sintetizan muy poco ATP; en vez de eso, toda la energía de la glucosa se libera como calor, lo que hace que la flor se caliente.

▶ **FIGURA 44-14 "Polinización" de un polinizador** **(a)** En las flores escoba escocesa, la abeja encuentra el néctar cerca de la unión de los pétalos superiores e inferiores. **(b)** El peso de la abeja dobla los pétalos inferiores hacia abajo, lo que hace que los estambres cargados de polen surjan y cubran el velludo dorso de la abeja con polen. La abeja transportará el polen a otras flores escoba escocesas y dejará algo en sus estigmas.

(a) Una abeja en una flor escoba escocesa

(b) La flor deposita polen en la abeja

(a) Colibrí

(b) Zarigüeya mielera

◀ **FIGURA 44-15 Polinizadores vertebrados (a)** Un colibrí se alimenta en una flor trompeta roja, flor que presenta un tubo alargado y angosto que asegura un mejor contacto de las anteras con la cabeza y frente del colibrí. **(b)** Cuando la zarigüeya mielera de Australia husmea en esta flor, el polen se adhiere a su hocico y sus bigotes. Una visita a otra flor transferirá el polen.

PREGUNTA ¿Por qué muchas plantas polinizadas por los colibríes desarrollan flores en forma de largos tubos delgados?

los colibríes tienen un sentido del olfato deficiente, las flores que éstos polinizan muy rara vez sintetizan sustancias químicas fragantes; sin embargo, a menudo producen más néctar que otras flores, pues los colibríes necesitan más energía que los insectos y prefieren a las flores que puedan proporcionarla. Las flores que polinizan los colibríes pueden tener una forma tubular profunda adecuada para los largos picos y lenguas de estas aves. Además, a menudo son rojas, un color atractivo para los colibríes pero que las abejas son incapaces de distinguirlo (*véase* la figura 44-13).

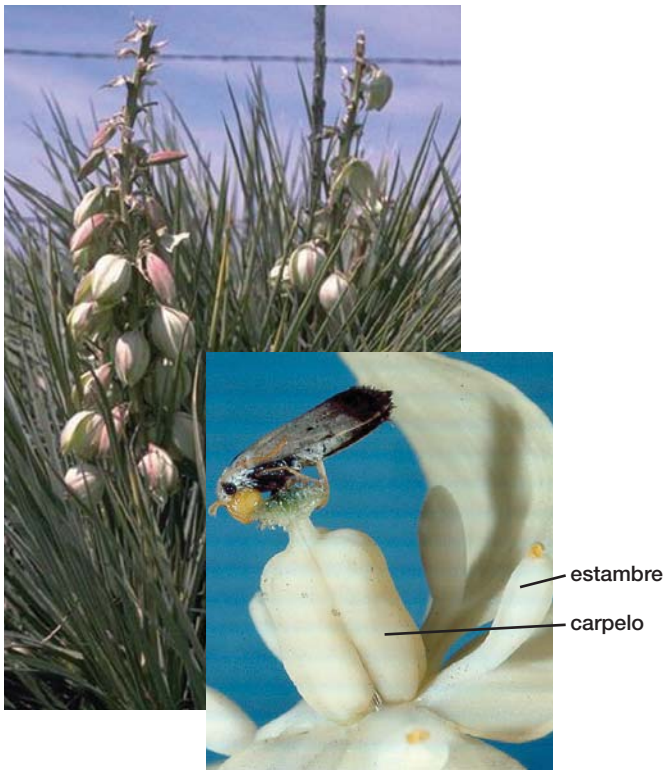
Algunas flores son señuelos para el apareamiento

Unas pocas plantas, en especial algunas orquídeas, se aprovechan del instinto de apareamiento y los comportamientos estereotipados de las avispas y las moscas macho. Esas flores de orquídea imitan a las avispas, las abejas o las moscas hembra tanto en su aroma (las orquídeas liberan un atrayente sexual similar al producido por los insectos hembra) como en su forma (**FIGURA 44-16**). Los machos se posan encima de esas "hembras" y tratan de copular, pero sólo obtienen un paquete de polen a cambio de sus esfuerzos. A medida que repiten sus intentos sobre otras orquídeas de la misma especie, el paquete de polen se transfiere.

▲ **FIGURA 44-16 El engaño sexual promueve la polinización** Este zángano trata de copular con una flor de orquídea. El resultado es una reproducción exitosa ¡de la orquídea, no del zángano!

Algunas flores proporcionan cuneros para los polinizadores

Tal vez las relaciones más elaboradas entre las plantas y los polinizadores ocurren en unos pocos casos en los cuales los insectos fecundan una flor y después depositan sus huevos en el ovario de la flor. Este arreglo ocurre entre el algodoncillo y la chinche del algodoncillo, las higueras y ciertas avispas, y la yuca y la polilla de la yuca (**FIGURA 44-17**). Por ejemplo, los notables comportamientos de la polilla de la yuca resultan en la polinización de las yucas y en una alacena bien provista para su progenie. Una polilla hembra visita a una flor de yuca, recoge polen y forma con él una bola compacta. Lleva la bola de polen hasta otra flor de yuca, hace un agujero en la pared del ovario y deposita sus huevecillos en el interior del ovario. Después embarra la bola de polen sobre el estigma de la flor. Al polinizar a la yuca, la polilla se asegura de que la planta proporcionará un suministro de semillas en desarrollo para su prole de orugas. Debido a que las orugas sólo comen una fracción de las semillas, la yuca también se reproduce con éxito. La mutua adaptación de la yuca y la polilla de la yuca es tan completa que ninguna de ellas se puede reproducir sin la otra.



▲ **FIGURA 44-17 Una relación mutuamente dependiente** **(a)** Las yucas florecen a principios del verano. **(b)** Una polilla de la yuca deposita el polen en el estigma de una flor de yuca.

44.6 ¿CÓMO AYUDAN LOS FRUTOS A DISEMINAR LAS SEMILLAS?

Una planta se beneficia si sus semillas se diseminan a una distancia suficiente como para que su progenie no compita con ella por la luz y los nutrimentos. Además, los depredadores de plantas, desde insectos hasta mamíferos, a menudo abundan en las cercanías de las plantas. Aun cuando el progenitor puede ser capaz de soportar algún mal trato, es probable que una plántula muera. Por último, las especies de plantas serán más exitosas y se propagarán más si por lo menos en ocasiones diseminan sus semillas hacia hábitats distantes. En las plantas que dan flores, los frutos utilizan una fascinante variedad de mecanismos para diseminar las semillas.

Los frutos explosivos disparan las semillas

Algunas plantas desarrollan frutos explosivos que disparan las semillas lejos de la planta progenitora. Los muérdagos enanos, parásitos comunes de los árboles, producen frutos que expulsan semillas pegajosas a más de 20 metros. Si una semilla golpea un árbol cercano, se adhiere a la corteza y germina al tiempo que envía fibras semejantes a raíces hacia los tejidos vasculares de su anfitrión, de donde extrae su alimento. Debido a que el sitio apropiado para la germinación de un muérdago no es el suelo, sino una rama de árbol, disparar las semillas en vez de dejarlas caer obviamente es útil. Otras plantas con frutos explosivos incluyen la balsamina o hierba de Santa Catalina, el hamamelis y el pepino silvestre.

(a) Frutos del diente de león

(b) Frutos del maple

▲ **FIGURA 44-18 Frutos que se diseminan por medio del viento** **(a)** Los frutos del diente de león tienen pelusas filamentosas que las brisas atrapan. **(b)** Los frutos del maple se asemejan a helicópteros planeados en miniatura, los cuales remolinean al alejarse del árbol.

EJERCICIO Para ver cómo ayudan las alas a diseminar la semilla, toma dos frutos de maple y quítale el ala a uno. Sostén ambos por encima de tu cabeza y déjelos caer. Compara en dónde caen. Intenta esto tanto en un día calmado como en uno ventoso.

Los frutos de peso ligero suelen transportarse por medio del viento

Los dientes de león, el algodoncillo y los maples producen frutos de peso ligero con grandes superficies que atrapan el viento. Cada penacho peludo en un diente de león es un fruto separado que tiene una sola semilla pequeña que puede viajar varios kilómetros si los vientos cooperan (**FIGURA 44-18a**). En contraste, el ala única del fruto del maple hace que su semilla gire como una hélice a medida que cae, y por lo regular la lleva a pocos metros de su árbol progenitor (**FIGURA 44-18b**).

Los frutos flotantes permiten la diseminación en el agua

Muchos frutos pueden flotar en el agua durante algún tiempo, y así logran transportarse en arroyos o ríos, aunque éste no sea su método principal de diseminación. Sin embargo, el fruto del cocotero es un campeón flotador. Redondo, vigoroso y a prueba de agua, el coco cae de su palmera progenitora, a menudo cerca de una playa arenosa. Puede germinar en ese lugar o llegar con las olas hacia el mar y flotar durante semanas o meses, hasta tocar tierra en alguna isla distante (**FIGURA 44-19**). Allí es posible que germine y que de esta manera establezca una nueva colonia de cocoteros en donde antes no existía ninguna.

Los animales diseminan los frutos pegajosos o comestibles

La bardana, el trébol espinoso, el rabo de zorra y la maravilla se adhieren al pelaje de los animales (o a la ropa de los seres humanos) con púas, ganchos, espinas o pelos adhesivos (**FIGURA 44-20**). La planta progenitora sujeta con poca fuerza a su fruto maduro, de manera que incluso el más leve contacto con un pelaje desprende a

▲ **FIGURA 44-19 Fruto que se disemina por medio del agua** Este coco tal vez llegó a la playa después de una larga jornada en el mar. La "carne" del coco y la "leche" del mismo son dos tipos diferentes de endospermos. Es probable que el tamaño grande y las masivas reservas de alimento de los cocos sean adaptaciones para la germinación y el crecimiento exitosos en playas estériles y arenosas.

PREGUNTA Aun cuando muchos frutos pueden flotar, ¿por qué el agua muy rara vez es su principal método de diseminación?

éste de la planta y hace que se quede pegado al animal. Algunos de esos frutos se caen más adelante a medida que el animal se rueda en el suelo, se frota contra objetos, se acicala o cambia de piel.

A diferencia de esos frutos que se hacen transportar, los frutos comestibles benefician tanto a la planta como al animal

▲ **FIGURA 44-20 El fruto ajonjera utiliza espinas con ganchos para viajar gratis en animales peludos** Este bisonte dispersará en algún otro lugar a las ajonjeras, lejos de la planta progenitora.

▲ **FIGURA 44-21 Los colores de los frutos maduros atraen a los animales** El fruto rojo de una frambuesa atrajo a un esplendoroso quetzal en Costa Rica. Sólo los frutos maduros que contienen semillas maduras son dulces y de colores brillantes, lo cual atrae a los animales que se alimentan de ellos y diseminan sus semillas.

diseminador. La planta almacena carbohidratos como la glucosa, fructosa, almidón y sabores atractivos en un fruto carnoso que rodea a las semillas, lo cual incita a los animales hambrientos (**FIGURA 44-21**). Algunos frutos comestibles (entre ellos, los duraznos, las ciruelas y los aguacates) contienen semillas grandes y duras que los animales por lo común no comen. Otros frutos (como zarzamoras, frambuesas, fresas, jitomates y pimientos) tienen semillas pequeñas que los animales degluten; esas semillas se excretan con el tiempo sin sufrir ningún daño (*véase* el apartado "Guardián de la Tierra: Polinizadores, diseminadores de semilla y arreglo del ecosistema" en la página 874). Algunas semillas tienen tegumentos que deben rasparse o debilitarse mediante el paso por el aparato digestivo de un animal antes de que germinen. Además de conseguir transportarse lejos de su planta progenitora, una semilla que se traga y se excreta se beneficia de otra manera: ¡recibe su propio suministro de fertilizante!

A menudo es importante que el tipo adecuado de animal se coma el fruto y las semillas. Por ejemplo, un estudiante graduado que estudiaba las semillas del chile encontró que la sensación picante desanima a los mamíferos locales que podrían comer el fruto, pero no a las aves, que son insensibles a él. Además, descubrió que los sistemas digestivos de los mamíferos destruyen las semillas de chile, pero que aquellas que pasan por el aparato digestivo de las aves germinan a una tasa tres veces mayor que las que simplemente caen al suelo.

Estudio de caso otro vistazo

A algunos les agradan calientes ¡y malolientes!

La flor cadáver, la flor de la estrella de mar, el lirio cadáver maloliente y el yaro del caballo muerto tienen como animales polinizadores a los escarabajos y moscas amantes de la carroña. Los análisis químicos demuestran que el yaro del caballo muerto produce algunas de las mismas sustancias químicas pútridas que producen los cadáveres en descomposición. Las moscas y los escarabajos no pueden distinguir la diferencia. Lo que es más, los cadáveres en descomposición se calientan, un producto secundario del metabolismo de las bacterias que degradan la carne. La producción de calor probablemente es otro aspecto de la imitación de un cadáver; los experimentos demuestran que las moscas prefieren a las flores cálidas y olorosas que a las frías que también son olorosas.

El yaro del caballo muerto tiene una florescencia sofisticada que asegura no sólo la polinización, sino la polinización cruzada. Su floración consiste en numerosas flores femeninas y masculinas separadas contenidas en una cámara. Las flores femeninas prosperan el primer día que florece la planta; es entonces cuando la planta emite su olor pútrido y se calienta. Dado que les atrae el olor y el calor, las moscas penetran en la cámara. Las espinas en la entrada les impiden volver a salir. A medida que se mueven con torpeza en la cámara, las moscas bañan a las flores femeninas con el polen que recolectaron durante una visita anterior a otro yaro. Para la mañana siguiente, las flores femeninas ya están marchitas, las espinas se colapsaron, la flor ya no huele y las flores masculinas ahora están maduras. A medida que las moscas salen de la cámara, las flores masculinas las rocían de polen. Más adelante, algunas de esas mismas moscas caerán en el engaño de otros yaros del caballo muerto, que también las polinizarán.

La flor cadáver y el yaro del caballo muerto parecen no ofrecer ninguna recompensa a cambio de la polinización. Sin embargo, éste no siempre es el caso. Muchas especies de filodendro, plantas que se encuentran en las selvas tropicales y en los hogares de muchas personas, producen flores calientes (hasta de 45 °C para algunas especies) con aromas suaves y agradables. Las flores de algunas especies sirven como salas de orgía cálidas y acogedoras para los escarabajos, que se arrastran hacia la flor y pasan la noche apareándose (**FIGURA 44-22**). Los escarabajos sólo utilizan la mitad de la energía en una flor de filodendro de la que utilizarían en el aire fresco de la noche en el exterior. Los escarabajos también se alimentan del polen o de otras partes de la flor. Por consiguiente, los filodendros les ofrecen a los escarabajos recompensas reales a cambio de sus servicios como polinizadores.

Considera esto

Las flores que producen calor son raras y muchas son miembros de antiguos grupos evolutivos. Algunos botánicos ofrecen la hipótesis de que el calor fue una primera innovación para atraer a los escarabajos polinizadores. Hoy día, la mayoría de las plantas producen flores de "comida rápida": les proporcionan a sus polinizadores un sorbo de néctar y después los dejan seguir su camino con una capa de polen. Compara las estrategias de polinización que utilizan el yaro del caballo muerto y el filodendro con las flores más comunes de "comida rápida". Plantea razones evolutivas por las cuales las flores de "comida rápida" predominan en la actualidad.

(a) Una flor de filodendro recién abierta **(b) Los escarabajos trepan a una flor de filodendro**

▲ **FIGURA 44-22 Una orgía de escarabajos** **(a)** Esta flor de filodendro produce aroma en el primer día que florece. **(b)** Después se calienta para atraer a los escarabajos que se congregan, comen, se aparean y conservan la energía en la flor caliente.

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

44.1 ¿Cómo se reproducen las plantas?

El ciclo de vida sexual de las plantas, llamado alternancia de generaciones, incluye tanto una forma diploide multicelular (de la generación de los esporofitos) como una forma haploide multicelular (de la generación de los gametofitos). La división meiótica en las células del esporofito diploide produce esporas haploides. Las esporas atraviesan por una división celular mitótica para producir la generación de gametofitos haploides. Las células reproductivas del gametofito se diferencian en espermatozoides y óvulos, los cuales se fusionan para producir un cigoto diploide. La división celular mitótica de la célula da origen a otra generación de esporofitos. En los musgos y las hepáticas, el gametofito es la etapa dominante; el esporofito se desarrolla en el gametofito y nunca vive de manera independiente. En los helechos, el esporofito es la etapa dominante; tanto el gametofito como el esporofito son estructuras independientes. En las gimnospermas y las angiospermas, el esporofito es la etapa dominante; los gametofitos son muy pequeños y nunca viven de modo independiente.

44.2 ¿Cuál es la función y la estructura de la flor?

Las flores completas constan de cuatro partes: sépalos, pétalos, estambres (estructuras reproductivas masculinas) y carpelos (estructuras reproductivas femeninas). Los sépalos de la cubierta externa de la flor florecen. La mayoría de los pétalos (y en ocasiones los sépalos) son de colores brillantes y atraen a los polinizados hacia la flor. El estambre se compone de un filamento que lleva una antera, en la cual de desarrolla el polen. El carpelo consiste en el ovario, en el cual se desarrollan uno o más gametofitos femeninos y un estilo que tiene un estigma pegajoso al cual se adhiere el polen durante la polinización. La mayoría de las flores se polinizan por medio de animales y tienen pétalos coloridos y a menudo perfumados. En

algunas flores su polinización se lleva a cabo por medio del viento; por lo común son pequeñas, con anteras prominentes, pero a menudo carecen de pétalos.

El gametofito masculino de las plantas con flores es el grano de polen. La célula diploide madre de la megaspora atraviesa por una división celular meiótica para producir cuatro microsporas haploides, cada una de las cuales realiza una división celular mitótica para formar el grano de polen. El grano de polen inmaduro consta de una célula del tubo y una célula generativa que más adelante se dividirán para producir dos gametos masculinos.

El gametofito femenino se desarrolla dentro de los óvulos del ovario. Una célula madre diploide de megaspora atraviesa por una división celular meiótica para formar cuatro megasporas haploides. Tres se degeneran y la cuarta atraviesa por divisiones mitóticas para producir los ocho núcleos del gametofito femenino. Una de ellas se convierte en el óvulo, otra en una célula central grande con dos núcleos, y el resto se degenera.

Cuando un grano de polen se posa en un estigma, su célula del tubo crece formando el tubo polínico a través del estilo hasta el gametofito femenino. Los dos espermatozoides viajan hasta el estilo dentro del tubo polínico, que con el tiempo entra al gametofito femenino. Un espermatozoide se fusiona con el óvulo para formar un cigoto diploide, que dará origen al embrión. El otro espermatozoide se fusiona con los dos núcleos de la célula central, lo cual produce una célula triploide que dará origen al endospermo, un tejido de almacenamiento de alimento dentro de la semilla.

44.3 ¿Cómo se desarrollan los frutos y las semillas?

La función del fruto es diseminar las semillas. Un fruto es un ovario maduro, a menudo con contribuciones de otras partes de la flor. Las semillas se desarrollan a partir de los óvulos. Los integumentos de los óvulos forman una capa protectora de la semilla. Dentro de la cubierta, una semilla contiene un embrión que se compone de un eje, con una raíz y un brote embrionarios: el cotiledón (uno en las monocotiledóneas, dos en las dicotiledóneas) y el endospermo (que almacena el alimento).

44.4 ¿Cómo germinan y crecen las semillas?

La germinación de las semillas requiere calor y humedad. La energía para la germinación proviene del alimento que se almacena en el endospermo y que los cotiledones transfieren al embrión. Las semillas pueden permanecer en estado de latencia durante algún tiempo después de la maduración del fruto, en particular en climas templados. Para que se interrumpa el estado de latencia y germinen, algunas semillas requieren desecación, exposición al frío o ruptura de su tegumento. La raíz primero emerge de la semilla que germina, y absorbe el agua y los nutrimentos que se transportan al brote. Los brotes monocotiledóneos se protegen con un coleóptilo que cubre la punta del brote durante la germinación, mientras que los dicotiledóneos forman ganchos en el epicótilo o el hipocótilo que aflojan la tierra y protegen la delicada punta del brote.

44.5 ¿Cómo interactúan las plantas y sus polinizadores?

Las plantas y sus polinizadores animales evolucionaron juntos al actuar como agentes de la selección natural unos sobre otros. Las flores atraen a los animales con aroma, alimento (como el néctar), colores y formas apropiados que las hacen visibles y accesibles a sus polinizadores. Algunas flores engañan a los polinizadores, pues atraen a los insectos con aromas propios de su alimento o la forma de una pareja. Algunas plantas y sus polinizadores, como la planta de yuca y la polilla de la yuca, son totalmente dependientes una de la otra.

44.6 ¿Cómo ayudan los frutos a diseminar las semillas?

Los frutos diseminan sus semillas en muchas formas:

- Los frutos explosivos disparan sus semillas lejos de la planta progenitora.
- El viento transporta a los frutos de peso ligero.
- El agua disemina a los frutos flotantes.
- Los frutos adhesivos de pegan a los animales.
- Los animales se comen los frutos comestibles, con poco o ningún daño para las semillas.

Términos clave

alternancia de generaciones *866*
antera *869*
carpelo *869*
célula del tubo *871*
célula generativa *871*
célula madre de las megasporas *871*
célula madre de las microsporas *870*
cigoto *866*
coleóptilo *875*
cotiledón *875*
doble fecundación *873*
endospermo *873*
epicótilo *875*
espora *866*
esporofito *866*
estambre *869*
estigma *869*
estilo *869*
filamento *869*
flor *868*
flor completa *868*
flor imperfecta *870*
flor incompleta *870*
fruto *869*
gametofito *866*
germinación *875*
grano de polen *868*
hipocótilo *875*
integumento *871*
latencia *875*
megaspora *871*
microspora *870*
ovario *869*
óvulo *869, 871*
pétalo *869*
polinización *869*
semilla *869*
sépalo *869*
tegumento de la semilla *873*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. El ciclo de vida sexual de las plantas se llama _____. La generación diploide se llama: _____. Las células reproductivas en esta etapa del ciclo producen esporas por medio de _____ (tipo de división celular). Las esporas germinan para producir la generación haploide llamada _____.
2. En una planta con flores, el gametofito masculino es _____. Se forma en _____ de una flor. La polinización ocurre cuando el polen se deposita en _____ de una flor de la misma especie de planta. El grano de polen desarrolla un tubo polínico a través de _____ del carpelo hasta el ovario en la base del carpelo. El tubo polínico penetra en un óvulo a través de una abertura en _____ del óvulo.
3. La doble fecundación en las plantas con flores ocurre cuando un espermatozoide se fusiona con un óvulo para formar una célula diploide: _____. El otro espermatozoide se fusiona con los dos núcleos de la célula central del gametofito femenino. Esta célula triploide se dividirá mitóticamente para formar un órgano de almacenamiento de alimento llamado _____. Este alimento se transfiere al embrión de la planta en desarrollo por medio de estructuras llamadas _____.
4. El fruto de una planta con flores se forma del _____ de una flor, posiblemente con contribuciones adicionales de otras

partes de la flor. La semilla se forma del _____. El tegumento se desarrolla de la cubierta externa, o _____ de esta estructura.

5. _____ es la emergencia del embrión a partir de una semilla. Por lo común, _____ (la estructura del embrión) emerge primero. En las monocotiledóneas, el brote está protegido por una vaina llamada _____. En las dicotiledóneas un(a) _____ en el hipocótilo y el epicótilo protege al meristemo apical y a las hojas en desarrollo.

Preguntas de repaso

1. Elabora un diagrama de la vida sexual de las plantas. ¿Cuáles etapas son haploides y cuáles diploides? ¿En que etapa se forman los gametos?
2. Elabora un diagrama de una flor completa. ¿En dónde se forman los gametofitos masculinos y femeninos?
3. ¿Cómo se desarrolla un óvulo en el interior del gametofito femenino? ¿Cómo ocurre la doble fecundación?
4. ¿Qué es un grano de polen y cómo se forma?
5. ¿Cuáles son las partes de una semilla y en qué forma contribuye cada parte al desarrollo de una plántula?
6. Describe las características que esperarías encontrar en las flores cuyos agentes polinizadores son el viento, los escarabajos, las abejas y los colibríes, respectivamente.
7. ¿Qué es el endospermo? ¿De cuál célula del gametofito femenino se deriva? ¿El endospermo suele ser más abundante en la semilla madura de una dicotiledónea, o de una monocotiledónea?
8. Describe tres mecanismos mediante los cuales la latencia de la semilla se divide en diferentes tipos de semillas. ¿En qué forma se relacionan esos mecanismos con el ambiente típico de una planta?
9. ¿En qué forma las delicadas plántulas monocotiledóneas y dicotiledóneas protegen la delicada punta del brote durante la germinación de la semilla?
10. Describe tres tipos de frutos y los mecanismos mediante los cuales las estructuras de esos frutos ayudan a diseminar sus semillas.

Aplicación de conceptos

1. Un amigo te da algunas semillas para que las cultives en el jardín, y al plantar algunas, no sucede nada. ¿Cómo podrías intentar que germinaran las semillas?
2. En una ocasión Charles Darwin describió una flor que producía néctar en la parte inferior de un tubo de casi 30 centímetros de profundidad. Predijo que debería haber una polilla u otro animal con una "lengua" de 30 centímetros de largo. Tenía razón; es una polilla. Tal especialización con seguridad significa que esa flor en particular sólo la puede polinizar una polilla específica. ¿Cuáles son las ventajas y desventajas de esa especialización?
3. Muchas plantas que llamamos *hierbas* fueron traídas de otro continente, ya sea de modo accidental o deliberado. En su nuevo ambiente, tienen pocos competidores o depredadores animales, de manera que tienden a crecer en números tan grandes que desplazan a las plantas nativas. Piensa en varias formas en las cuales los seres humanos se involucran en la propagación de plantas. ¿Hasta qué grado crees que los seres humanos están involucrados en el cambio de la distribución de las plantas? ¿En qué forma este cambio es útil para los seres humanos? ¿En qué sentido implica una desventaja?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Respuestas de las plantas al medio ambiente

Capítulo 45

▲ Una mosca entra en una Venus atrapamoscas.

Estudio de caso

Plantas depredadoras

EN UN PANTANO, las plantas están hambrientas, no de luz solar sino de nitrógeno. Los pantanos tienden a ser ácidos, y las condiciones de acidez no fomentan el crecimiento de bacterias fijadoras de nitrógeno, las cuales captan el nitrógeno de la atmósfera y lo transforman en una forma que las plantas pueden utilizar (*véase* la página 855). Sin embargo, el nitrógeno es abundante en las proteínas del cuerpo de los animales, y algunas plantas que viven en las ciénagas desarrollaron estilos de vida carnívoros para cubrir sus necesidades de este elemento.

En un pantano de Carolina del Sur, una mosca se posa en las hojas con forma de concha de una planta Venus atrapamoscas aparentemente inofensiva. De repente, las hojas se juntan y sus bordes con púas forman una jaula que atrapa al desprevenido insecto. Durante la siguiente semana más o menos, las enzimas digieren las proteínas del cuerpo de la mosca, y la hoja absorbe las moléculas que contienen nitrógeno antes de que la trampa vuelva a abrirse para atraer a su próxima presa.

Cerca de ese lugar, un neuróptero se posa sobre unos tallos en los que hay unas gotitas que parecen de rocío y que brillan bajo la luz del Sol, sólo para tener que luchar sin esperanza en una masa pegajosa que secretó una hoja de la planta carnívora rocío de sol (*véase* la figura 45-15). Su lucha estimula a dicha planta, la cual secreta un cóctel de enzimas estimulantes en la sustancia pegajosa. Estas enzimas degradan en poco tiempo el cuerpo del insecto, y las hojas absorben los compuestos de nitrógeno que se liberan.

Debajo de la superficie del pantano se desarrolla otro drama. Una planta utricularia deja caer en el agua cientos de cámaras en forma de pera (*véase* la figura 45-16). Cada una está sellada con una trampa hermética al agua cuyo borde inferior tiene cerdas. Una diminuta pulga de agua (relacionada con el camarón, pero apenas visible para el ojo humano) nada por ahí y roza los pelos de la planta. En una sexagésima de segundo, la cámara succiona al animal.

¿De qué manera estas plantas depredadoras detectan a su presa y luego se mueven con la rapidez suficiente para atraparla? ¿En qué forma las plantas más ordinarias reciben los estímulos ambientales y responden a ellos? En este capítulo encontrarás algunas respuestas.

De un vistazo

Estudio de caso Plantas depredadoras

45.1 ¿Cuáles son algunas de las principales hormonas de las plantas?

45.2 ¿Cómo regulan las hormonas los ciclos de vida de las plantas?

El ciclo de vida de las plantas comienza con una semilla
La auxina controla la orientación de los brotes
Guardián de la Tierra Donde hay humo, hay germinación
Investigación científica ¿Cómo se descubrieron las hormonas de las plantas?
La planta en crecimiento responde a las presiones del ambiente
La auxina y la citocinina controlan las ramificaciones del tallo y la raíz
Las plantas detectan y responden a la luz y la oscuridad
Las hormonas coordinan el desarrollo de semillas y frutos
La senescencia y el estado latente preparan la planta para el invierno

45.3 ¿Cómo se comunican las plantas y cómo atrapan a sus presas?

Las plantas pueden convocar a insectos "guardaespaldas" cuando son presas de un ataque
Estudio de caso continuación Plantas depredadoras
Las plantas se defienden cuando perciben un ataque
Las plantas heridas advierten a sus vecinas
Las plantas sensitivas reaccionan al tacto
Las plantas carnívoras rocío de sol y utricularia responden con rapidez ante sus presas
Estudio de caso otro vistazo Plantas depredadoras

45.1 ¿CUÁLES SON ALGUNAS DE LAS PRINCIPALES HORMONAS DE LAS PLANTAS?

Aunque las plantas parecen relativamente inertes, responden a su medio ambiente en formas avanzadas. Las plantas sienten y reaccionan a estímulos que incluyen tacto, gravedad, humedad, luz y duración del día. Al igual que los animales, las plantas producen **hormonas** (compuestos químicos que secretan ciertas células que se transportan a otras células, sobre las que ejercen efectos específicos) para transmitir mensajes dentro de su cuerpo. Las hormonas producen sus efectos al unirse a receptores específicos en células blanco e iniciar una serie de reacciones bioquímicas. Algunas hormonas se mueven a las células blanco cercanas; otras se transportan por medio de vasos, ya sean vasos sanguíneos en los animales o el xilema y el floema en las plantas. Las **hormonas de las plantas**, cuya producción a menudo ocurre en respuesta a estímulos ambientales, promueven el crecimiento, el desarrollo e incluso el envejecimiento de sus células blanco; es así que influyen en cada aspecto de sus ciclos de vida. Cada hormona de una planta puede dar lugar a una variedad de respuestas, según sea el tipo de célula que estimula, la etapa del ciclo de vida de la planta, la concentración de la hormona, la presencia y las concentraciones de otras hormonas, y la especie de la planta.

Este capítulo se concentra en seis tipos importantes de hormonas de las plantas que permanecen activas durante diversas etapas del ciclo de vida de la planta que florece: auxinas, giberelinas, citocininas, etileno, ácido abscísico y florígenos. Las auxinas, giberelinas y citocininas son familias de moléculas que comparten algunas propiedades químicas, mientras que las florígenos son un grupo de proteínas muy similares. En contraste, el etileno y el ácido abscísico no varían entre las plantas. Aquí se revisan en forma breve algunas de las funciones de las hormonas en la fisiología de las plantas (**Tabla 45-1**).

Tabla 45-1 Las principales hormonas de las plantas y sus funciones

Hormona	Algunos efectos importantes	Principales lugares de síntesis
Auxinas	Promueven el alargamiento celular en los brotes Inhiben el crecimiento de las yemas laterales (dominio apical) Promueven la ramificación de la raíz Controlan el fototropismo y el gravitropismo en brotes y raíces Estimulan el desarrollo del tejido vascular Estimulan el desarrollo de los frutos Retrasan la senescencia de hojas y frutos	Meristemo apical del brote
Giberelinas	Estimulan el alargamiento de los tallos al promover la división celular y el alargamiento de las células Estimulan el brote de botones, el florecimiento, el desarrollo de los frutos y la germinación de las semillas	Meristemo apical del brote Hojas jóvenes Embriones de la planta
Citocininas	Estimulan la división celular en toda la planta Estimulan el brote de las yemas laterales Inhiben la formación de ramificaciones en las raíces Retrasan la senescencia de hojas y flores	Meristemo apical de la raíz
Etileno	Promueve el crecimiento de tallos más cortos y gruesos en respuesta a la interrupción mecánica Estimula la maduración de algunos frutos Promueve la senescencia en las hojas Promueve la caída de hojas y frutos	Toda la planta, sobre todo durante situaciones de estrés y el envejecimiento
Ácido abscísico	Hace que los estomas se cierren Inhibe el crecimiento de los tallos y estimula el crecimiento de las raíces en respuesta a la sequía Mantiene el estado latente en yemas y semillas	Toda la planta
Florígeno	Estimula la floración en respuesta a la duración del día	Hojas maduras

Las **auxinas** promueven o inhiben el alargamiento en distintas células blanco. En el brote, las concentraciones altas de auxina hacen que las células se alarguen. En las raíces, los niveles bajos de auxina estimulan el alargamiento, mientras que las concentraciones ligeramente más altas lo inhiben. Al regular el alargamiento celular, la auxina hace que el brote se incline hacia la luz y la raíz hacia la fuerza de gravedad. La auxina inhibe el brote de las yemas laterales para formar ramas del tallo, pero estimula la ramificación de la raíz mediante el aumento de la división celular en las raíces laterales. La auxina también estimula la diferenciación de los tejidos vasculares (xilema y floema) en las partes de la planta de formación reciente. En la planta madura, la auxina estimula el desarrollo de frutos, y evita que tanto los frutos como las hojas caigan prematuramente. El sitio primario de la síntesis de la auxina es el meristemo apical del brote (la punta del brote en crecimiento); desde ahí, la auxina se transporta a todo el cuerpo de la planta. Parte de esta auxina también se sintetiza en hojas jóvenes, así como en semillas y embriones en desarrollo donde influye en el desarrollo y la germinación.

La auxina sintética (2,4-D) se usa en forma amplia para matar plantas dicotiledóneas mediante la interrupción del equilibrio entre la auxina y otras hormonas de la planta. Asimismo, se utiliza comercialmente para promover la formación de raíces en la poda de plantas, estimular el desarrollo de los frutos y demorar la caída de los mismos. La auxina fue la primera hormona de las plantas que se reconoció, como se describe en "Investigación científica: ¿Cómo se descubrieron las hormonas de las plantas?" en las páginas 890 y 891.

Las **giberelinas** se encuentran activas sobre todo en los brotes de las plantas. Promueven el alargamiento del tallo al aumentar tanto la división como el alargamiento celulares. Las giberelinas estimulan también el brote de las yemas, la floración, la producción y el desarrollo de frutos, y la germinación de las semillas. Las giberelinas se producen en el meristemo apical del brote, en las hojas jóvenes y en los embriones de las plantas dentro de las semillas.

Este tipo de hormona adquiere su nombre del hongo *Gibe-rella fujikuroi*, que provoca la enfermedad de bakanae en el arroz. Esta enfermedad estimula el crecimiento excepcionalmente alto de las plantas. En la década de 1930, los científicos aislaron del hongo las sustancias responsables de estimular el crecimiento de las plantas; ahora, éstas y otras moléculas similares se conocen como giberelinas.

Las **citocininas** promueven la división celular, que es necesaria para el crecimiento de todos los tejidos de la planta. El sitio principal de la síntesis de la citocinina se encuentra en los meristemos apicales, aunque también se genera en el brote. En las raíces, las citocininas inhiben la formación de ramas; sin embargo, en los brotes promueven la formación de éstas al estimular la división celular en los meristemos de las yemas laterales. Las citocininas propician la transportación de los nutrimentos en las hojas de la planta, lo que estimula la producción de clorofila y retrasa el envejecimiento. Comercialmente, la citocinina se rocía en las flores ya cortadas para mantenerlas frescas.

El **etileno** es una hormona de la planta poco común porque se trata de un gas. Se produce en la mayoría de los tejidos de las plantas, y su liberación ocurre en respuesta a una gran variedad de estímulos ambientales, con diversos efectos sobre sus células blanco. También se le reconoce como una "hormona de estrés" de la planta; es decir, los tejidos de la planta lo sintetizan para estimular cambios adaptativos como respuesta a las heridas, las inundaciones, la sequía y las temperaturas extremas. El etileno estimula también la formación de capas de abscisión de células débiles, que permiten que hojas, pétalos en flor y frutos caigan en los momentos apropiados del año. El etileno es mejor conocido y más valioso comercialmente por su habilidad para hacer que ciertos frutos maduren.

La función del etileno en la caída de las hojas fue lo que llevó a su descubrimiento. En la década de 1800, las lámparas de las calles de "gas carbón" se usaban con mucha frecuencia (el gas carbón es una mezcla de compuestos químicos inflamables volátiles que se capturan del carbón cocinado a altas temperaturas). La gente observó que las plantas que crecían cerca de los ductos de gas carbón con fugas perdían sus hojas prematuramente. En 1901, el botánico ruso Dimitri Neljubov, entonces estudiante de último año en la universidad, probó los componentes del gas carbón en las plantas y descubrió que el etileno era el ingrediente activo responsable de una variedad de cambios en su crecimiento.

El **ácido abscísico**, que se sintetiza en todos los tejidos de la planta, ayuda a que ésta soporte condiciones ambientales desfavorables. Como aprendiste en el capítulo 43, el ácido abscísico hace que los estomas se cierren cuando el agua es escasa (*véanse* las páginas 858-860). También promueve el crecimiento de la raíz e inhibe el crecimiento del tallo en condiciones de sequía. El ácido abscísico ayuda a mantener el estado latente en las semillas en momentos en que la germinación daría lugar a la muerte. El nombre "ácido abscísico" se basa en la hipótesis errónea de que provoca la abscisión de las hojas, que ahora se sabe, es una función del etileno.

Los **florígenos** (literalmente "productores de flores") son hormonas que se sintetizan en las hojas que controlan el momento de la floración en respuesta a las claves ambientales. Los florígenos son una familia de proteínas muy similares que viajan dentro del floema desde las hojas hasta el meristemo apical, donde inducen la floración. Los florígenos, que los fisiólogos han tratado de aislar durante 70 años, se descubrieron en 2007.

45.2 ¿CÓMO REGULAN LAS HORMONAS LOS CICLOS DE VIDA DE LAS PLANTAS?

El ciclo de vida de cada especie de planta es el resultado de una compleja interacción entre su información genética y su medio ambiente. Las hormonas proporcionan un enlace importante entre estos factores porque a menudo se producen en respuesta a los estímulos ambientales e influyen en la actividad de los genes. En las secciones siguientes se resumen los efectos de las hormonas más estudiadas en los ciclos de vida de las plantas.

El ciclo de vida de las plantas comienza con una semilla

El momento de la germinación de la semilla es crucial para garantizar que las nuevas plántulas tendrán el agua adecuada y las temperaturas apropiadas para sobrevivir. Dos hormonas desempeñan funciones importantes en la germinación de las semillas: el ácido abscísico y la giberelina.

El ácido abscísico mantiene el estado latente de las semillas

Aunque un día de otoño cálido ofrece las condiciones ideales para la germinación, las semillas de las plantas temporales permanecen en estado latente hasta la primavera siguiente. El ácido abscísico refuerza este estado al hacer más lento el metabolismo del embrión. De ahí que, antes de que la germinación pueda ocurrir, primero debe disminuir la cantidad de ácido abscísico dentro de la semilla. Por ejemplo, en las semillas de muchas plantas que deben sobrevi-

vir un invierno, es necesario que haya un periodo de temperaturas frías para la germinación. En estas plantas, el frío prolongado provoca una reducción en la cantidad de ácido abscísico en la semilla, lo cual prepara a la planta para que germine durante los cálidos días de primavera.

En los desiertos, donde la falta de agua es la principal amenaza a la supervivencia de las plántulas, algunas semillas tienen altos niveles de ácido abscísico en su recubrimiento. Una lluvia fuerte eliminará esta hormona, lo que permitirá la germinación en un momento en el que existe la humedad suficiente para el crecimiento; así, el desierto se cubrirá con flores silvestres durante un tiempo breve (**FIGURA 45-1**). En contraste, algunas plantas, en especial aquellas de los pastizales, chaparrales y ciertos bosques, requieren del fuego para germinar, como se describe en "Guardián de la Tierra: Donde hay humo, hay germinación".

La giberelina estimula la germinación

Los niveles en reducción de ácido abscísico y los niveles en aumento de giberelina permiten la germinación. La giberelina (la cual produce el embrión) activa los genes que codifican para las enzimas. Estas enzimas degradan las reservas de almidón del endospermo y así liberan glucosa que utiliza el embrión en desarrollo como fuente tanto de energía como de átomos de carbono para sintetizar moléculas biológicas.

La auxina controla la orientación de los brotes

Con los nutrimentos que le brinda el endospermo, el embrión en crecimiento rompe el recubrimiento de la semilla, y enseguida el nuevo semillero enfrenta un dilema crucial: ¿hacia dónde es arri-

▲ **FIGURA 45-1 Un desierto en florecimiento** Después de una lluvia abundante, las plantas del desierto que florecen a menudo germinan en grandes cantidades, crecen con rapidez y cubren el suelo del desierto con botones, como se muestra aquí en el desierto de Sonora, México.

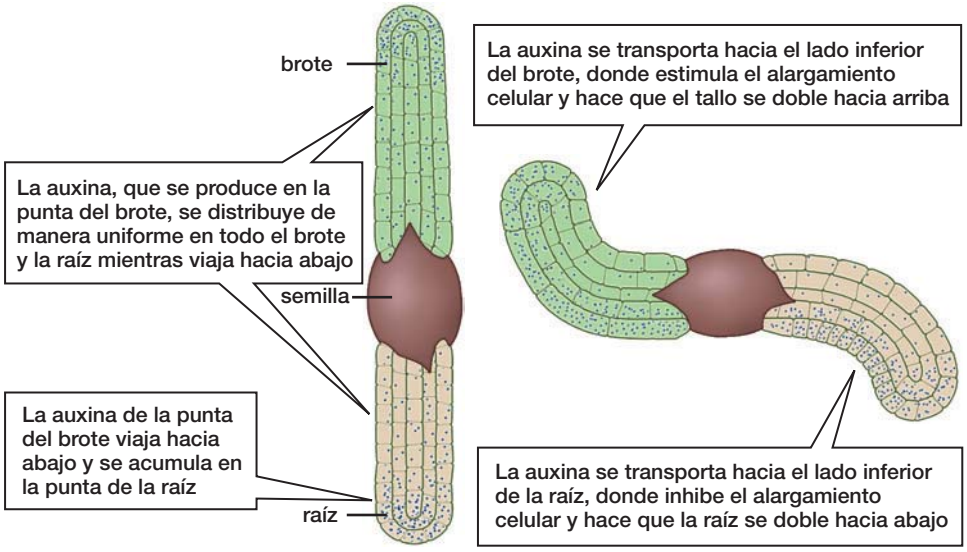
Guardián de la Tierra

Donde hay humo, hay germinación

Los incendios forestales son necesarios para mantener los ecosistemas como las praderas y los chaparrales costeros (*véanse* las páginas 564 y 565), así como para regenerar los bosques que envejecen. Sin la intervención humana, los incendios que ocurren a causa de rayos renuevan los bosques en forma natural, de una manera en la que se mantienen relativamente abiertos y proporcionan una diversidad de hábitats. Pero en Estados Unidos la gente evitó los incendios durante la mayor parte del siglo XX y, como resultado de ello, muchos bosques ahora son demasiado densos, con árboles menos sanos, que compiten por el espacio, el agua, los nutrimentos y la luz. Cuando el fuego se presenta, quema con una intensidad poco natural y, lejos de restaurarse, los bosques se devastan.

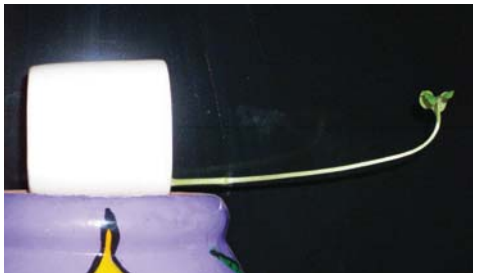
Durante toda la historia evolutiva de las plantas terrestres, el fuego ha estado presente. Como resultado de ello, muchas plantas tienen la capacidad de adaptarse para aprovechar el espacio abierto, la luz y los nutrimentos que quedan disponibles después de un incendio. De hecho, los compuestos químicos en el humo estimulan la germinación de muchas especies de plantas adaptadas al fuego. El gas dióxido de nitrógeno en el humo dispara la germinación en muchas especies de los chaparrales (**FIGURA E45-1**). Hace poco, investigadores australianos descubrieron un grupo de compuestos relacionados sencillos (llamados "karrikins", término que deriva de la palabra nativa para el humo), los cuales se liberan al quemar celulosa. Estas moléculas disparan la germinación en varias especies que responden al humo. La germinación de las plantas en respuesta a los compuestos químicos en el humo asegura que los terrenos ennegrecidos por un incendio recuperen en poco tiempo su alfombra verde. Al reconocer el valor del fuego, ahora los guardabosques permiten que los incendios forestales continúen, siempre y cuando no pongan en peligro la vida de seres humanos ni sus propiedades.

▲ **FIGURA E45-1 Los incendios ayudan a mantener los ecosistemas en los chaparrales**


brote
La auxina se transporta hacia el lado inferior del brote, donde estimula el alargamiento celular y hace que el tallo se doble hacia arriba
La auxina, que se produce en la punta del brote, se distribuye de manera uniforme en todo el brote y la raíz mientras viaja hacia abajo
semilla
La auxina de la punta del brote viaja hacia abajo y se acumula en la punta de la raíz
raíz
La auxina se transporta hacia el lado inferior de la raíz, donde inhibe el alargamiento celular y hace que la raíz se doble hacia abajo

(a) La orientación del brote y la raíz es en sentido vertical

(b) La orientación del brote y la raíz es en sentido horizontal



(c) Un brote de frijol muestra gravitropismo negativo en la oscuridad

(d) Una raíz de castaño de Indias muestra gravitropismo positivo

◀ FIGURA 45-2 La auxina provoca gravitropismo positivo

ba? La luz y la gravedad proporcionan importantes claves direccionales. La auxina controla el **fototropismo** positivo (crecimiento hacia la luz) en los brotes y el **gravitropismo** (crecimiento direccional respecto a la gravedad) en los brotes y raíces.

La auxina estimula el alargamiento de los brotes lejos de la gravedad y hacia la luz

Cuando la semilla germina, el gravitropismo y el fototropismo trabajan en conjunto para hacer que el tallo que surge crezca hacia arriba. La auxina se sintetiza en el meristemo apical del brote y estimula a las células del tallo para que se alarguen. Si el tallo es vertical, la auxina se distribuye de manera uniforme entre las células debajo del meristemo (**FIGURA 45-2a**). Si el tallo es horizontal, sus células detectan la gravedad y transportan a la auxina hacia el lado inferior del tallo (**FIGURA 45-2b**). En respuesta, las células inferiores se alargan con rapidez; de esta manera el tallo se dobla hacia arriba y se aleja de la fuerza de gravedad (*gravitropismo negativo*). Cuando la punta del brote se vuelve vertical, la auxina se distribuye de manera uniforme para que el tallo crezca recto fuera de la tierra. Las plantas maduras que se colocan de manera temporal en la oscuridad en posición horizontal muestran un gravitropismo negativo (**FIGURA 45-2c**). Las raíces usan el gravitropismo positivo para orientarse hacia abajo en el suelo (**FIGURA 45-2d**).

La auxina también media el fototropismo, una respuesta direccional a la luz. La auxina se acumula en el costado del brote lejos de la luz, lo cual provoca que este lado se alargue y el brote se doble hacia la luz. Cuando el brote apunta directamente hacia la luz, la auxina queda distribuida de manera uniforme y la flexión se interrumpe. Los semilleros en la cornisa de una ventana demuestran con claridad el *fototropismo positivo*, que domina al gravitropismo negativo en presencia de luz solar abundante (**FIGURA 45-3**).

La auxina estimula el alargamiento de las raíces hacia la gravedad

La auxina se transporta de la punta del brote hacia la punta de la raíz. Si la raíz es horizontal, las células en la punta sienten la dirección de la gravedad y provocan el transporte de auxina hacia el

▲ FIGURA 45-3 Las semillas de pino muestran fototropismo positivo

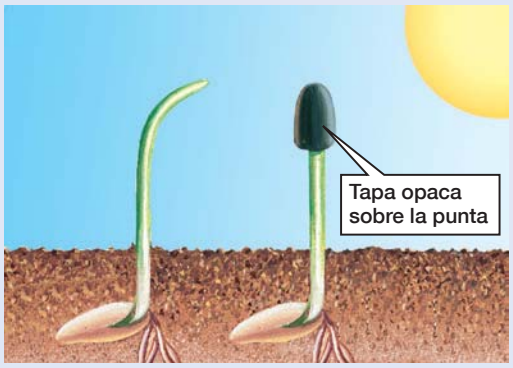
Investigación científica

¿Cómo se descubrieron las hormonas de las plantas?

Cualquiera que cuide plantas domésticas sabe que éstas se doblan hacia una ventana en busca de la luz solar. ¿Qué provoca este fototropismo?

Charles y Francis Darwin determinaron la fuente de la señal

En Inglaterra, alrededor de 1880, Charles Darwin y su hijo Francis investigaron el fototropismo con el uso de coleóptilos de pasto (escudos protectores que rodean las semillas de las monocotiledóneas). Al iluminar el brote desde varios ángulos, observaron que una región, unos cuantos milímetros debajo de la punta, se doblaba a fin de dirigirse hacia la fuente de luz. Al cubrir la punta del coleóptilo con una tapa opaca, el coleóptilo no se dobló (FIGURA E45-2). Una tapa transparente permitió que el tallo se doblara y esto ocurrió aun cuando la región del doblez estaba cubierta por una manga opaca (FIGURA E45-3). Los Darwin llegaron a la conclusión de que la punta del coleóptilo percibe la dirección de la luz, aunque la flexión ocurre mucho más abajo. Esto sugiere que la punta transmite información acerca de la dirección de la luz hacia abajo hasta la región del doblez.



▲ **FIGURA E45-2 La punta del brote detecta la luz**

▲ **FIGURA E45-3 La punta del brote envía una señal a la región del doblez**

Peter Boysen-Jensen demostró que la señal es un compuesto químico

En 1913, Peter Boysen-Jensen de Dinamarca cortó las puntas de coleóptilos y descubrió que el tocón que quedó no se alargó ni se dobló hacia la luz. Al reemplazar la punta y colocar al coleóptilo unido en la oscuridad, se alargó en línea recta. En la luz, mostró un fototropismo normal. Al insertar una capa delgada de gelatina, a fin de evitar el contacto directo pero permitir que las sustancias se difundieran entre la punta cortada y el tocón, observó el mismo alargamiento y la misma flexión. En contraste, una barrera impermeable eliminó estas respuestas (FIGURA E45-4). Boysen-Jensen llegó a la conclusión de que el factor es un compuesto químico extendido.

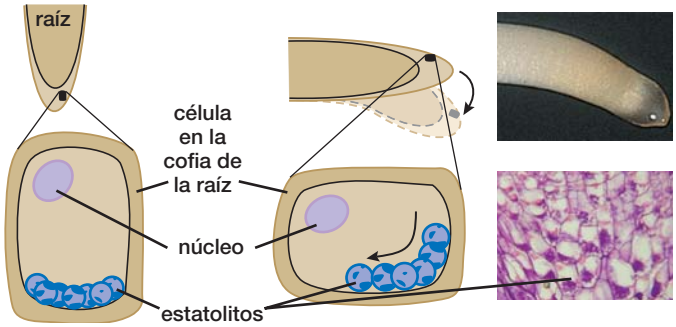
Frits Went recolectó el compuesto químico y lo llamó auxina

En 1926, Frits Went, trabajando en Holanda, colocó las puntas de coleóptilos de avena en agar, lo cual permitió que la sus-

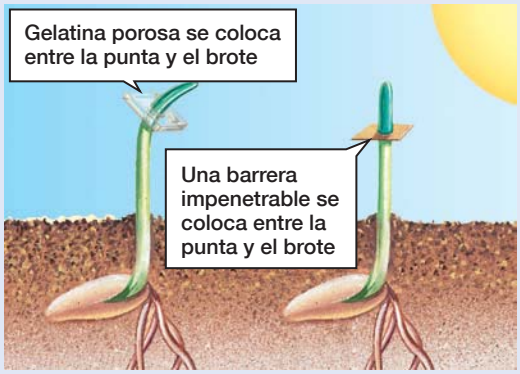
lado inferior de la raíz. Ahí, la auxina inhibe el alargamiento de las células de las raíces de tal forma que la raíz exhibe un gravitropismo positivo y se dobla hacia abajo en dirección de la gravedad (*véase* la figura 45-2d). Cuando la punta de la raíz señala hacia abajo, la auxina queda distribuida de manera uniforme, lo que hace que la raíz crezca en línea recta hacia abajo.

¿Cómo sienten las plantas la gravedad?

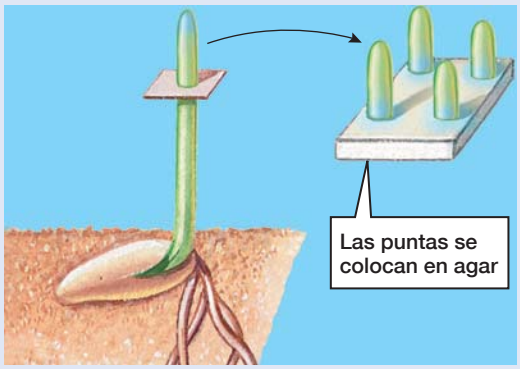
Aunque los científicos no tienen todavía una respuesta definitiva a esta pregunta, ciertas evidencias sugieren que plástidos especializados llenos de almidón llamados *estatolitos* son parte de la respuesta. Los estatolitos, que se encuentran en ciertas células tanto de la raíz como del brote, siempre se establecen en la parte inferior de la célula; si la planta se inclina, cambian de posición (FIGURA 45-4). Así, tal vez los estatolitos son los que hacen que la auxina se acumule del mismo lado de la célula. Sin embargo, algunas plantas mutantes que carecen de estatolitos muestran de cualquier forma gravitropismo, lo que sugiere que otros mecanismos pueden contribuir a esta respuesta.



▲ **FIGURA 45-4 Los estatolitos pueden ser detectores de la gravedad** Los estatolitos en las cofias de las raíces caen hasta la parte más baja de las células de la raíz. En la punta de una raíz que se orienta en sentido vertical (izquierda), esto corresponde a un alargamiento recto hacia abajo en el suelo. La orientación horizontal de una raíz (centro) hace que los estatolitos caigan y que la punta de la raíz se doble hacia abajo. Estos eventos se muestran en micrografías fotónicas (derecha) de la punta de la raíz doblada (arriba) y de células de capa de la raíz (abajo) que se pintaron para mostrar los estatolitos (gránulos oscuros) que se acumularon en los lados hacia abajo de las células.

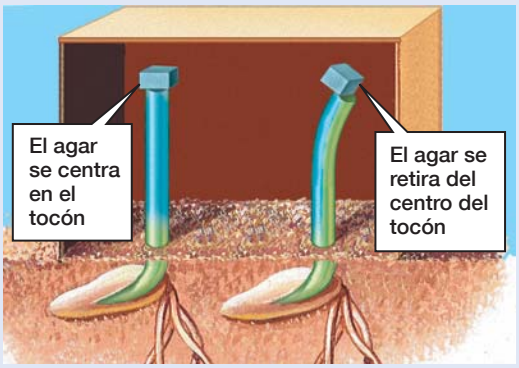


▲ **FIGURA E45-4 El químico se extiende hacia abajo del coleóptilo**



▲ **FIGURA E45-5 El compuesto químico se acumula en el agar**

tancia química no identificada migrara hacia este material gelatinoso (FIGURA E45-5). Luego, cortó el agar y colocó pequeñas piezas de las puntas de los tocones de los coleóptilos en la oscuridad. Una pieza de agar que colocó sobre el tocón hizo que éste se alargara en línea recta; todas las células de los tocones recibieron cantidades iguales del compuesto químico y se alargaron a la misma velocidad. Cuando Went



▲ **FIGURA E45-6 El compuesto químico estimula el crecimiento**

colocó agar sólo en uno de los lados del tocón cortado, éste se dobló para alejarse del lado con agar (FIGURA E45-6). Tras confirmar la hipótesis de que la difusión del compuesto químico estimuló el alargamiento, lo llamó "auxina", término que proviene de una palabra griega que significa "incrementar".

Kenneth Thimann determinó la estructura química de la auxina

En Caltech, a principios de la década de 1930, Kenneth Thimann purificó auxina y determinó su estructura química. Él y otros investigadores determinaron las características de la molécula que son importantes para su acción en las plantas. Este conocimiento llevó a la producción de auxinas sintéticas (como el herbicida 2,4-D), en 1946.

La historia de la auxina, desde su descubrimiento hasta su aplicación comercial, abarca dos continentes durante un periodo de 60 años. Dependió de una clara comunicación entre los científicos, e ilustra cómo cada nuevo descubrimiento científico da lugar a más preguntas. La investigación sobre la auxina continúa alrededor del mundo en la actualidad, con la apertura constante de nuevas líneas de investigación.

La planta en crecimiento responde a las presiones del ambiente

Cuando una semilla germina, tanto la raíz como el brote empujan contra el suelo que la rodea, y la presión induce la producción de etileno. Éste hace que el alargamiento tanto de la raíz como del brote sea más lento y que ambos se vuelvan más gruesos, fuertes y capaces de abrirse paso en la tierra. En las dicotiledóneas, el etileno también hace que el brote que surge de la tierra forme un gancho; así, las hojas tiernas apuntan hacia abajo y el doblez del gancho las protege mientras se abre paso en el suelo (*véase* la figura 44-11b).

Algunas plantas exhiben **tigmotropismo**, un movimiento direccional o un cambio en el crecimiento en respuesta al tacto. La mayoría de las plantas tigmotrópicas envuelven con zarcillos (hojas o tallos modificados) a estructuras de soporte (FIGURA 45-5). Esto ocurre cuando el alargamiento celular se inhibe en el lado del zarcillo que está en contacto con el objeto. No se conoce bien el control hormonal de esta forma de tigmotropismo, pero una hipótesis razonable sería que las células que tocan un objeto producen etileno, lo cual inhibe el alargamiento celular y hace que el zarcillo se enrosque a su alrededor.

La auxina y la citocinina controlan las ramificaciones del tallo y la raíz

El tamaño de los sistemas de brote y raíz de las plantas debe estar en equilibrio; así, conforme el brote crece, las raíces también deben crecer lo suficiente para proporcionar el soporte, el agua y los nutrimentos adecuados. Tanto la auxina como la citocinina promueven este equilibrio al controlar la ramificación de los tallos y las raíces. En los tallos, la auxina inhibe el crecimiento de las yemas laterales para formar ramas, mientras que la citocinina promueve este proceso. En contraste, la citocinina estimula la ramificación de la raíz, mientras que la auxina la inhibe.

La auxina inhibe y la citocinina estimula la ramificación del tallo

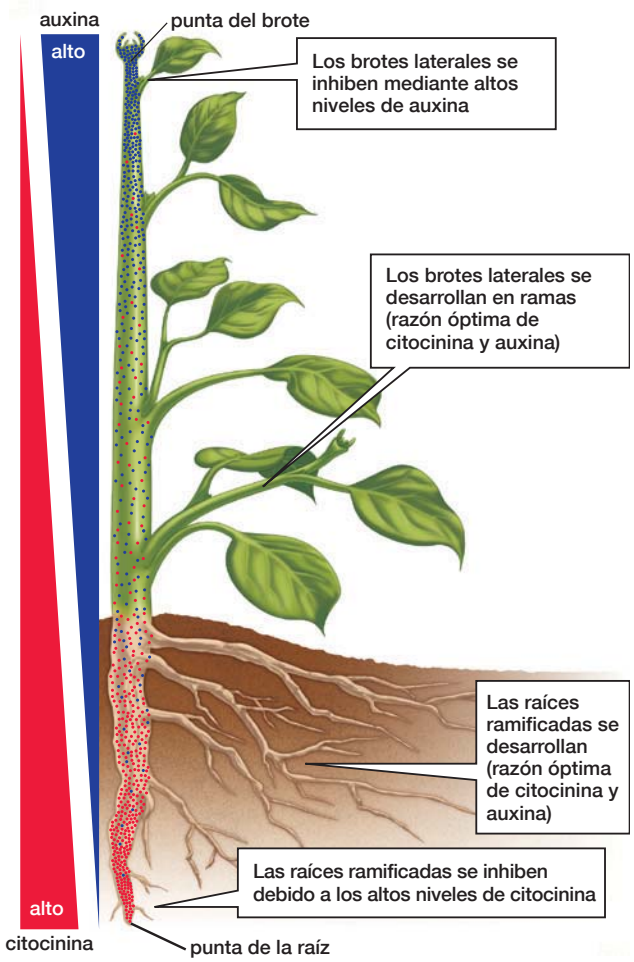
Los jardineros saben que al podar la punta de una planta en crecimiento ésta se vuelve más frondosa. Esto sucede porque el meriste-

▲ **FIGURA 45-5 Un tallo frágil ilustra el tigmotropismo** Se inhibe el alargamiento de las células en el lado del tallo que está en contacto con un objeto angosto (como un tallo o rama de una planta cercana), como se observa en esta gloria de la mañana. Un mayor alargamiento de las células lejos del objeto hace que el tallo se doble en forma continua, de tal forma que circunde el objeto.

▲ **FIGURA 45-6 Dominancia apical** La planta de frijol del lado izquierdo produjo un solo tallo que exhibe una dominancia apical al suprimir las ramas laterales. A la planta de frijol de la derecha se le podó el meristemo apical, y esto permitió que las yemas laterales brotaran en ramas laterales.

mo apical en la punta en crecimiento libera auxina, que suprime el brote de las yemas laterales en ramas, un fenómeno que se conoce como **dominancia apical** (FIGURA 45-6). La auxina del meristemo apical del brote se transporta hacia abajo en el tallo, reduciendo gradualmente su concentración, y la citocinina que se produce en el meristemo apical de la raíz se transporta hacia arriba hasta el tallo, también con una reducción gradual en su concentración. Esto produce una razón en constante cambio de las dos hormonas a lo largo del cuerpo de la planta (FIGURA 45-7).

Las yemas laterales más cercanas a la punta del brote reciben la auxina suficiente como para inhibir su crecimiento, así como muy poca citocinina; como consecuencia, siguen en estado latente. Sin embargo, las yemas inferiores están expuestas a menor cantidad de auxina y más citocinina; por tanto, se estimulan para crecer en ramas. En algunas plantas, este gradiente de concentraciones de citocinina y auxina produce una progresión ordenada del brote de ramas desde la parte inferior hasta la parte superior del brote (*véase* la figura 45-7).


auxina
alto
punta del brote
Los brotes laterales se inhiben mediante altos niveles de auxina
Los brotes laterales se desarrollan en ramas (razón óptima de citocinina y auxina)
Las raíces ramificadas se desarrollan (razón óptima de citocinina y auxina)
Las raíces ramificadas se inhiben debido a los altos niveles de citocinina
alto
citocinina
punta de la raíz

▲ **FIGURA 45-7 La función de la auxina y la citocinina en el brote de las yemas laterales** La auxina (azul) y la citocinina (rojo) controlan el brote de las yemas laterales, así como el desarrollo y la ramificación de las raíces laterales. La auxina, la cual produce el meristemo apical del brote, se mueve hacia abajo; la citocinina, que produce el meristemo apical en la punta de la raíz, se mueve hacia arriba.

PREGUNTA Si retiraras el meristemo apical del brote de una planta y le aplicaras auxina a la superficie que cortaste, ¿cómo crees que responderían las yemas laterales?

La auxina estimula y la citocinina inhibe la ramificación de la raíz

La auxina, que se transporta hacia abajo desde el meristemo apical del brote, estimula las células del periciclo de la raíz para que se dividan y formen raíces ramificadas (*véase* la figura 43-16). La auxina comercial en polvo permite a los jardineros producir una planta nueva al sumergir el extremo cortado de un tallo en auxina y colocarlo en tierra o agua, donde desarrolla raíces. En contraste, la citocinina que se produce en el meristemo apical de la raíz inhibe su ramificación. Las raíces inferiores reciben más citocinina y menos auxina, mientras que las raíces que están más cerca del brote reciben más auxina y menos citocinina. Las gradientes y los efectos contrastantes de la auxina y la citocinina ayudan a mantener el equilibrio en el tamaño de los sistemas del brote y la raíz (*véase* la figura 45-7).

Las plantas detectan y responden a la luz y la oscuridad

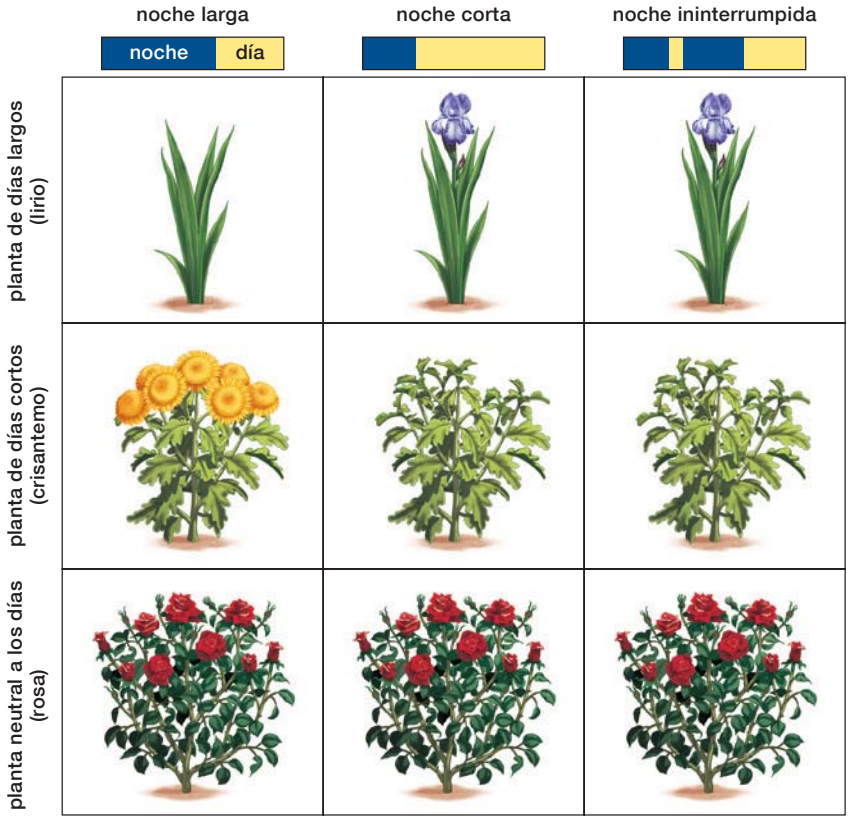
El momento de la floración y la producción de semillas debe estar en sintonía con el medio ambiente. En climas extremos, las plantas deben florecer a tiempo para que las semillas maduren antes de los acentuados fríos de otoño. Según sea la rapidez a la que se desarrollen las semillas, la floración ocurrirá en primavera, como en los robles; en verano, como en las rosas; o incluso en otoño, como en el áster.

¿Qué claves ambientales utilizan las plantas para determinar las estaciones del año? La mayoría de las claves, como la temperatura o la disponibilidad de agua, varían en forma muy impredecible en los climas extremos. La única clave realmente consistente y confiable es la duración del día. Los días aumentan de manera progresiva en su duración media conforme se acercan la primavera y el verano; el acortamiento de los días indica el inicio del otoño y el invierno.

Los botánicos reconocen desde hace mucho tiempo que algunas plantas, llamadas **plantas neutrales al día** (como rosas, tomates, pepinos y maíz), florecen independientemente de la duración del día, siempre y cuando logren la madurez y las condiciones ambientales sean favorables (**FIGURA 45-8**). Otras plantas se clasifican como plantas de días largos y plantas de días cortos, de acuerdo con la duración del día en su periodo de florecimiento. Pero otras investigaciones revelan que el florecimiento de estas plantas no se rige por la duración de la luz diurna ininterrumpida, sino por la duración de la oscuridad ininterrumpida. Las **plantas de días largos** (plantas de noches cortas, entre las que se incluyen lirios, lechugas, espinacas y alceas) florecen sólo cuando la oscuridad ininterrumpida es más corta que la duración específica de la especie (*véase* la figura 45-8). Las **plantas de días cortos** (plantas de noches largas, como bardanas menores, crisantemos, ásteres, papas y varas de oro) florecen cuando la oscuridad ininterrumpida excede la duración específica de la especie (*véase* la figura 45-8). Por ejemplo, una bandana menor (una planta de noches largas) florece sólo si la oscuridad ininterrumpida dura más de 8.5 horas, mientras que la espinaca, una planta de días largos, florece únicamente si la oscuridad ininterrumpida dura 10 horas o menos; ambas florecen con noches de nueve horas. ¿De qué manera estas plantas detectan la duración de la oscuridad ininterrumpida?

El fotopigmento fitocromo detecta la luz

Los organismos detectan la luz mediante moléculas llamadas *fotopigmentos*, que absorben longitudes de onda específicas de luz (el ser humano percibe las longitudes de onda de la luz en forma de colores; *véase* la figura 7-4). Al absorber la energía de la luz, los



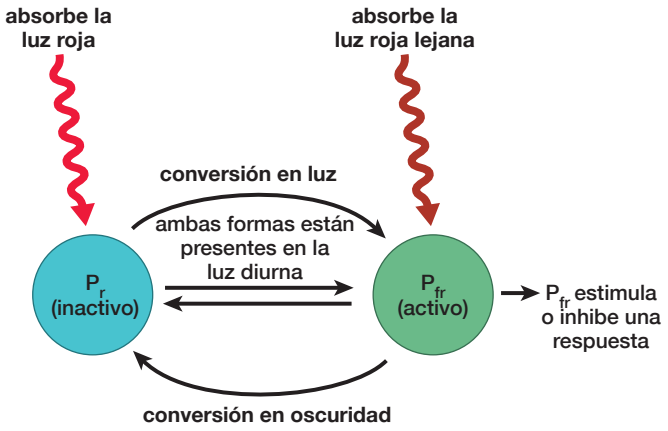
◀ **FIGURA 45-8 Los efectos de la duración de la noche en la floración** Ejemplos de plantas de días largos, de días cortos y neutrales al día se ilustran aquí, con y sin flores, dependiendo la longitud de su exposición a la oscuridad continua.

fotopigmentos alteran sus configuraciones químicas al iniciar una serie de reacciones bioquímicas que provocan una respuesta en el organismo. Los ojos de los animales contienen fotopigmentos que permiten la visión, mientras que el cuerpo de las plantas contiene un fotopigmento llamado **fitocromo** (literalmente, "color de la planta") que detecta la luz y la oscuridad, lo cual permite que las plantas respondan de manera apropiada.

Las plantas miden la duración de la oscuridad por medio de un **reloj biológico** interno que depende de reacciones bioquímicas complejas que siguen bajo investigación. Si una planta en la oscuridad es expuesta a la luz con cierta longitud de onda, sus moléculas de fitocromo reinician el reloj, parecido a detener y reiniciar un cronómetro. Por tanto, si una noche de ocho horas se interrumpe después de cuatro horas con unos cuantos minutos de luz blanca, la planta sólo percibirá las cuatro horas ininterrumpidas de oscuridad después del intervalo de luz.

¿Cómo responde el fitocromo a la luz? El fitocromo se encuentra de dos maneras similares y es posible convertir una a la otra y viceversa. La forma más estable, llamada P_r, es inactiva y absorbe la luz roja (r) y se ve azul turquesa en soluciones concentradas. Al absorber la luz roja, P_r se convierte con rapidez en la forma activa, llamada P_{fr}, y adquiere una tonalidad más verdosa. Esta forma activa influye (estimula o inhibe) en una respuesta a la luz como la floración, como se describe en breve. La forma activa P_{fr} absorbe la luz roja lejana (fr = *far red*), que se convierte otra vez en P_r inactiva (**FIGURA 45-9**). Como la luz solar consiste en todas las longitudes de onda de la luz, entre ellas el rojo y el rojo lejano, bajo la luz solar directa, ambas formas están presentes; alrededor de 60% del fitocromo estará en su forma activa P_{fr} y propiciará las respuestas apropiadas. Durante un periodo de horas de oscuridad, P_{fr} se revierte de manera espontánea a P_r inactiva y estable.

Las plantas utilizan las dos formas de fitocromo en combinación con sus relojes biológicos para detectar la duración de la oscuridad continua. Por ejemplo, una bandana menor florece con un horario de 16 horas de oscuridad y ocho horas de luz, pero la interrupción del periodo de 16 horas de oscuridad aunque sea por uno o dos minutos de luz blanca (que da lugar a la producción de algunas P_{fr}) evita la floración al hacer que la planta perciba una noche más corta. En contraste, una exposición nocturna a la luz roja lejana, que P_r no absorbe, no tiene ningún efecto sobre la floración de la bandana menor. Sin embargo, una exposición breve a luz roja pura (que P_r absorbe y convierte en P_{fr} activa) inhibe la floración. Esto significa que, de alguna manera, P_{fr} reinicia el reloj biológico de la planta.


absorbe la luz roja
absorbe la luz roja lejana
conversión en luz
ambas formas están presentes en la luz diurna
Pr (inactivo)
Pfr (activo)
Pfr estimula o inhibe una respuesta
conversión en oscuridad

▲ **FIGURA 45-9 El pigmento fitocromo sensible a la luz** El fitocromo existe en formas inactiva (P_r) y activa (P_{fr}). En la oscuridad, P_{fr} se convierte de manera espontánea en P_r inactiva. Al absorber luz roja, P_r se convierte en P_{fr} activa. Al absorber luz roja lejana, P_{fr} se transforma otra vez en P_r inactiva. En la luz del día, ambas formas están presentes y la P_{fr} activa determina la respuesta de la planta.

El fitocromo influye en otras respuestas de la planta a su ambiente

Como las plantas no pueden sobrevivir sin luz adecuada, P_{fr} que responde a la luz influye en las respuestas de varias plantas. Por ejemplo, P_{fr} inhibe el alargamiento de las raíces. Como P_{fr} se revierte de manera espontánea a P_r en la oscuridad, un brote que surge de la tierra en la oscuridad no contiene P_{fr} inhibidor y, por consiguiente, se alarga con rapidez para salir a la luz. Sin embargo, una vez que alcanza la luz solar, se forma P_{fr} en el brote y hace más lento el alargamiento, lo que evita que las semillas crezcan demasiado rápido y se vuelvan débiles, y demasiado largas y delgadas. P_{fr} también hace que el gancho en el tallo de las semillas dicotiledóneas se enderece, lo que orienta a las hojas recién formadas hacia arriba en dirección a la luz. Este fitocromo activo también estimula las hojas nuevas para que crezcan y produzcan clorofila.

Las plántulas que crecen debajo de otras plantas quedarán expuestas sobre todo a la luz roja lejana, porque la clorofila verde en las hojas sobre ellas absorbe la mayor parte de la luz roja pero permite que la luz roja lejana pase a través suyo. La luz roja lejana convierte la forma P_{fr} inhibidora en P_r activa, de modo que las semillas en la sombra se alargan con rapidez, lo que suele sacarlas de la sombra hacia la luz solar. Ahí, la conversión de P_r de nuevo a P_{fr} hace más lento su crecimiento, lo que permite que sus tallos crezcan en diámetro y fuerza.

El florígeno estimula la floración en respuesta a las claves de luz

En la década de 1930, las investigaciones revelaron que la floración se podía inducir al exponer las hojas de espinaca a largos periodos de luz, aun cuando el meristemo apical (que produce la flor) esté cubierto. Más adelante, los científicos indujeron la floración en la bandana menor al exponer una sola hoja a noches largas. Éstos y otros experimentos demostraron que, para la floración, las hojas constituyen la parte de la planta que responde a la luz. Producen una sustancia que se transmite a través del floema hasta el meristemo apical, donde ésta induce la formación de flores.

Durante casi 70 años, los fisiólogos investigaron pero no pudieron aislar esta molécula indicadora, a la que llamaron *florígeno*. Sin embargo, durante la década pasada, técnicas de biología molecular revelaron genes específicos que desempeñan una función central en la floración. Estos genes tienen una influencia por parte del reloj biológico de la planta (que el fitocromo ajusta).

En 2007, los investigadores demostraron que uno de estos genes, *FT*, que está activo en las hojas pero no en el meristemo apical, codifica una proteína que se transporta a través del floema hasta el meristemo apical. Aquí, la proteína FT activa otros genes que provocan la floración. La ruta se confirmó en varias especies de plantas, entre las que se incluyen las monocotiledóneas y las dicotiledóneas. Al parecer, la proteína FT es la molécula indicadora, que produce una hoja expuesta a la luz, cuya existencia se demostró hace más de 70 años. Muchos botánicos están convencidos de que por fin encontraron el elusivo florígeno.

▲ **FIGURA 45-10 Usos comerciales de las hormonas de las plantas** Las uvas de la izquierda se rociaron con giberelina, lo cual produjo racimos más sueltos de uvas más grandes. Las de la derecha, que se desarrollaron de manera natural, formaron uvas más pequeñas en racimos más cerrados.

PREGUNTA Los biotécnicos agrícolas lograron desarrollar plantas de jitomate genéticamente modificadas en las que la producción de etileno queda bloqueada. ¿Por qué una planta así puede ser valiosa para los agricultores de jitomate?

Las hormonas coordinan el desarrollo de semillas y frutos

La auxina y la giberelina influyen en el desarrollo de las semillas y los frutos. La auxina promueve el crecimiento de los ovarios y provoca que éstos almacenen los materiales alimentarios y que se desarrollen en frutos maduros. La auxina sintética se puede rociar en los frutos para hacer que crezcan más grandes y dulces que en condiciones naturales, o para evitar que se caigan de manera prematura. De modo similar, la giberelina contribuye al crecimiento de los frutos. Se aplica comercialmente a las uvas, que crecen más grandes y forman racimos más sueltos (FIGURA 45-10).

No resulta sorprendente que en la naturaleza la maduración de las semillas y los frutos esté muy bien coordinada, porque la mayoría de las plantas utilizan sus frutos para diseminar las semillas. Los animales rara vez comen fruta sin madurar porque, en general, los frutos que no están maduros tienen colores poco llamativos (casi siempre son verdes, como el resto de la planta) y son duros, amargos e incluso, en algunos casos, venenosos. Sin embargo, cuando las semillas maduran, los frutos también lo hacen y se vuelven más suaves (ya que las enzimas debilitan sus paredes celulares), más dulces (porque el almidón se convierte en glucosa), y con colores más brillantes y llamativos (porque la clorofila verde se degrada y quedan al descubierto o se sintetizan los pigmentos amarillos, anaranjados y rojos). Estas características atraen a los animales que diseminan las semillas (FIGURA 45-11), al igual que atraen a los consumidores humanos a la sección de frutas y verduras del supermercado.

En frutas como plátanos, manzanas, peras, tomates y aguacates, el etileno estimula los cambios que acompañan a la madurez. Al madurar, estos frutos liberan etileno, que produce la maduración de otros frutos cercanos. El descubrimiento de la función del etileno en la maduración ha revolucionado el comercio moderno de las frutas. Los plátanos que se cultivan en América Central se recolectan verdes y duros, y luego se envían a los mercados de América del Norte, donde se provoca su maduración con etileno. Los jitomates verdes, que soportan mejor el transporte que los maduros, se suelen madurar con etileno (pero nunca tienen tanto sabor como los que se cultivan en jardines caseros). No todos los frutos maduran al tratarse con etileno; tal es el caso de las fresas, las uvas y las cerezas, en las que su envío a los mercados sin que se dañen sigue siendo un reto, ya que al estar maduras son más suaves.

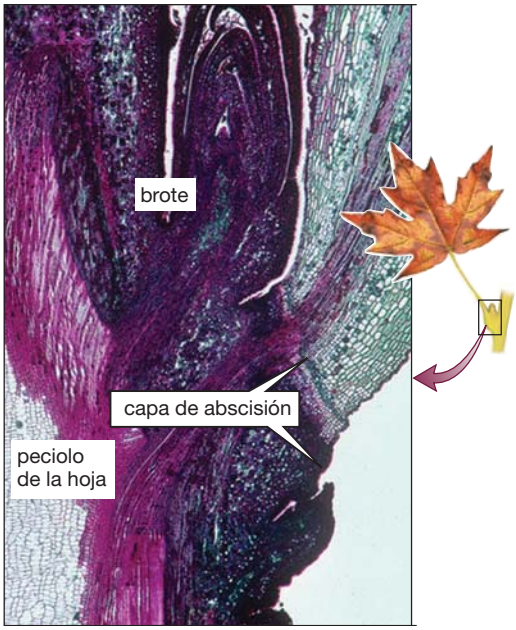
La senescencia y el estado latente preparan a la planta para el invierno

En otoño, bajo la influencia de los días más cortos y las temperaturas a la baja, las plantas experimentan la **senescencia**, una serie de eventos genéticamente programados que preparan a la planta para el invierno. La producción de etileno aumenta, mientras que la de auxina y citocinina (que retrasan la senescencia) disminuye. Durante la senescencia, el almidón y la clorofila en la hoja se degradan para formar moléculas más simples que se transportan al tallo y las raíces para su almacenamiento durante el invierno.

Aunque muchas hormonas interactúan para controlar la senescencia, el etileno parece ser particularmente importante. Por ejemplo, el etileno promueve la degradación de la clorofila y dispara la producción de enzimas que debilitan una capa de células, llamada **capa de abscisión**, que se localiza en el lugar donde se une el tallo del fruto u hoja al tallo de la planta (FIGURA 45-12). Esto permite el envejecimiento de las hojas o la maduración de los frutos para que se caigan en el momento apropiado del año. Las presiones del ambiente también provocan un rápido incremento en la producción de etileno. Esto es lo que hace que las hojas experimenten una senescencia prematura y se desprendan cuando los microorganismos las infectan o se encuentran expuestas a temperaturas extremas, o cuando están sujetas a una sequía, fenómeno que puedes observar si olvidas regar tus plantas.

En otoño, las nuevas yemas entran en estado latente en lugar de desarrollar hojas o ramas, como lo hacen durante la primavera y el verano. El ácido abscísico refuerza el estado latente en las yemas y en las semillas. El metabolismo de la planta se vuelve más lento y entra en un largo sueño invernal en espera de señales de los días de primavera cálidos, húmedos y más prolongados antes de volver a despertar.

▲ **FIGURA 45-11 El fruto maduro se vuelve atractivo para los animales que diseminan las semillas** Un lémur de cola anillada se ve atraído por el fruto colorido de Madagascar conocido como Kaki.



▲ **FIGURA 45-12 La capa de abscisión** Esta micrografía fotónica de la base de una hoja de maple muestra con claridad la capa de abscisión. Una yema lateral es visible sobre el peciolo de hoja en senescencia.

45.3 ¿CÓMO SE COMUNICAN LAS PLANTAS Y CÓMO ATRAPAN A SUS PRESAS?

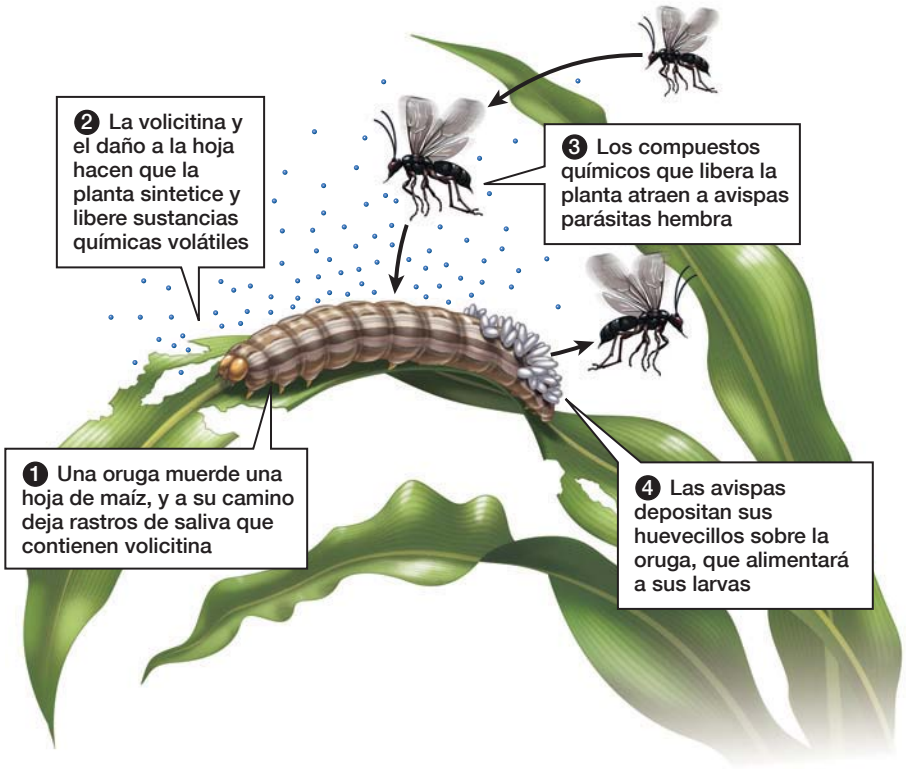
Las plantas con flores coevolucionaron con los animales y los microorganismos durante más de 400 millones de años, y se adaptaron a estos organismos en numerosas y complejas formas. Como se describió en el capítulo 44, las plantas se comunican con los animales polinizadores mediante el uso de formas, colores y olores, que atraen a los insectos hacia el néctar de las flores. Pero también ocurrieron muchas otras adaptaciones en las plantas debido a las presiones de selección impuestas por el parasitismo, la depredación o los nutrimentos limitados. En respuesta, las plantas desarrollaron una serie de comportamientos avanzados, que incluyen la comunicación entre plantas, que les ayuda a soportar la depredación, y movimientos rápidos que les permiten a algunas de ellas actuar como depredadoras.

Las plantas pueden convocar a insectos "guardaespaldas" cuando son presas de un ataque

Cuando los hambrientos insectos devoran plantas, muchas de éstas (como el maíz, que sufre el ataque de las orugas) liberan compuestos químicos volátiles que actúan como un "grito de ayuda" (**FIGURA 45-13**). Un compuesto en la saliva de la oruga, llamado *volicitina*, estimula la señal de alarma del maíz; el daño por otras causas (como las heladas) no estimula esta respuesta. La llamada de alarma del maíz atrae a avispas parásitas hembra, las cuales depositan sus huevecillos en el cuerpo de la oruga y ésta se convierte en alimento para las larvas de las avispas.

De modo similar, ante el ataque de ácaros llamados arañuelas rojas comunes, las plantas de frijol liberan un compuesto químico que atrae a ácaros carnívoros que hacen presa de las arañuelas rojas. Asimismo, cuando las orugas de las esfinges moradas muerden la planta de tabaco, ésta libera distintas sustancias químicas en diversos momentos. Durante el día, cuando las avispas parásitas se encuentran activas y buscan a las orugas esfinges moradas, las plantas producen compuestos químicos que atraen a las avispas. Por la noche, cuando las orugas esfinges moradas adultas se encuentran activas, las plantas de tabaco liberan químicos que evitan que éstas depositen sus huevecillos en ellas.

▶ **FIGURA 45-13 Un compuesto químico pide ayuda**


❷ La volicitina y el daño a la hoja hacen que la planta sintetice y libere sustancias químicas volátiles
❸ Los compuestos químicos que libera la planta atraen a avispas parásitas hembra
❶ Una oruga muerde una hoja de maíz, y a su camino deja rastros de saliva que contienen volicitina
❹ Las avispas depositan sus huevecillos sobre la oruga, que alimentará a sus larvas

Estudio de caso continuación

Plantas depredadoras

Mientras que algunas plantas someten a los insectos para que las ayuden, otras lo hacen para obtener alimento; la forma de atraerlos es con secreciones azucaradas y colores brillantes. Los bordes internos de las hojas de la Venus atrapamoscas tienen glándulas de néctar que producen un atractivo compuesto azucarado de olor dulce, y sus superficies internas a menudo son rojas, lo que les da la apariencia de flores. Las hojas de la Venus atrapamoscas secretan enzimas para digerir el insecto atrapado, y de esta manera la planta se alimenta con nutrimentos ricos en nitrógeno. Para atraer a sus presas, la planta carnívora rocío de sol utiliza un olor atractivo, vellosidades rojas y gotas pegajosas que parecen néctar (*véase* la figura 45-15).

¿Te has preguntado…

qué tomaba la gente para aliviar el dolor antes de que se inventara la aspirina?

Hipócrates, médico griego que nació en 460 a.C., escribió acerca de un polvo hecho de la corteza y las hojas de los sauces, que aliviaba el dolor de cabeza, el dolor en general y la fiebre. Los nativos americanos descubrieron por su parte el poder analgésico de la corteza de sauce, que masticaban o preparaban en un té. A principios de 1800, los químicos aislaron el compuesto activo, la salicina, de la corteza del sauce. Aunque el sauce sintetiza este compuesto químico para alejar a los herbívoros, en el cuerpo humano se convierte en ácido salicílico, que reduce el dolor. Por desgracia, la administración del ácido salicílico por vía oral puede provocar malestar estomacal extremo. En 1897, el químico alemán Felix Hoffmann, con la esperanza de aliviar el dolor de su padre que padecía artritis, modificó el ácido salicílico en ácido acetilsalicílico, que es mucho más suave con el estómago. En 1899, la compañía Bayer (donde trabajaba Hoffmann) comercializó el fármaco con el nombre de "aspirina".

Las plantas se defienden cuando perciben un ataque

El daño que los insectos provocan a las hojas hace que muchas plantas produzcan moléculas indicadoras; dichas sustancias viajan a través del cuerpo de la planta y estimulan respuestas que le dan a ésta un sabor más desagradable, o la hacen más difícil de comer o más tóxica. Por ejemplo, cuando las hojas de tabaco sufren algún daño, producen más nicotina (un veneno que se utiliza comercialmente como insecticida). De igual forma, como una reacción ante el ataque de orugas, las plantas de rábano producen un compuesto químico de sabor amargo y en sus hojas crecen vellosidades más espinosas. Investigadores hallaron que las semillas de estas plantas dañadas son menos atractivas para los depredadores que las de las plantas que no presentan ningún daño. De esta manera, las plantas no sólo se defienden a sí mismas, sino que al parecer también transmiten una señal química dentro de sus semillas que provoca la activación de genes específicos que propician el desarrollo de más defensas en sus brotes.

Las plantas también tienen un tipo de respuesta inmunitaria que las ayuda a defenderse en contra de los microorganismos infecciosos. En respuesta a una infección, muchas plantas producen ácido salicílico, que estimula la producción de una variedad de proteínas que las ayudan a combatir la infección actual, así como infecciones futuras.

Las plantas heridas advierten a sus vecinas

Si las plantas que reciben un ataque pueden pedir ayuda, ¿las plantas vecinas reciben el mensaje? Existen evidencias de que muchas plantas sanas (entre ellas, el sauce, el aliso y el abedul) detectan los compuestos químicos que liberan los miembros de su especie dañados por los insectos. El ácido salicílico que producen las plantas infectadas se convierte en salicilato metílico (gaulteria), un compuesto altamente volátil que llegan a absorber las plantas cercanas, generándoles una respuesta inmunitaria que las hace más resistentes a la infección. Estas vecinas aumentan sus defensas y, por consiguiente, reducen su vulnerabilidad a los depredadores. Esta comunicación también puede cruzar las líneas de las especies. En un estudio, plantas de tabaco silvestres cercanas en la dirección del viento a artemisas dañadas (que liberan químicos volátiles en respuesta al ataque de los insectos) se volvieron más resistentes a los insectos que aquellas del mismo tipo cercanas a artemisas sanas.

Como comentó un investigador: "Las plantas no pueden huir, ni hacer ruido, pero son químicos maravillosos". Los profesionales de la química podrían aprender de las plantas para diseñar compuestos químicos que permitan a los campesinos del futuro proteger sus cultivos de los depredadores y de las enfermedades mediante el uso de sustancias indicadoras naturales en lugar de pesticidas tóxicos.

Las plantas sensitivas reaccionan al tacto

Si tocas una planta sensitiva (*Mimosa*), las hileras de hojuelas a cada uno de los lados del peciolo se doblan de inmediato y el peciolo cae (**FIGURA 45-14**). Este rápido y dramático movimiento

(a) Antes de tocar las hojas

(b) Después de tocar las hojas

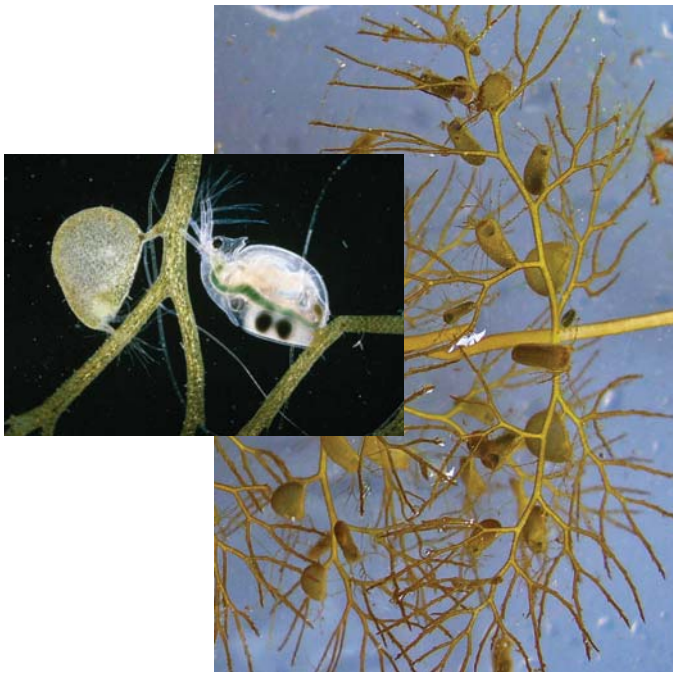
◀ **FIGURA 45-14 Una respuesta rápida al tacto (a)** Una hoja de la planta sensible (*Mimosa*) consta de un grupo de hojuelas que surgen de un tallo unido al tallo principal mediante un peciolo corto. **(b)** Un toque hace que las hojuelas se doblen al mismo tiempo.

▲ **FIGURA 45-15 Una planta carnívora rocío de sol con su presa** La hoja de esta planta carnívora rocío de sol utiliza vellos pegajosos para capturar a un insecto.

es un ejemplo de tigmotropismo (*véase* la página 891), que puede sorprender y desalentar a los insectos que comen hojas. Se estimula por medio de señales eléctricas que conducen "células motoras" especializadas que se localizan en la base de cada hojuela y donde el peciolo se une al tallo. La señal hace que las células motoras aumenten su permeabilidad al potasio, el cual suelen mantener en una concentración interna alta. Al difundirse los iones potasio hacia el exterior, el agua los sigue por ósmosis. Como resultado de ello, las células motoras se encogen, y esto provoca que las hojuelas se unan y que los peciolos caigan con rapidez.

Las plantas carnívoras rocío de sol y utricularia responden con rapidez ante sus presas

Las plantas no sólo son excelentes químicos, algunas también han desarrollado ingeniosos comportamientos para atrapar a sus presas. Las hojas de planta carnívora rocío de sol atraen y luego atrapan a los insectos con vellos rojos cuyas puntas secretan glóbulos dulces y pegajosos (**FIGURA 45-15**). Los movimientos de un insecto atrapado disparan el tigmotropismo en los pelos, que se doblan hacia el insecto en los minutos siguientes. En su lucha por escapar, el insecto crea vibraciones que abren canales de iones en los pelos, con la consecuente producción de una corriente eléctrica; dicha corriente provoca que los pelos estimulados se ricen hacia la fuente de la vibración y actúen en el sentido de suavizar al insecto con sus secreciones y digerirlo con enzimas.



▲ **FIGURA 45-16 La utricularia atrapa diminutos organismos acuáticos** Las cámaras de esta utricularia son claramente visibles. (Detalle) Una pulga acuática hizo que esta cámara se expandiera con rapidez. En el caso de un animal más pequeño, la planta simplemente lo succiona y digiere. Sin embargo, esta cámara en particular mordió más de lo que puede masticar y la pulga acuática quedó con parte de su cuerpo fuera de la trampa.

La planta más veloz del mundo es la utricularia acuática depredadora (**FIGURA 45-16**). La trampa que cubre cada cámara hueca está unida en la parte superior, se abre hacia dentro y se sella con secreciones pegajosas. Las células que recubren la utricularia transportan en forma activa iones potasio hacia el interior de ésta, lo que hace que el agua salga de ahí por ósmosis. El volumen reducido de agua jala las paredes de la utricularia bajo tensión; de esta manera la trampa queda lista. Si una pulga acuática u otro organismo acuático diminuto toca las vellosidades que rodean la trampa, éstas empujan la puerta y rompen el sello que la rodea. En una milésima de segundo, las paredes de la utricularia saltan al exterior a su posición de descanso; en este momento, ocurre un aumento repentino del volumen de la utricularia y la succión de la pulga de agua hacia su muerte y eventual digestión.

Estudio de caso otro vistazo

Plantas depredadoras

¿De qué manera las hojas de una Venus atrapamoscas se cierran con la rapidez suficiente para atrapar una mosca? El problema de ingeniería de esta planta hace poco captó la atención de Lakshminarayanan Mahadevan, investigador de Harvard. Su equipo pintó puntos fluorescentes en las hojas de la Venus atrapamoscas y luego los rastreó con una cámara de video mientras las hojas se cerraban. Con el empleo de estos datos en un simulacro por computadora, los investigadores llegaron a la conclusión de que un par de hojas de la Venus atrapamoscas son semejantes a una pelota de tenis cortada casi por la mitad, de tal manera que queda sólo una sección articulada. Si las mitades de la pelota se voltearan por completo, se pondrían bajo tensión, de modo que sólo se requeriría la presión más ligera para hacer que las mitades volvieran a unirse y retomaran su forma original. Los investigadores presentaron la hipótesis de que las hojas abiertas de una Venus atrapamoscas están bajo un tipo de tensión similar, probablemente debido a la compresión de las células en la capa mesofílica central. Cuando un insecto cae en los pelos, hace que estas células absorban agua con rapidez y se hinchen, lo que propicia que cada hoja pase de una forma ligeramente convexa

▲ **FIGURA 45-17 ¡Éxito!**

a otra ligeramente cóncava que se cierra alrededor del insecto (FIGURA 45-17).

Esta hipótesis sugiere que las hojas abiertas almacenan energía potencial, la cual se libera cuando las hojas se cierran. No obstante, si la planta no atrapa nada, las hojas tardan algunos días en volver a abrirse y utilizan grandes cantidades de ATP. Para ayudar a prevenir este desperdicio de energía, la planta tiene un mecanismo de "protección contra fallas" que ayuda a evitar que se cierren sobre un objeto inanimado. Para que las hojas se cierren, es necesario tocar dos vellos al mismo tiempo o tocar un vello dos veces en 20 segundos aproximadamente. Pero, ¿de qué manera los vellos transforman el estímulo táctil en una señal eléctrica? Los vellos que toca la mosca en busca de néctar abren canales que permiten el flujo de iones hacia el interior, lo cual genera una señal eléctrica. Esto crea una cadena de eventos que hace que la trampa se cierre en menos de medio segundo.

Pero la Venus atrapamoscas todavía guarda algunos misterios. ¿Cómo "saben" los vellos sensoriales cuáles han sido tocados y en qué intervalo? ¿De qué manera la señal eléctrica hace que las células absorban agua? La ciencia es una búsqueda interminable de mayores conocimientos, porque la respuesta a una pregunta da lugar de inmediato a otras.

Considera esto

Muchos pantanos en Estados Unidos se encuentran bajo amenaza por la sequía que propiciaron granjas cercanas, las cuales muchas veces utilizan grandes cantidades de fertilizantes o abundan en desechos animales. Las plantas carnívoras luchan por sobrevivir en pantanos con escasez de nitrógeno, debido en parte a que otras especies, las cuales no pueden atrapar alimento rico en nitrógeno, no son capaces de competir con ellas. Explica por qué el agotamiento del que son responsables las granjas representa un peligro para las plantas carnívoras en los pantanos cercanos.

Repaso del capítulo

Resumen de conceptos clave

45.1 ¿Cuáles son algunas de las principales hormonas de las plantas?

Las plantas desarrollaron la habilidad de sentir y reaccionar ante los estímulos del medio ambiente, como el tacto, la gravedad, la humedad, la luz y la duración de los días. Las hormonas que secretan las plantas en respuesta a cambios en su medio ambiente influyen en cada etapa de sus ciclos de vida. Seis tipos principales de hormonas que son importantes en el ciclo de vida de las plantas con flores son: auxinas, giberelinas, citocininas, etileno, ácido abscísico y florígenos. Algunos efectos y sitios de síntesis importantes de estas hormonas se resumen en la tabla 45-1.

45.2 ¿Cómo regulan las hormonas los ciclos de vida de las plantas?

Las hormonas, que por lo general se secretan en respuesta a factores ambientales, casi siempre tienen efectos en la actividad genética, lo que a su vez regula el crecimiento y el desarrollo de las plantas. El ácido abscísico refuerza el estado latente en las semillas. La disminución de los niveles de este ácido y el aumento de giberelina disparan la germinación. A medida que la plántula crece, la auxina hace que el brote crezca en dirección hacia la luz y lejos de la gravedad, y provoca que las raíces crezcan hacia la gravedad. Las raíces de las plantas pueden detectar la gravedad, en parte gracias al empleo de estatolitos, que pueden influir en la distribución de la auxina. El etileno hace más lento el alargamiento y promueve el engrosamiento tanto de las raíces como de los brotes en las semillas; también puede estimular a las plantas para que envuelvan sus zarcillos alrededor de objetos que las soporten.

La ramificación en los tallos y las raíces es el resultado de cambios en las concentraciones de auxina y citocinina, y de las distintas respuestas de las raíces y los brotes a estas hormonas. La auxina la produce el meristemo apical del brote y se transporta hacia abajo, y la citocinina la sintetiza el meristemo apical de la raíz y se transporta hacia arriba. La auxina inhibe la ramificación del tallo (al producir la dominancia apical), pero estimula la ramificación de la raíz; en cambio, la citocinina inhibe la ramificación de ésta, pero estimula la del tallo.

Las plantas detectan la luz y la oscuridad mediante el fotopigmento fitocromo. La forma estable inactiva (P_r) absorbe la luz roja y se convierte en la forma activa inestable (P_{fr}), que absorbe la luz roja lejana y se vuelve a convertir en P_r. El fitocromo hace que el gancho del brote que surge de la tierra se enderece y que la plántula se alargue. Asimismo, inicia la expansión de hojas nuevas y la síntesis de la clorofila. En conjunto con el reloj biológico de la planta, el fitocromo de las hojas mide la oscuridad ininterrumpida y ayuda a controlar la floración en las plantas de días cortos y días largos. En respuesta a la duración del día, la hormona de la floración, el florígeno, se produce en las hojas de la planta y viaja hasta la yema de la flor en el meristemo apical, donde inicia la floración.

La auxina, la citocinina y la giberelina influyen en el crecimiento y el desarrollo de semillas y frutos. En algunos frutos, el etileno dispara la maduración. Durante la senescencia, los frutos y las hojas caen en respuesta al etileno, que debilita sus capas de abscisión. Las yemas quedan en estado latente como resultado de las altas concentraciones de ácido abscísico.

45.3 ¿Cómo se comunican las plantas y cómo atrapan a sus presas?

Algunas plantas que están bajo el ataque de insectos liberan sustancias químicas volátiles que atraen a otros insectos que atrapan o paralizan a los depredadores de la planta. Los compuestos químicos que liberan las plantas ante un daño o una infección también

estimulan a las plantas vecinas para que aumenten sus defensas. Las plantas con daño utilizan señales químicas internas para fortalecer sus propias defensas y, en ocasiones, producir descendientes con mejores defensas.

La utricularia acuática genera tensión dentro de sus cámaras, que se relajan cuando una presa toca la planta, de tal forma que la cámara se expande y succiona a la presa junto con agua. Las hojas de la planta sensible se doblan cuando sus sensores táctiles generan señales eléctricas que hacen que células especializadas liberen agua con rapidez.

Términos clave

ácido abscísico *887*
auxina *887*
capa de abscisión *895*
citocinina *887*
dominancia apical *892*
etileno *887*
fitocromo *894*
florígeno *887*
fototropismo *889*
giberelina *887*
gravitropismo *889*
hormona *886*
hormona de las plantas *886*
planta de días cortos *893*
planta de días largos *893*
planta neutral al día *893*
reloj biológico *894*
senescencia *895*
tigmotropismo *891*

Razonamiento de conceptos

Llena los espacios

1. La auxina que produce el meristemo apical del brote _____ el descendiente de las ramas laterales; este fenómeno se llama _____. En las raíces, la auxina _____ el desarrollo de ramas laterales. El descubrimiento de la auxina por parte de los Darwin se basó en su habilidad para estimular _____.
2. La hormona _____ fue descubierta por investigadores que exploraban la enfermedad "bakanae" en el arroz. Durante el alargamiento del tallo, esta hormona estimula tanto _____ como _____ de las células.
3. La hormona _____ es un gas. Durante la senescencia, esta hormona estimula la formación de _____, que permite que se caigan las hojas muertas y los frutos maduros. Aumenta _____ de frutos como _____ y _____.
4. El sitio principal de la síntesis de la citocinina es _____. Esta hormona _____ el brote de las raíces laterales, pero _____ el brote de _____ laterales.
5. La hormona _____ hace que los estomas se cierren cuando el agua es escasa. Mantiene _____ en las semillas durante condiciones ambientales desfavorables.

Preguntas de repaso

1. ¿De qué manera la auxina provoca el fototropismo positivo y el gravitropismo negativo en los brotes?
2. ¿Qué es la dominancia apical? ¿En qué forma la auxina y la citocinina interactúan en la determinación del crecimiento de las yemas laterales?
3. ¿Por qué las plantas de días cortos se conocen con mayor precisión como plantas de "noches largas"? ¿En qué estación del año esperarías su floración? Explica por qué.
4. ¿Qué es el fitocromo? ¿De qué manera las dos formas de fitocromo ayudan a controlar el ciclo de vida de la planta?
5. ¿Qué hormonas provocan el desarrollo de los frutos? ¿Qué hormona propicia la maduración de los plátanos?
6. ¿Qué es la senescencia? Describe algunos cambios que acompañan la senescencia de las hojas en el otoño. ¿Qué hormona provoca la abscisión?
7. ¿Cuál es el principal uso comercial de la giberelina? ¿Del etileno?
8. Describe un ejemplo de un mecanismo de defensa químico en las plantas.
9. Describe cómo una planta sensible cierra sus hojas. ¿Cuál es la razón de que desarrollara este comportamiento?
10. ¿Cuál es la ventaja del comportamiento depredador en las plantas? ¿Qué hábitats lo favorecen y por qué?

Aplicación de conceptos

1. Supón que consigues un trabajo en un invernadero en el que el dueño trata de iniciar la floración del crisantemo (una planta de noches largas) para el Día de las Madres (mediados de mayo). Por accidente, enciendes la luz a medianoche. ¿Es probable que pierdas tu empleo? ¿Por qué sí o por qué no? ¿Qué sucedería si encendieras la luz durante el día?
2. Una estudiante que realiza el reporte de un proyecto dice que una de sus semillas no creció de manera apropiada porque la plantó boca abajo, de modo que se confundió y trató de crecer hacia abajo. ¿El maestro deberá aceptar esta explicación? ¿Por qué sí o por qué no?
3. El germinado de soya, como el que comes en una ensalada, necesita crecer en la oscuridad para formar tallos largos. Si crece en la luz, será corto y verde. ¿Por qué las semillas crecen largas y delgadas en la oscuridad? ¿Qué ventajas puede tener en la naturaleza crecer de esta manera en la oscuridad?
4. Supón que el 4 de agosto descubres que una planta de noches largas y una planta de noches cortas crecieron en tu jardín. Explica cómo es posible que broten las dos.
5. ¿Cuáles son las contribuciones de Darwin, Boysen-Jensen y Went a los conocimientos acerca del fototropismo? ¿Sus experimentos realmente comprueban que la auxina es la hormona que controla el fototropismo? ¿Qué otros experimentos que empleen técnicas más modernas ayudarían a investigar la función de las auxinas en el fototropismo?

Visita www.masteringbiology.com donde hallarás cuestionarios, actividades, eText, videos y otras novedades (disponibles en inglés).

Apéndice I

Vocabulario de biología: raíces, sufijos y prefijos de uso común

La biología tiene un extenso vocabulario que en su mayoría se basa en términos griegos y latinos, más que en una lengua moderna. En lugar de memorizar cada palabra como si perteneciera a un nuevo idioma, es posible hacerse una idea del significado de muchos términos desconocidos aprendiendo un número mucho más pequeño de raíces, prefijos y sufijos. La idea es dar el significado común en biología, no las traducciones literales del griego y el latín. Para cada uno de los elementos que aparecen en esta lista se proporciona la siguiente información: significado, parte de la palabra (prefijo, sufijo o raíz) y ejemplo de su uso en biología.

a-, an-: privativo; sin, falta de (prefijo); *abiótico*, sin vida.

acro-: superior, más alto (prefijo); *acrosoma*, vesícula de enzimas situada en la punta de la cabeza de un espermatozoide.

acui-: relativo al agua (prefijo o raíz); *acuífero*, fuente freática de agua, normalmente roca saturada.

ad-: a (prefijo); *adhesión*, propiedad de unirse a algo.

alo-: otro (prefijo); *alopátrico* (literalmente, "de otra patria"), que se limita a regiones diferentes.

andro-: hombre, macho (raíz); *andrógeno*, hormona masculina, como la testosterona.

anfi-: doble, de dos (prefijo); *anfibio*, clase de vertebrados que tienen dos etapas de desarrollo, acuática y terrestre; por ejemplo, el renacuajo y la rana adulta.

antero-: frente (prefijo o raíz); *anterior*, que está al frente de algo.

anti-: contrario (prefijo); *antibiótico* (literalmente "contra la vida"), compuesto que elimina bacterias.

apic-: superior, más alto (prefijo); *meristemo apical*, agrupamiento de células en división en la punta de un brote o raíz de una planta.

artro-: articulación (prefijo); *artrópodo*, animal, como las arañas, cangrejos o insectos, con exoesqueleto que incluye patas articuladas.

-asa: enzima (sufijo); *proteasa*, enzima que digiere las proteínas.

auto-: propio, por sí mismo (prefijo); *autótrofo*, que se alimenta por sus propios medios (por ejemplo, por fotosíntesis).

bi-: dos (prefijo); *bípedo*, que tiene dos pies.

bio-: vida (prefijo o raíz); *biología*, el estudio de la vida.

blasto-: brote, precursor (prefijo o raíz); *blástula*, etapa embrionaria del desarrollo, una esfera de células hueca.

bronqui-: conducto (raíz); *bronquio*, ramificación de la tráquea que llega a uno de los pulmones.

carcin, -o: cáncer (raíz); *carcinogénesis*, proceso de inducción de un cáncer.

cardi, -a-, -o-: corazón (raíz); *cardiaco*, relativo al corazón.

carn, -i-, -o-: carne (prefijo o raíz); *carnívoro*, animal que se come a otros animales.

cefal, -i-, -o-: cabeza (prefijo o raíz); *cefalización*, tendencia del sistema nervioso a estar situado principalmente en la cabeza.

cel-: hueco (prefijo o raíz); *celoma*, cavidad que separa los órganos internos de la pared corporal.

centi-: cien (prefijo); *centímetro*, unidad de medida, centésima parte de un metro.

-cida: matador, exterminador (sufijo); *insecticida*, producto químico que mata insectos.

cin-, cineti-: de movimiento (prefijo o raíz); *citocinesis*, movimientos de una célula por los cuales se divide a la mitad.

-cito: célula (sufijo o prefijo); *citocina*, hormona vegetal que promueve la división celular.

-clasto: disolver, romper (raíz o sufijo); *osteoclasto*, célula que degrada el hueso.

co-: con o junto (prefijo); *cohesión*, propiedad de mantenerse unido.

cloro-: verde (prefijo o raíz); *clorofila*, el pigmento verde de las plantas, que absorbe la luz solar.

condri-: cartílago (prefijo); *Condrictios*, clase de vertebrados que comprende a los tiburones y rayas, con un esqueleto hecho de cartílago.

contra-: contrario (prefijo); *contraveneno*, compuesto que contrarresta el efecto de un tóxico.

cortex: corteza, capa externa (raíz); *córtex*, capa externa del riñón.

crane-: relativo al cráneo (prefijo); *craneosintosis*, cierre prematuro de las suturas de la caja craneana.

cromo-: color (prefijo o raíz); *cromosoma*, molécula de ADN y proteínas en el núcleo de una célula (literalmente, "cuerpo de color", porque los cromosomas absorben parte de los colorantes usados en microscopia).

cuater-: cuatro (prefijo); *estructura cuaternaria*, "cuarto nivel" de la estructura de las proteínas, en la que numerosas cadenas de péptidos forman una estructura tridimensional compleja.

cuta-, cuti-: piel (raíz); *cutícula*, la capa externa de una hoja.

des-: negación o inversión (prefijo); *desintegrador*, organismo que disintegra la materia orgánica.

dendri-: arborescente, ramificado (raíz); *dendrita*, estructuras de entrada de las células nerviosas que están muy ramificadas.

dermo-: piel, capa (raíz); *ectodermo*, la capa más externa de las células germinales de un embrión.

deutero-: segundo (prefijo); *deuterostoma* (literalmente, "segunda apertura"), animal en el que el celoma se deriva de la cavidad digestiva.

di-: dos (prefijo); *dicotiledónea*, planta angiosperma con dos cotiledones.

diplo-: doble, de dos (prefijo o raíz); *diploide*, que tiene pares de cromosomas homólogos.

dis-: difícil, doloroso (prefijo); *disfunción*, incapacidad de funcionar adecuadamente.

eco-: casa, hogar (prefijo); *ecología*, estudio de las relaciones entre los organismos y su medio.

ecto-: externo (prefijo); *ectodermo*, capa celular externa de los embriones animales.

-elo: pequeño, diminutivo (sufijo); *organelo* (literalmente, "órgano pequeño"), estructura celular que cumple una función específica.

endo-: dentro, interior (prefijo); *endocrino*, relativo a las glándulas que secretan hormonas dentro del cuerpo.

epi-: fuera, externo (prefijo); *epidermis*, capa externa de la piel.

equi-: igual (prefijo); *equidistante*, que está a la misma distancia.

eritro-: rojo (prefijo); *eritrocito,* glóbulo rojo.

esclero-: duro, firme, resistente (prefijo); *esclerénquima*, tipo de tejido vegetal formado por células con una pared muy gruesa y dura.

esperma-, espermato-: semilla (raíz); *gimnosperma,* tipo de planta que produce una semilla que no está encerrada en un fruto.

estasis- esta-: estacionario (sufijo o prefijo); *homeostasis*, proceso fisiológico de mantener constantes la condiciones internas pese a un cambio del entorno.

estoma, -to-: boca, apertura (prefijo o raíz); *estoma,* poro ajustable de la superficie de las hojas por el que entra el dióxido de carbono.

eu-: verdadero, bueno (prefijo); *eucarionte*, célula con núcleo verdadero.

ex-, exo-: fuera de (prefijo); *exocrino*, relativo a las glándulas que secretan un producto (por ejemplo, el sudor) fuera del cuerpo.

extra-: fuera (prefijo); *extracelular,* fuera de la célula.

fago-: que come (prefijo o raíz); *fagocito,* célula (como ciertos tipos de leucocitos) que se come a otras células.

-fero: dar fruto, portar (sufijo); *conífero,* árbol que produce semillas en conos.

-fila: hoja (raíz o sufijo); *clorofila,* pigmento verde de la hoja que absorbe la luz.

-fílico, filo-: que ama (prefijo o sufijo); *hidrofílico* (literalmente, "que ama el agua"), relativo a una molécula soluble en agua.

-fito: planta (raíz o sufijo); *gametofito* (literalmente, "planta con gametos"), etapa de producción de gametos durante el ciclo de vida de una planta.

-fóbico, fobo-: que teme (prefijo o sufijo); *hidrofóbico* (literalmente, "que teme al agua"), relativo a una molécula insoluble en agua.

foto-: luz (prefijo); *fotosíntesis*, síntesis de moléculas orgánicas utilizando la energía de la luz solar.

gastro-: estómago (prefijo o raíz); *gástrico*, relativo al estómago.

-geno-: producir (prefijo, raíz, o sufijo); *antígeno*, compuesto que estimula al organismo para que produzca anticuerpos.

gine-: mujer, hembra (prefijo o raíz); *ginecología*, estudio del aparato reproductor femenino.

gluco-: dulce (prefijo); *glucógeno,* polisacárido del tipo del almidón compuesto por muchas moléculas de glucosa unidas.

haplo-: único (prefijo); *haploide*, que tiene una única copia de cada tipo de cromosoma.

hema-, hemat-, hemato-, hemo-: sangre (prefijo o raíz); *hemoglobina,* molécula de los glóbulos rojos que transporta el oxígeno.

hemi-: mitad (prefijo); *hemisferio,* una de las dos mitades del cerebro.

herbi-: hierba (prefijo o raíz); *herbívoro*, animal que come plantas.

hetero-: otro (prefijo); *heterotrófico*, organismo que se alimenta de otros organismos.

hidro-: agua (prefijo); *hidrofílico*, que lo atrae el agua.

hiper-: arriba, mayor (prefijo); *hipertónico,* que tiene una presión osmótica mayor (normalmente una concentración mayor del soluto).

hipo-: abajo, menor (prefijo); *hipodérmico,* debajo de la piel.

hom-, homo-, homeo-: igual (prefijo); *homeostasis,* mecanismo que permite mantener constantes las condiciones internas de un organismo ante los cambios de las condiciones externas.

in-: privativo (prefijo); *incapacidad,* falta de capacidad para cumplir una función.

inter-: entre (prefijo); *interneurona,* neurona que recibe señales de una o más neuronas y envía señales a una o varias neuronas.

intra-: dentro (prefijo); *intracelular,* relativo a un proceso o compuesto que está dentro de la célula.

iso-: igual (prefijo); *isotónico,* relativo a una solución que tiene la misma presión osmótica que otra.

-itis: inflamación (sufijo); *hepatitis,* inflamación (o infección) del hígado.

lacto-: leche (prefijo o raíz); *lactosa,* principal azúcar de la leche de los mamíferos.

leuco-: blanco (prefijo); *leucocito*, glóbulo blanco, un tipo de célula sanguínea.

lip-: grasa (prefijo o raíz); *lípido,* categoría química a la que pertenecen las grasas, aceites y esteroides.

liso-, -lisis: separación, división (prefijo, raíz, o sufijo); *lisis,* acto de dividir una célula.

-logía: estudio (sufijo); *biología*, estudio de la vida.

macro-: grande (prefijo); *macrófago,* leucocito grande que destruye células invasoras.

médula: sustancia intermedia (raíz); *médula,* capa interna del riñón.

mega-: grande (prefijo); *megaspora,* espora grande haploide (femenina) formada por división meiótica de células en las plantas.

-mero: segmento, sección del cuerpo (sufijo); *sarcómero,* unidad funcional de una célula muscular.

meso-: mitad, centro (prefijo); *mesófilo,* capas intermedias de las células de una hoja.

meta-: cambio, después (prefijo); *metamorfosis*, cambio de la forma corporal (por ejemplo, el desarrollo de una larva a un adulto).

micro-: pequeño (prefijo); *microscopio,* instrumento para ver objetos pequeños.

mili-: mil (prefijo); *milímetro,* unidad de longitud; milésima parte de un metro.

mio-: músculo (prefijo); *miofibrilla,* estructura de proteínas en las células musculares.

mito-: enhebrar (prefijo); *mitosis,* división de la célula (en la que los cromosomas aparecen como hebras).

mono-: simple (prefijo); *monocotiledónea*, planta angiosperma con un cotiledón en la semilla.

morfe-, morfo-: forma (prefijo o raíz); *polimórfico*, que tiene numerosas formas.

multi-: muchos (prefijo); *multicelular,* relativo a un organismo compuesto por más de una célula.

nefro-: riñón (prefijo); *nefrona,* unidad funcional del riñón de los mamíferos.

neo-: nuevo (prefijo); *neonatal,* relativo o que afecta al recién nacido.

neumo-: pulmón (raíz); *neumonía*, enfermedad de los pulmones.

neuro-: nervio (prefijo o raíz); *neurona,* célula nerviosa.

neutr-: de ningún género o grupo (raíz); *neutrón,* partícula subatómica sin carga que se encuentra en el núcleo del átomo.

oligo-: poco (prefijo); *oligómero,* molécula compuesta por pocas subunidades (*véase* también *poli-*).

omni-: todo (prefijo); *omnívoro,* animal que come plantas y animales.

oo, ovi-, ovo-: óvulo (prefijo); *ovocito,* una de las etapas celulares en la formación del óvulo.

opsi-: vista (prefijo o raíz); *opsina,* parte de la proteína del pigmento ocular que absorbe la luz.

opso-: alimento preparado (prefijo o raíz); *opsonización*, proceso por el que anticuerpos o complementos hacen que las bacterias sean más fáciles de fagocitar para los leucocitos.

-osis: condición, enfermedad (sufijo); *ateroesclerosis,* enfermedad en la que las paredes de las arterias se engruesan y endurecen.

os-, osteo-: hueso (prefijo o raíz); *osteoporosis,* enfermedad en la que los huesos se vuelven esponjosos y se debilitan.

para-: junto (prefijo); *paratiroidea*, glándula situada junto a la glándula tiroidea.

pater-, patro-: padre (raíz); *paternal*, relativo al padre.

-patía: enfermedad (sufijo); *neuropatía,* enfermedad del sistema nervioso.

pato-: enfermedad (prefijo o raíz); *patología,* estudio de las enfermedades o de los tejidos enfermos.

peri-: alrededor (prefijo); *periciclo*, capa celular exterior del cilindro vascular de la raíz de una planta.

-plasma: sustancia formada (prefijo, raíz, o sufijo); *citoplasma,* material dentro de una célula.

-ploide: cromosomas (raíz); *diploide*, que tiene cromosomas homólogos en pares.

-podo: pie (raíz o sufijo); *gastrópodo* (literalmente, "pie-estómago"), clase de moluscos, principalmente caracoles, que se arrastran sobre la superficie ventral.

poli-: muchos (prefijo); *polisacárido*, carbohidrato complejo formado de muchos monosacáridos como subunidades (*véase* también *oligo-*).

post- postero-: detrás (prefijo); *posterior*, relativo a la parte que queda detrás.

pre-, pro-: antes, frente a (prefijo); *previo,* que sucede primero.

prim-: primero (prefijo); *pared celular primaria*, la primera pared celular que se forma entre las células vegetales durante la división.

pro-: antes (prefijo); *procarionte,* célula que no tiene núcleo definido (debido a que se desarrolló antes de que evolucionara el núcleo).

proto-: primero (prefijo); *protocélula*, ancestro evolutivo hipotético de la primera célula.

pseudo-, seudo–: falso (prefijo); *pseudópodo* (literalmente, "pie falso"), extensión de la membrana plasmática por la que algunas células, como las amibas, se mueven y capturan a sus presas.

ren: riñón (raíz); *suprarrenal*, glándula unida al riñón de los mamíferos.

retro-: hacia atrás (prefijo); *retrovirus,* virus que usa el ARN como su material genético; este ARN debe copiarse "hacia atrás" del ADN cuando el virus infecta una célula.

sarco-: músculo (prefijo); *retículo sarcoplasmático*, retículo endoplasmático modificado para almacenar calcio, el cual se encuentra en las células musculares.

semi-: mitad (prefijo); *replicación semiconservativa*, mecanismo de replicación del ADN en el que una cadena de la doble hélice original se utiliza como molde para sintetizar a la nueva hebra de ADN.

sim-: igual (prefijo); *simpátrico* (literamente, "mismo padre"), que se encuentra en la misma región.

-soma-, somato-: cuerpo (prefijo o sufijo); *sistema nervioso somático*, parte del sistema nervioso periférico que controla los músculos esqueléticos con los que se mueve el cuerpo.

sub-: bajo, debajo (prefijo); *subcutáneo*, debajo de la piel.

telo-: fin (prefijo); *telofase*, la última fase de la mitosis y la meiosis.

term-, termo-: calor (prefijo o raíz); *termorregulación*, regulación de la temperatura del organismo.

testi-: testigo (prefijo o raíz); *testículo,* órgano reproductor masculino (derivado de la costumbre de la antigua Roma por la que sólo los hombres tenían personalidad legal; *testimonio* viene del mismo origen).

trans-: del otro lado, a través de (prefijo); *transgénico*, que tiene genes de otro organismo (por lo común de otra especie); los genes se mueven "a través" de otra especie.

tri-: tres (prefijo); *triploide*, que tiene tres copias de cada cromosoma homólogo.

trofo: comida, nutrimento (raíz); *autótrofo*, que se alimenta por sus propios medios (por ejemplo, por fotosíntesis).

-trópico, -tropo-: cambio, giro, movimiento (sufijo o raíz); *fototropismo*, movimiento de una planta en la dirección de la luz.

ultra-: de más allá (prefijo); *ultravioleta*, luz de longitud de onda mayor que la de la luz violeta.

uni-: uno (prefijo); *unicelular*, relativo a un organismo formado de una sola célula.

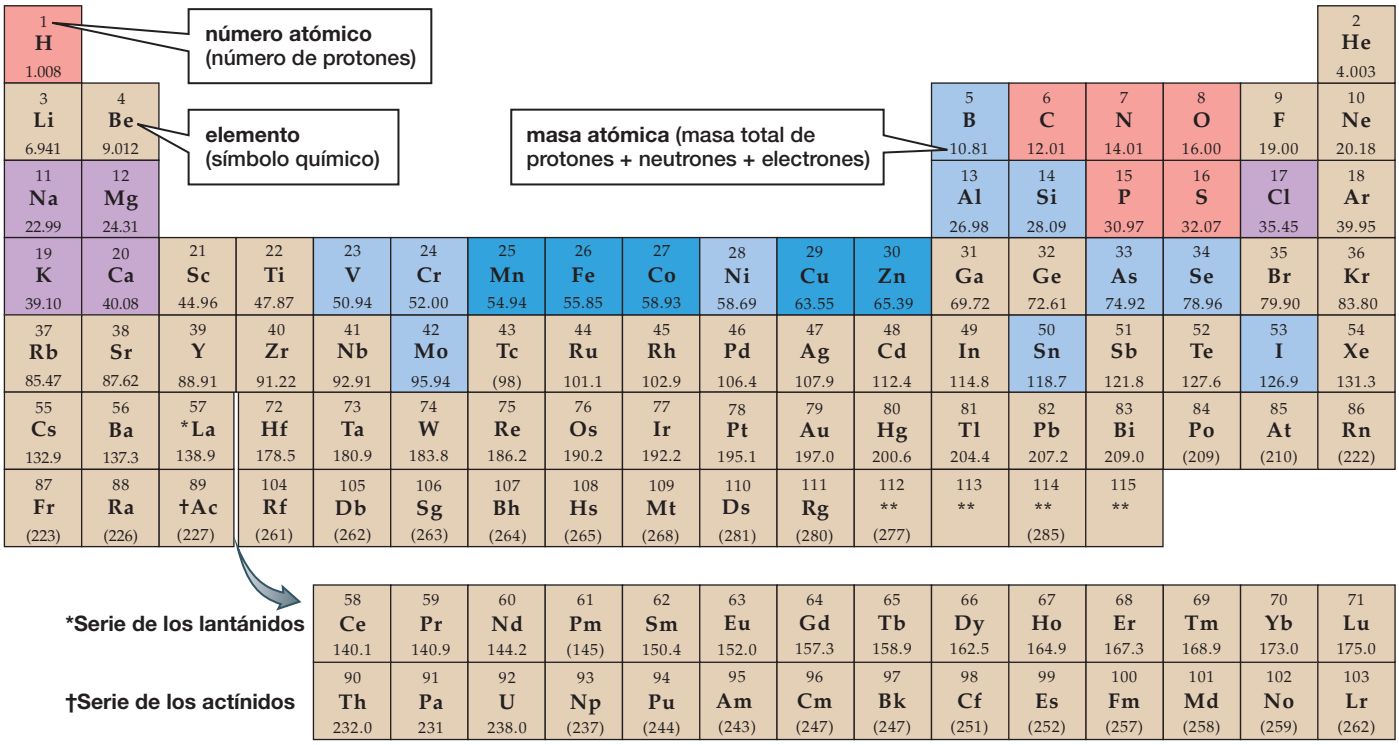
vita: vida (raíz); *vitamina*, molécula que se requiere en la dieta para el buen funcionamiento del organismo.

-voro: que come (raíz); *herbívoro*, animal que come plantas.

zoo-, zoa-: animal (raíz); *zoología*, estudio de los animales.

Apéndice II

Tabla periódica de los elementos


número atómico (número de protones)
elemento (símbolo químico)
masa atómica (masa total de protones + neutrones + electrones)
*Serie de los lantánidos
†Serie de los actínidos

1 H 1.008																	2 He 4.003
3 Li 6.941	4 Be 9.012											5 B 10.81	6 C 12.01	7 N 14.01	8 O 16.00	9 F 19.00	10 Ne 20.18
11 Na 22.99	12 Mg 24.31											13 Al 26.98	14 Si 28.09	15 P 30.97	16 S 32.07	17 Cl 35.45	18 Ar 39.95
19 K 39.10	20 Ca 40.08	21 Sc 44.96	22 Ti 47.87	23 V 50.94	24 Cr 52.00	25 Mn 54.94	26 Fe 55.85	27 Co 58.93	28 Ni 58.69	29 Cu 63.55	30 Zn 65.39	31 Ga 69.72	32 Ge 72.61	33 As 74.92	34 Se 78.96	35 Br 79.90	36 Kr 83.80
37 Rb 85.47	38 Sr 87.62	39 Y 88.91	40 Zr 91.22	41 Nb 92.91	42 Mo 95.94	43 Tc (98)	44 Ru 101.1	45 Rh 102.9	46 Pd 106.4	47 Ag 107.9	48 Cd 112.4	49 In 114.8	50 Sn 118.7	51 Sb 121.8	52 Te 127.6	53 I 126.9	54 Xe 131.3
55 Cs 132.9	56 Ba 137.3	57 *La 138.9	72 Hf 178.5	73 Ta 180.9	74 W 183.8	75 Re 186.2	76 Os 190.2	77 Ir 192.2	78 Pt 195.1	79 Au 197.0	80 Hg 200.6	81 Tl 204.4	82 Pb 207.2	83 Bi 209.0	84 Po (209)	85 At (210)	86 Rn (222)
87 Fr (223)	88 Ra (226)	89 †Ac (227)	104 Rf (261)	105 Db (262)	106 Sg (263)	107 Bh (264)	108 Hs (265)	109 Mt (268)	110 Ds (281)	111 Rg (280)	112 ** (277)	113 **	114 ** (285)	115 **			

58 Ce 140.1	59 Pr 140.9	60 Nd 144.2	61 Pm (145)	62 Sm 150.4	63 Eu 152.0	64 Gd 157.3	65 Tb 158.9	66 Dy 162.5	67 Ho 164.9	68 Er 167.3	69 Tm 168.9	70 Yb 173.0	71 Lu 175.0
90 Th 232.0	91 Pa 231	92 U 238.0	93 Np (237)	94 Pu (244)	95 Am (243)	96 Cm (247)	97 Bk (247)	98 Cf (251)	99 Es (252)	100 Fm (257)	101 Md (258)	102 No (259)	103 Lr (262)

La primera tabla periódica de los elementos fue concebida por el químico ruso Dmitri Mendeleev. Los números atómicos de los elementos (número de protones en el núcleo) aumentan en el orden normal de lectura: de izquierda a derecha y de arriba abajo. La tabla es "periódica" porque los elementos de una columna o familia poseen propiedades químicas similares, de modo que esos elementos similares se repiten "periódicamente" en cada grupo o periodo. Por ejemplo, los elementos que forman iones con una única carga positiva (H, Li, Na, K, etc.) aparecen como el primer elemento de cada periodo.

Las casillas vacías de la tabla son consecuencia del número máximo de electrones de la capa electrónica más reactiva de los átomos, la capa exterior. Únicamente se requieren dos electrones para llenar por completo la primera capa, así que el primer periodo de la tabla periódica contiene sólo dos elementos: H y He. Se necesitan ocho electrones para llenar la segunda y la tercera capas, así que hay ocho elementos en el segundo y el tercer periodos. Hacen falta 18 electrones para llenar la cuarta y quinta capas, así que hay 18 elementos en esos periodos.

La serie de los lantánidos y la serie de los actínidos se colocan por comodidad en la parte inferior de la parte central de la tabla periódica: se necesitan 32 electrones para llenar completamente la sexta y séptima capas, de modo que la tabla periódica aumentaría excesivamente si se incluyeran todos estos elementos en el sexto y séptimo periodos.

Los elementos importantes que se encuentran en los seres vivos se destacan con color. Los elementos en rojo pálido son los seis más abundantes en los seres vivos. Los elementos que forman los cinco iones más abundantes de los seres vivos están en morado. Los elementos importantes para la vida que se encuentran en pequeñas proporciones aparecen en azul oscuro (los más comunes) o azul claro (los menos comunes). En cuanto a los elementos radiactivos, las masas atómicas se dan entre paréntesis y representan el isótopo más común o el más estable. Los elementos indicados con dos asteriscos todavía no reciben un nombre.

Apéndice III

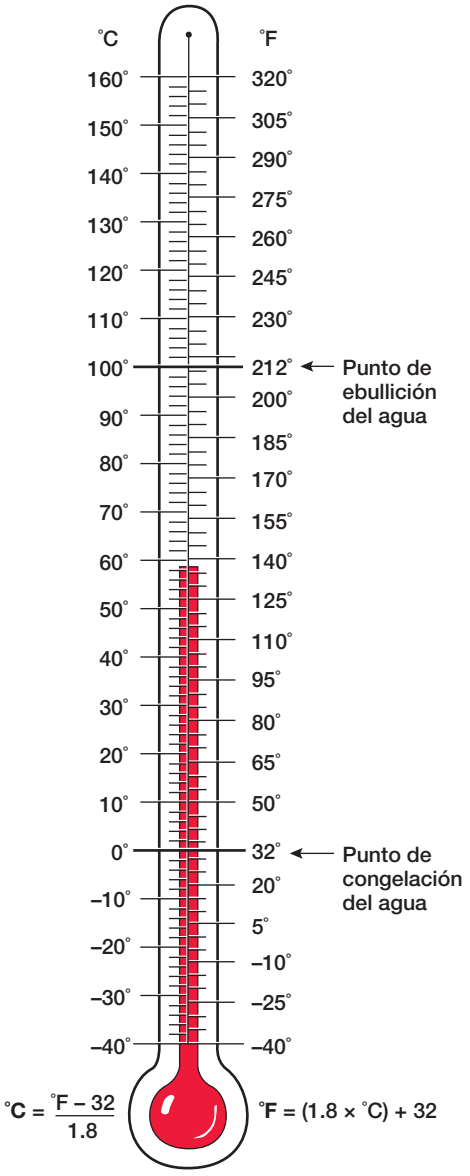
Conversiones del sistema métrico

Para convertir unidades métricas:	Multiplique por:	Para obtener unidades inglesas:
Longitud		
Centímetros (cm)	0.3937	Pulgadas (pulg)
Metros (m)	3.2808	Pies (pie)
Metros (m)	1.0936	Yardas (yd)
Kilómetros (km)	0.6214	Millas (mi)
Área		
Centímetros cuadrados (cm^2)	0.155	Pulgadas cuadradas ($pulg^2$)
Metros cuadrados (m^2)	10.7639	Pies cuadrados (pie^2)
Metros cuadrados (m^2)	1.1960	Yardas cuadradas (yd^2)
Kilómetros cuadrados (km^2)	0.3831	Millas cuadradas (mi^2)
Hectáreas (ha) (10,000 m^2)	2.4710	Acres (a)
Volumen		
Centímetros cúbicos (cm^3)	0.06	Pulgadas cúbicas ($pulg^3$)
Metros cúbicos (m^3)	35.30	Pies cúbicos (pie^3)
Metros cúbicos (m^3)	1.3079	Yardas cúbicas (yd^3)
Kilómetros cúbicos (km^3)	0.24	Millas cúbicas (mi^3)
Litros (L)	1.0567	Cuartos (qt), EU
Litros (L)	0.26	Galones (gal), EU
Masa		
Gramos (g)	0.03527	Onzas (oz)
Kilogramos (kg)	2.2046	Libras (lb)
Tonelada métrica (tonelada) (t)	1.10	Toneladas (ton)
Velocidad		
Metros por segundo (m/s)	2.24	Millas por hora (mi/h)
Kilómetros por hora (km/h)	0.62	Millas por hora (mi/h)

Para convertir unidades métricas:	Multiplique por:	Para obtener unidades inglesas:
Longitud		
Pulgadas (pulg)	2.54	Centímetros (cm)
Pies (pie)	0.3048	Metros (m)
Yardas (yd)	0.9144	Metros (m)
Millas (mi)	1.6094	Kilómetros (km)
Área		
Pulgadas cuadradas ($pulg^2$)	6.45	Centímetros cuadrados (cm^2)
Pies cuadrados (pie^2)	0.0929	Metros cuadrados (m^2)
Yardas cuadradas (yd^2)	0.8361	Metros cuadrados (m^2)
Millas cuadradas (mi^2)	2.5900	Kilómetros cuadrados (km^2)
Acres (a)	0.4047	Hectáreas (ha) (10,000 m^2)
Volumen		
Pulgadas cúbicas ($pulg^3$)	16.39	Centímetros cúbicos (cm^3)
Pies cúbicos (pie^3)	0.028	Metros cúbicos (m^3)
Yardas cúbicas (yd^3)	0.765	Metros cúbicos (m^3)
Millas cúbicas (mi^3)	4.17	Kilómetros cúbicos (km^3)
Cuartos (qt), EU	0.9463	Litros (L)
Galones (gal), EU	3.8	Litros (L)
Masa		
Onzas (oz)	28.3495	Gramos (g)
Libras (lb)	0.4536	Kilogramos (kg)
Toneladas (ton)	0.91	Tonelada métrica (tonelada) (t)
Velocidad		
Millas por hora (mi/h)	0.448	Metros por segundo (m/s)
Millas por hora (mi/h)	1.6094	Kilómetros por hora (km/h)

Prefijos métricos

Prefijo		Significado	
giga-	G	10^9 =	1,000,000,000
mega-	M	10^6 =	1,000,000
kilo-	k	10^3 =	1,000
hecto-	h	10^2 =	100
deka-	da	10^1 =	10
		10^0 =	1
deci-	d	10^{-1} =	0.1
centi-	c	10^{-2} =	0.01
milli-	m	10^{-3} =	0.001
micro-	μ	10^{-6} =	0.000001



Apéndice IV

Clasificación de los principales grupos de eucariontes*

Reino	Filum o clase	Nombre común
Excavata	Parabasalia	Parabasálidos
	Diplomonadida	Diplomonados
Euglenozoa	Euglenida	Euglénidos
	Kinetoplastida	Kinetoplástidos
Stramenopila	Oomycota	Mohos acuáticos
	Phaeophyta	Algas pardas
	Bacillariophyta	Diatomeas
Alveolata	Apicomplexa	Esporozoarios
	Pyrrophyta	Dinoflagelados
	Ciliophora	Ciliados
Rhizaria	Foraminifera	Foraminíferos
	Radiolaria	Radiolarios
Amoebozoa	Tubulinea	Amebas
	Myxomycota	Mohos deslizantes acelulares
	Acrasiomycota	Mohos deslizantes celulares
Rhodophyta		Algas rojas
Chlorophyta		Algas verdes
Plantae	Bryophyta	Plantas hepáticas, musgos
	Pteridophyta	Helechos
	Coniferophyta	Árboles de hojas perennes
	Anthophyta	Plantas con flores
Fungi	Chytridiomycota	Quítridos
	Zygomycota	Zigomicetos
	Glomeromycota	Glomeromicetos
	Ascomycota	Ascomicetos
	Basidiomycota	Basidiomicetos
Animalia	Porifera	Esponjas
	Cnidaria	Hidras, anémonas de mar, medusas, corales
	Ctenophora	Ctenóforos
	Platyhelminthes	Platelmintos
	Annelida	Gusanos segmentados
	Oligochaeta	Lombrices de tierra
	Polychaeta	Gusanos tubulares
	Hirudinea	Sanguijuelas
	Mollusca	Moluscos
	Gastropoda	Caracoles
	Pelecypoda	Mejillones, almejas
	Cephalopoda	Calamares, pulpos
	Nematoda	Nematodos
	Arthropoda	Artrópodos
	Insecta	Insectos
	Arachnida	Arañas, garrapatas
	Crustacea	Cangrejos, langostas
	Myriapoda	Milpiés, ciempiés
	Chordata	Cordados
	Urochordata	Tunicados
	Cephalochordata	Lanceolados
	Myxini	Mixinos
	Petromyzontiformes	Lampreas
	Chondrichthyes	Tiburones, mantarrayas
	Actinopterygii	Peces de aletas radiales
	Actinistia	Celacantos
	Dipnoi	Pulmonados
	Amphibia	Anfibios (ranas, salamandras)
	Reptilia	Reptiles (tortugas, cocodrilos, aves, serpientes, lagartos)
	Mammalia	Mamíferos

* En la tabla se anotan exclusivamente las categorías taxonómicas descritas en el texto.

Glosario

abiótico: sin vida. La parte abiótica de un ecosistema comprende: suelo, rocas, agua y atmósfera.

absorción: proceso mediante el cual los nutrimentos entran en un organismo a través de las células que revisten el aparato digestivo.

aceite: lípido compuesto de tres ácidos grasos, algunos de los cuales son insaturados. Se une por enlace covalente a una molécula de glicerol. Los aceites son líquidos a temperatura ambiente.

aceptor primario de electrones: molécula en el centro de reacción del fotosistema que acepta un electrón de una de dos moléculas de clorofila *a* de ese centro y lo transfiere a la cadena de transporte de electrones contigua.

ácido: compuesto que libera iones hidrógeno (H^+) en solución; solución con un pH de menos de 7. Se dice de la solución con una concentración de H^+ que excede la del OH^-.

ácido abscísico: hormona vegetal que inhibe la acción de otras hormonas, con lo cual quedan en estado latente semillas y brotes, y se cierran los estomas.

ácido desoxirribonucleico (ADN): molécula compuesta por nucleótidos de desoxirribosa. Contiene la información genética de todos los seres vivos.

ácido graso: molécula orgánica compuesta de una cadena larga de átomos de carbono, con un grupo carboxílico (COOH) en un extremo. Puede ser saturado (cuando todos los enlaces entre los átomos de carbono son sencillos) o insaturado (cuando se presentan uno o más enlaces dobles entre los átomos de carbono).

ácido graso esencial: ácido graso necesario como nutrimento. El organismo es incapaz de sintetizar los ácidos grasos esenciales, así que deben suministrarse con la dieta.

ácido nucleico: molécula orgánica compuesta de nucleótidos. Los dos ácidos nucleicos comunes son el ácido ribonucleico (ARN) y el ácido desoxirribonucleico (ADN).

ácido ribonucleico (ARN): molécula compuesta de nucleótidos de ribosa, consistentes cada uno de un grupo fosfato, el azúcar ribosa y una de las siguientes bases: adenina, citocina, guanina o uracilo. Participa en la conversión de la información del ADN en proteínas. También, material genético de algunos virus.

acrosoma: vesícula situada en la punta de la cabeza de un espermatozoide; esta vesícula contiene las enzimas necesarias para disolver las capas que protegen al óvulo.

actina: proteína muscular importante cuyas interacciones con la miosina producen contracción. Se encuentra en los filamentos delgados de las fibras musculares. *Véase también* miosina.

acuaporina: proteína de canal en la membrana plasmática de una célula que es selectivamente permeable al agua.

acuífero: depósito subterráneo de agua dulce que muchas veces se usa como fuente para riego.

adaptación: rasgo que aumenta la capacidad de un individuo para sobrevivir y reproducirse, en comparación con aquellos que no tienen el rasgo.

adenina (A): base nitrogenada que se encuentra en el ADN y el ARN. Se abrevia como A.

adenosín difosfato (ADP): molécula compuesta del azúcar ribosa, la base adenina y dos grupos fosfato. Cuando se le une otro grupo fosfato forma al ATP.

adenosín monofosfato cíclico (AMP_C): nucleótido cíclico formado por muchas células blanco como respuesta de la recepción de un estímulo provocado por derivados de aminoácidos o de hormonas peptídicas que causan cambios metabólicos en la célula.

adenosín trifosfato (ATP): molécula compuesta del azúcar ribosa, la base adenina y tres grupos fosfatos. Es el principal portador de energía en las células. Los últimos dos grupos fosfato están unidos por enlaces de "alta energía".

adhesión: tendencia de las moléculas polares (como el agua) a adherirse a las superficies polares (como el vidrio).

ADN helicasa: enzima que desdobla la doble hélice del ADN durante su replicación.

ADN ligasa: enzima que une el azúcar de un nucleótido con el grupo fosfato de otro en una hebra de ADN, de tal modo que se forma un esqueleto continuo de azúcar-fosfato.

ADN polimerasa: enzima que une nucleótidos de ADN en una hebra continua tomando como molde una hebra preexistente de ADN.

ADN recombinante: ADN que fue alterado por la adición de ADN de otro organismo de una especie diferente.

aeróbico: proceso en el que un organismo realiza la respiración en presencia de oxígeno.

aerobio: organismo que vive en presencia de oxígeno.

afloramiento: flujo ascendente que lleva agua fresca y repleta de nutrimentos de las profundidades del mar a la superficie.

agresión: comportamiento antagonista, normalmente entre miembros de la misma especie y que muchas veces es resultado de la competencia por los recursos.

aislamiento reproductivo: incapacidad de los organismos de una población de cruzarse con los de otra. Se debe a mecanismos de aislamiento anteriores o posteriores al acoplamiento.

alantoides: una de las membranas embrionarias de los reptiles, aves y mamíferos. En los reptiles funciona como un órgano de almacenamiento de desechos; en los mamíferos, forma la mayor parte del cordón umbilical.

albinismo: condición hereditaria recesiva causada por alelos defectuosos de los genes que codifican las enzimas necesarias para la síntesis de melanina, el principal pigmento de la piel y el pelo de los mamíferos; el albinismo conlleva piel y pelo de color blanco.

albura: xilema secundario joven que transporta agua y minerales en el tronco.

aldosterona: hormona secretada por la corteza suprarrenal que regula la concentración de iones en sangre estimulando la reabsorción de sodio en los riñones y las glándulas sudoríparas.

alelo: una de varias formas alternativas de un gen en particular.

alelos múltiples: muchos alelos de un solo gen, que pueden ser docenas o centenas, como resultado de mutaciones.

alergia: respuesta inflamatoria producida por el cuerpo en respuesta a la invasión de materiales extraños, como polen, que por sí mismos son inofensivos.

alga: todo protista fotosintético.

almidón: polisacárido que se compone de cadenas con y sin ramificaciones de moléculas de glucosa. Las plantas lo usan como molécula de reserva de carbohidratos.

alternancia de generaciones: ciclo de vida, característico de las plantas, en el que una generación de esporofita diploide (productor de esporas) alterna con una generación de gametofito haploide (productor de gametos).

altruismo: comportamiento que beneficia a otros individuos al tiempo que mengua la conveniencia del individuo que realiza el comportamiento.

alveolado: miembro de los Alveolata, un clado grande de protistas. Los alveolados, que se caracterizan por un sistema de sacos debajo de la membrana celular, abarcan a los ciliados, dinoflagelados y apicomplexos.

alveolo: diminuto saco aéreo dentro de los pulmones, rodeado por capilares, donde tiene lugar el intercambio de gases de la sangre.

ameba: protista amoebozoa que se vale de un medio característico de locomoción extendiendo una proyección celular llamada *pseudópodo*. También se conoce como *ameba lobosa*.

amebozoo: miembro de los amoebozoa, un clado protista. Los amebozoos, que en general carecen de caparazón y se mueven extendiendo pseudópodos, incluyen a las amebas lobosas y los mixomicetos.

amígdala: (1) cúmulo de tejido linfático situado en la entrada de la faringe que contiene macrófagos y linfocitos. Destruye muchos microbios que entran en el cuerpo por la boca y estimula la respuesta inmunitaria adquirida a éstos. (2) parte del prosencéfalo de los vertebrados que produce las respuestas conductuales apropiadas a los estímulos ambientales.

amilasa: enzima que se encuentra en la saliva y en las secreciones pancreáticas, que cataliza la descomposición del almidón.

aminoácido: subunidad de la que están formadas las proteínas, compuesta de un átomo de carbono central unido a un grupo amino ($—NH_2$), un grupo carboxilo (—COOH), un átomo de hidrógeno y un radical, grupo variable de átomos denotado con la letra *R*.

aminoácido esencial: aminoácido necesario como nutrimento. El organismo es incapaz de sintetizar los aminoácidos esenciales, así que deben suministrarse con la dieta.

amniocentesis: método de muestreo del líquido amniótico que rodea al feto. Se inserta una aguja estéril por la pared abdominal, el útero y el saco amniótico de una gestante y se extraen de 10 a 20 mililitros de líquido amniótico. Es posible practicar varias pruebas con el líquido y las células fetales que lleva suspendidas, con el fin de obtener información sobre el desarrollo y el estatus genético del feto.

amnios: una de las membranas embrionarias de los reptiles, aves y mamíferos. Comprende una cavidad llena de líquido que rodea al feto.

amoniaco: NH_3; desecho nitrogenado muy tóxico, producido por la descomposición de un aminoácido. En el hígado de los mamíferos se convierte en urea.

amortiguador: compuesto que aminora los cambios de pH retirando o liberando en forma reversible iones hidrógeno.

anaeróbico: proceso en el que un organismo realiza la respiración en ausencia de oxígeno.

anaerobio: organismo que puede vivir y medrar en ausencia de oxígeno.

anafase: en la mitosis, etapa en la que las cromátidas hermanas de cada cromosoma se separan unas de otras y se mueven a los polos opuestos de la célula. En la meiosis I, etapa en la que los cromosomas homólogos, consistentes de dos cromátidas hermanas, se separan. En la meiosis II, etapa en la que las cromátidas hermanas de cada cromosoma homólogo se separan una de otra y se mueven a los polos opuestos de la célula.

andrógeno: hormona sexual masculina.

anemia de células falciformes: enfermedad recesiva causada por la sustitución de un solo aminoácido en la molécula de hemoglobina. Las moléculas de la hemoglobina de la anemia de células falciformes tienden a aglutinarse, de tal forma que distorsionan la forma de los glóbulos rojos, hacen que se rompan y obstruyen los capilares.

anfibio: miembro del clado corado de los Amphibia, que abarca a las ranas, sapos, salamandras y ápodos.

angina: dolor de pecho por reducción del aporte de sangre al músculo cardiaco; esto es causado por una obstrucción de las arterias coronarias.

angiosperma: planta vascular con flores.

angiotensina: hormona que regula el agua en los mamíferos por medio de la estimulación de cambios fisiológicos que incrementan el volumen de sangre y la presión arterial.

anillo anual: patrón alternado de xilema claro (temprano) y oscuro (tardío) en tallos y raíces leñosas. Se forma como resultado de la disponibilidad desigual de agua en diferentes estaciones del año, normalmente primavera y verano.

antera: parte superior del estambre, donde se desarrolla el polen.

anteridio: estructura de las plantas no vasculares y ciertas plantas sin semillas en la que se producen las células sexuales masculinas.

antibiótico: compuesto químico que ayuda a combatir infecciones destruyendo o aminorando la multiplicación de bacterias, hongos y esporas.

anticodón: secuencia de tres bases en el ARN de transferencia que es complementaria de las tres bases de un codón del ARN mensajero.

anticoncepción: prevención del embarazo.

anticuerpo: proteína producida por las células del sistema inmunitario que se combina con un antígeno particular y normalmente facilita la destrucción del antígeno.

antígeno: molécula compleja, normalmente una proteína o polisacárido, que estimula la producción de un anticuerpo específico.

antioxidante: toda molécula que reacciona con radicales libres y neutraliza su capacidad de dañar a las moléculas orgánicas. Las vitaminas C y E son ejemplos de moléculas antioxidantes.

aparato de Golgi: apilamiento de sacos membranosos, presente en la mayoría de las células eucariontes, donde se procesan y separan los componentes de la membrana y los materiales de secreción.

aparato digestivo: grupo de órganos encargados de ingerir los alimentos, descomponerlos en moléculas simples que puedan ser absorbidas por el sistema circulatorio y expulsar del cuerpo los desechos sin digerir.

aparato urinario: aparato que produce, guarda y elimina la orina, la cual contiene desechos, exceso de agua y nutrimentos, y tóxicos o sustancias extrañas. El aparato urinario es crucial para mantener las condiciones homeostáticas del torrente sanguíneo. En los mamíferos comprende los riñones, los uréteres, la vejiga y la uretra.

aparato vestibular: parte del oído interno que consta del vestíbulo y los canales semicirculares. Participa en la detección de la gravedad y de la inclinación y movimientos de la cabeza.

apicomplejo: miembro del clado protista Apicomplexa, que abarca a la mayor parte de los eucariontes monocelulares parásitos, como *Plasmodium*, que causa el paludismo en los seres humanos. Los apicomplejos son parte del grupo de los alveolados.

apoplejía: interrupción del aporte de sangre a una parte del cerebro causada por la ruptura de una arteria o el bloqueo de una arteria por un coágulo de sangre. La pérdida del aporte sanguíneo lleva rápidamente a la muerte de la zona del cerebro afectada.

aprendizaje: modificación de una conducta como respuesta a la experiencia.

aprendizaje intuitivo: aprendizaje en el que se resuelve un problema al comprender las relaciones entre sus componentes, más que por ensayo y error.

aprendizaje por prueba y error: aprendizaje en el que el comportamiento se modifica en respuesta a las consecuencias positivas o negativas de un acto.

aptitud: éxito reproductivo de un organismo, en relación con el éxito reproductivo promedio de una población.

árbol genealógico: diagrama que muestra las relaciones genéticas entre un conjunto de individuos, normalmente con respecto a rasgos genéticos específicos.

Archaea: uno de los tres dominios de los seres vivos. Comprende los procariontes que tienen una relación lejana con los miembros del dominio Bacteria.

ARN de transferencia (ARNt): tipo de ARN que se enlaza a un aminoácido específico, lo lleva a un ribosoma y lo sitúa a modo de incorporarlo en la hebra creciente de proteína durante la síntesis de ésta. Un conjunto de tres bases de ARNt (el anticodón) es complementario del conjunto de tres bases de ARNm (el codón) que codifica un aminoácido específico en el código genético.

ARN mensajero (ARNm): hebra de ARN complementaria del ADN de un gen, que lleva la información genética del ADN a los ribosomas para realizar la síntesis de proteínas. Las secuencias de tres bases en el ARNm se llaman codones y especifican los aminoácidos que deben incorporarse en una proteína.

ARN polimerasa: en la síntesis del ARN, enzima que cataliza el enlace de nucleótidos libres del ARN para formar una hebra continua usando nucleótidos de ARN complementarios de los que se encuentran en una de las hebras del ADN.

ARN ribosómico (ARNr): tipo de ARN que se une con proteínas para formar ribosomas.

arqueas: procariontes miembros del dominio Archaea, uno de los tres dominios de los seres vivos. Se relacionan muy lejanamente con el dominio Bacteria.

arquegonio: en las plantas no vasculares y ciertas plantas vasculares sin semilla, estructura en la que se producen las células sexuales femeninas.

arrecife de coral: ecosistema creado por animales (corales formadores de arrecifes) y algas en aguas tropicales cálidas.

arteria: vaso con paredes musculares elásticas que lleva la sangre desde el corazón.

arteria renal: arteria que lleva sangre a los riñones.

arteriola: arteria pequeña que desemboca en capilares. La constricción de las arteriolas regula el aporte sanguíneo a varias partes del cuerpo.

articulación: región flexible entre dos unidades rígidas de un exoesqueleto o endoesqueleto, la cual permite el movimiento entre las unidades.

articulación en bisagra: articulación en la que los huesos se unen de forma tal que sólo permiten el movimiento en dos direcciones, como el codo o la rodilla.

articulación neuromuscular: sinapsis formada entre una neurona motriz y una fibra muscular.

artrópodo: miembro del filum animal Arthropoda, que comprende a los insectos, arañas, garrapatas, ácaros, escorpiones, crustáceos, milpiés y ciempiés.

asa de Henle: parte especializada del túbulo de algunas nefronas de aves y mamíferos que produce un gradiente de concentración osmótico en el líquido que la rodea. Este gradiente hace posible la producción de orina más concentrada osmóticamente que el plasma sanguíneo.

asco: depósito en forma de saco en el que se forman esporas sexuales entre los miembros del filum de hongos Ascomycota.

ascomiceto: miembro del filum de hongos Ascomycota, cuyos miembros forman esporas sexuales en una especie de saco llamado asco.

ataque al corazón: reducción grave o bloqueo del flujo de sangre en una arteria coronaria, lo cual priva a parte del músculo cardiaco de su aporte de sangre.

ateroesclerosis: enfermedad caracterizada por la obstrucción de arterias por depósitos de colesterol y engrosamiento de las paredes arteriales.

átomo: mínima partícula de un elemento que conserva las propiedades de éste.

ATP sintasa: proteína de canal que se localiza en las membranas de tilacoides de los cloroplastos y en la membrana interna de la mitocondria que utiliza la energía de los iones hidrógeno que pasan por el canal hasta alcanzar su gradiente de concentración para producir ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico.

aurícula: cámara del corazón que recibe sangre venosa y la pasa al ventrículo.

autofecundación: unión del espermatozoide y el óvulo del mismo organismo.

autosoma: cromosoma somático que se presenta en pares homólogos en machos y hembras y que no lleva los genes que determinan el sexo.

autótrofo: literalmente, "que se alimenta a sí mismo"; por lo general se refiere a un organismo fotosintético, productor.

auxina: hormona vegetal que influye en muchas funciones de la planta, incluyendo el fototropismo, gravitropismo, dominio apical y ramificación de las raíces.

axón: extensión prolongada de una célula nerviosa, que se extiende del cuerpo celular a las terminaciones sinápticas de otras células nerviosas o de los músculos.

azúcar: molécula simple de un carbohidrato que puede ser un monosacárido o un polisacárido.

Bacteria: uno de los tres dominios de la vida. Está compuesto por procariontes que guardan una relación muy distante con los miembros del dominio Archaea.

bacteria desnitrificante: bacteria que descompone los nitratos y libera gas nitrógeno a la atmósfera.

bacteria fijadora del nitrógeno: bacteria que posee la capacidad de tomar nitrógeno (N_2) de la atmósfera y combinarlo con hidrógeno para formar amonio (NH^+_4).

bacterias: procariontes que pertenecen al dominio Bacteria, uno de los tres dominios de los seres vivos; guardan una relación muy distante con los miembros del dominio Archaea.

bacteriófago: virus que infecta específicamente a las bacterias.

banda de Caspary: banda cerosa y repelente al agua que se encuentra en las paredes celulares de las células del endodermo en una raíz y que evita la entrada y salida de agua y minerales por el cilindro vascular, a través del espacio extracelular.

barrera hematoencefálica: capilares relativamente impermeables del cerebro que protegen a las células cerebrales de compuestos químicos potencialmente dañinos que llegan al torrente sanguíneo.

base: (1) compuesto capaz de combinarse y neutralizar iones hidrógeno en una solución; solución con un pH de más de 7. (2) Una de las estructuras nitrogenadas de uno o dos anillos que distinguen un nucleótido de otro. En el ADN, las bases son adenina, guanina, citosina y timina.

básica: dícese de la solución con una concentración de H^+ menor que de OH^-. Dícese de una sustancia que combina con H^+.

basidio: célula diploide con forma de bastón, formada por miembros del filum de hongos Basidiomycota. Produce basidiosporas por meiosis.

basidiomiceto: (1) hongo del filum Basidiomycota cuyos miembros (que incluyen al moho, *Calvatia gigantea,* y hongo de madera) se reproducen por basidiosporas. (2) Miembro del filum de hongos Basidiomycota que incluye especies que producen esporas sexuales en células con forma de bastón llamadas basidios.

basidiospora: espora sexual formada por miembros del filum de hongos Basidiomycota.

bastón: célula fotorreceptora en forma de bastón en la retina de los vertebrados, sensible a la luz tenue, pero que no detecta colores. *Véase también* cono.

bazo: el mayor órgano del sistema linfático, situado en la cavidad abdominal. Produce macrófagos y filtra la sangre para retirar microbios y glóbulos rojos envejecidos y linfocitos (células B y T) que se reproducen durante las infecciones.

beta lámina plegada: forma de estructura secundaria exhibida por ciertas proteínas, como la seda, en la que varias cadenas de proteínas se encuentran contiguas y unidas por enlaces de hidrógeno.

bilis: secreción líquida producida por el hígado que se guarda en la vesícula y que se deposita en el intestino delgado durante la digestión. Consta de una mezcla compleja de sales biliares, agua, otras sales y colesterol.

biocapacidad: cálculo de los recursos sustentables y la capacidad de absorción de desechos de la tierra. Los cálculos están sujetos a cambio conforme las tecnologías modifican el aprovechamiento humano de los recursos.

biodegradable: capaz de descomponerse en elementos inocuos por obra de los descomponedores.

biodiversidad: diversidad de los seres vivos. Se mide como la variedad de las especies, variedad de los alelos de la poza génica de una especie o variedad de comunidades y entornos inertes de un ecosistema o de toda la biosfera.

biología de la conservación: aplicación de los conocimientos de la ecología y otros campos de la biología para entender y conservar la biodiversidad.

bioma: ecosistema terrestre que ocupa una zona extensa y que se caracteriza por un tipo específico de comunidad vegetal; por ejemplo, los desiertos.

biomasa: peso total de la materia viva de una zona definida.

biopelícula: comunidad de procariontes de una o más especies, en la que dichos procariontes producen y quedan envueltos en una masa que se adhiere a una superficie.

biorremedio: uso de organismos para retirar o eliminar tóxicos del entorno.

biosfera: parte de la tierra habitada por organismos vivos; incluye tanto factores bióticos como abióticos.

biotecnología: cualquier uso industrial o comercial o modificación de organismos, células o moléculas biológicos para alcanzar metas prácticas específicas.

biótico: viviente, que tiene vida.

blastocito: etapa temprana del desarrollo embrionario humano que consiste en una esfera hueca de células que envuelven una masa celular adherida a su superficie interna, lo cual se convierte en el embrión.

blastoporo: sitio donde la blástula sufre una hendidura (invaginación) para formar una gástrula.

blástula: en los animales, etapa embrionaria que se alcanza al final del clivaje y en la que el embrión consiste de una esfera hueca con una pared que tiene varias capas de células de grosor.

boca: apertura por la que entran los alimentos al aparato digestivo.

bocio: inflamación de la tiroides causada por deficiencia de yodo. Afecta el funcionamiento de la tiroides y sus hormonas.

bomba de sodio potasio: proteína de transporte activo que aprovecha la energía del ATP para extraer Na^+ e introducir K^+ en una célula. Produce y mantiene los gradientes de concentración de estos iones a través de la membrana plasmática, de modo que la concentración de Na^+ es mayor fuera que dentro de la célula y la concentración de K^+ es mayor dentro que fuera.

bosque caduco templado: bioma con inviernos fríos y veranos cálidos, con suficientes lluvias de verano para que los árboles crezcan y su sombra elimine los pastos. Se caracteriza por árboles que pierden las hojas en invierno (árboles deciduos), una adaptación que reduce al mínimo la pérdida de agua cuando el suelo está congelado.

bosque caduco tropical: bioma cálido todo el año, con estaciones húmeda y seca pronunciadas. Se caracteriza por árboles que pierden las hojas en la estación seca (árboles deciduos), una adaptación que reduce al mínimo la pérdida de humedad.

bosque de algas marinas: ecosistema variado que está conformado por grupos de algas marrón altas y vida marina asociada. Los bosques de algas marinas se encuentran en mares de todo el mundo, en aguas costeras frescas y con nutrimentos abundantes.

bosque lluvioso templado: bioma templado con abundante agua líquida todo el año, donde dominan las coníferas.

bosque septentrional de coníferas: bioma con inviernos largos y fríos y pocos meses de clima cálido. Está dominado por coníferas perennes. También se llama *taiga*.

bosque tropical de arbustos: bioma cálido todo el año con estaciones húmeda y seca pronunciadas (condiciones más secas que en el bosque caduco tropical). Se caracteriza por árboles bajos, deciduos y espinosos, bajo los cuales crecen pastos.

bosque tropical lluvioso: bioma con condiciones cálidas y uniformemente húmedas todo el año, dominado por árboles perennes de hoja ancha. Es el bioma más diverso.

branquia: en los animales acuáticos, tejido ramificado con abundantes capilares por los cuales circula el agua para el intercambio de gases.

bronquio: conducto que lleva el aire de la tráquea a los pulmones.

bronquiolo: conducto estrecho, formado por la ramificación repetida de los bronquios, que lleva el aire a los alveolos.

brote lateral: agrupamiento de células meristemáticas en el nodo de un tallo; en las condiciones apropiadas, crece como rama.

brote terminal: tejido meristemático y hojas primordiales alrededor que se encuentran en la punta de un retoño o una rama.

cabeza de la miosina: parte de la proteína miosina que se enlaza a las unidades de actina de un filamento grueso. La flexión de la cabeza de miosina mueve el filamento delgado hacia el centro del sarcómero y causa la contracción de la fibra muscular.

cadena alimentaria: relación de alimentación lineal en una comunidad, tomando un único representante de cada nivel trófico.

cadena de azúcar fosfato: cadena de azúcares y fosfatos del ADN y el ARN. El azúcar de un nucleótido se enlaza con el fosfato del siguiente en una hebra de ADN o ARN. Las bases del ADN o ARN se unen a los azúcares de la cadena.

cadena de transporte de electrones (CTE): serie de moléculas portadoras de energía que se encuentra en las membranas tilacoideas de los cloroplastos y en la membrana interna de la mitocondria, las cuales extraen energía de los electrones y generan ATP u otras moléculas energéticas.

calcitonina: hormona producida por la glándula tiroides; su función es inhibir la liberación de calcio de los huesos.

calentamiento global: aumento gradual de la temperatura de la atmósfera en todo el planeta, como resultado de una amplificación del efecto invernadero natural debido a las actividades humanas.

calor de fusión: energía que debe retirarse de un compuesto para transformarlo de líquido a sólido en su temperatura de congelación.

calor de vaporización: energía que debe suministrarse a un compuesto para transformarlo de líquido a gas en su temperatura de ebullición.

calor específico: cantidad de energía que se necesita para elevar un grado centígrado la temperatura de un gramo de sustancia.

caloría: cantidad de energía necesaria para elevar la temperatura de un gramo de agua un grado Celsius.

Caloría (con mayúscula inicial): unidad de medida del contenido de la energía de los alimentos. También se llama *kilocaloría* y es igual a mil calorías.

calostro: líquido amarillento con proteínas y anticuerpos que producen las glándulas mamarias antes de que comience la producción de leche.

cámbium: meristemo lateral, paralelo al eje largo de raíces y tallos, que produce el crecimiento secundario de tallos y raíces leñosos. *Véase* cámbium de corcho, cámbium vascular.

cámbium de corcho: meristemo lateral de las raíces y tallos leñosos que produce células de corcho.

cámbium vascular: meristemo lateral que se encuentra situado entre el xilema y el floema en una raíz o tallo leñoso, y que da lugar al xilema y floema secundario.

camuflaje: coloración o forma por el que un organismo se vuelve poco visible en su entorno.

canal auditivo: conducto de diámetro relativamente grande del oído externo que comunica el sonido de la oreja a la membrana timpánica.

canal semicircular: en el oído interno, uno de los conductos llenos de líquido con una protuberancia en un extremo que contiene un parche de células pilosas. El movimiento de la cabeza agita el líquido del canal y dobla las vellosidades de las células pilosas.

cáncer: enfermedad en la que algunas células del organismo pierden la regulación normal y se dividen sin control.

capa de abscisión: capa de células de pared delgada situada en la base del peciolo de la hoja; esta capa produce una enzima que digiere las paredes que sostienen a la hoja en el tallo, con lo cual dicha hoja cae.

capa de ozono: capa con abundante ozono en la atmósfera superior (estratosfera), la cual filtra buena parte de la radiación ultravioleta del Sol.

capa doble de fosfolípidos: capa doble que forma la base de las membranas celulares. Las cabezas de los fosfolípidos, que son hidrofílicas, están frente al agua del líquido extracelular del citoplasma. Las colas, que son hidrofóbicas, están enterradas en el centro de la capa doble.

capa electrónica: región de un átomo en la que orbitan los electrones; cada capa corresponde a un nivel de energía fijo a una cierta distancia del núcleo del átomo.

capacidad de carga: máximo tamaño de una población que puede sostener un ecosistema durante un tiempo prolongado sin que éste se dañe. Está determinada principalmente por la disponibilidad de espacio, nutrimentos, agua y luz.

capilar: tipo más pequeño de vaso sanguíneo que conecta las arteriolas con las vénulas. Las paredes capilares, por las que ocurre el intercambio de nutrimentos y desechos, tienen una sola célula de espesor.

cápsula de Bowman: parte de la nefrona en forma de copa en la que se reúne la sangre filtrada en los glomérulos.

capullo: agrupamiento de células meristemáticas (un brote) que forma una flor.

carbohidrato: compuesto de carbono, hidrógeno y oxígeno con la fórmula química aproximada $(CH_2O)_n$. Incluye azúcares, almidones y celulosa.

cariotipo: preparación que muestra el número, tamaño y forma de todos los cromosomas de una célula.

carnívoro: literalmente, "que come carne". Organismo depredador que se alimenta de herbívoros o de otros carnívoros; consumidor secundario.

carotenoide: pigmento rojo, anaranjado o amarillo que se encuentra en los cloroplastos y que sirve como pigmento auxiliar para captar la luz en los fotosistemas de los tilacoides.

carpelo: estructura reproductora femenina de una flor, compuesta por estigma, estilo y ovario.

cartílago: forma de tejido conectivo que comprende partes del esqueleto. Consta de condrocitos y de la secreción extracelular de colágeno de éstos.

catalizador: sustancia que acelera una reacción química sin sufrir cambios permanentes. Un catalizador reduce la energía de activación de una reacción.

causalidad natural: principio científico de que los sucesos naturales ocurren por causas naturales.

cavidad gastrovascular: cámara en forma de saco con funciones digestivas que se encuentra en algunos invertebrados, como los cnidarios (medusas, anémonas y animales parecidos). Una única apertura sirve como boca y ano.

cefalización: concentración de los órganos de los sentidos y el tejido nervioso en la parte anterior (la cabeza) del cuerpo.

celoma: en los animales, espacio o cavidad revestida de tejido del mesodermo que separa la pared del cuerpo del resto de los órganos.

célula: mínima unidad de vida que consta por lo menos de una membrana externa que engloba un medio acuoso que contiene moléculas orgánicas, incluyendo material genético compuesto de ADN.

célula acompañante: célula contigua a un elemento del conducto criboso en el floema; participa en el control y nutrición del elemento del conducto criboso.

célula ameboide: protista o célula animal que se desplaza extendiendo una proyección celular llamada *pseudópodo*.

célula asesina natural: leucocito que destruye por contacto células infectadas por virus y células cancerosas. Es parte de la defensa interna inespecífica del sistema inmunitario innato en contra de las enfermedades.

célula B: tipo de linfocito que madura en la médula ósea y que participa en la inmunidad humoral. Da lugar a células plasmáticas, que producen anticuerpos en el sistema circulatorio, y a células de memoria.

célula B de memoria: tipo de leucocito que se produce por selección clonal como resultado del enlace de un anticuerpo en una célula B con un antígeno en un microorganismo invasor. Las células B de memoria persisten en el torrente sanguíneo y proporcionan inmunidad contra invasores que lleven el mismo antígeno.

célula blanco: célula en la que una hormona ejerce su efecto.

célula de corcho: célula protectora de la corteza de tallos y raíces leñosas. En la madurez, esta célula muere y tiene paredes gruesas y herméticas.

célula de isleta: célula de la parte endocrina del páncreas que produce insulina o glucagón.

célula de Sertoli: en el túbulo seminífero, célula grande que regula la espermatogénesis y nutre al espermatozoide en desarrollo.

célula dendrítica: tipo de leucocito fagocítico que presenta antígenos a las células T y B, con lo que estimula una respuesta inmunitaria adquirida a un microbio invasor.

célula diferenciada: célula madura especializada en una función concreta. En las plantas, las células diferenciadas no se dividen.

célula ganglionar: en la retina de los vertebrados, células nerviosas cuyos axones forman el nervio óptico.

célula generativa: en las plantas con flor, una de las células haploides de un grano de polen. Sufre división mitótica para formar dos células espermáticas.

célula glial: célula del sistema nervioso que proporciona sostén y aislamiento a las neuronas y que regula la composición del líquido extracelular del sistema nervioso.

célula guardián: una de un par de células epidérmicas especializadas que rodea la apertura central de un estoma en la epidermis de una hoja o tallo joven y que regula el tamaño de dicha apertura.

célula hija: una de las dos células formadas en la división celular.

célula intersticial: en los testículos de los vertebrados, célula productora de testosterona situada entre los túbulos seminíferos.

célula madre: célula indiferenciada que es capaz de dividirse y dar lugar a uno o más tipos de células diferenciadas.

célula madre adulta: toda célula madre que no se encuentre en un embrión. Puede dividirse y diferenciarse en una gran variedad de tipos de célula, pero no en todos los tipos de células del cuerpo.

célula madre de la megaspora: célula diploide del óvulo de una planta con flores que al realizar meiosis produce cuatro megasporas haploides.

célula madre de la microspora: célula diploide contenida en una antera de la planta con flores. Sufre una división meiótica para producir cuatro microsporas haploides.

célula madre embrionaria (CME): célula derivada de un embrión temprano que es capaz de diferenciarse en cualquier tipo de célula adulta.

célula madre pluripotente inducida (CMPi): célula madre producida de otro tipo de células por medio de la inserción de un conjunto particular de genes que hacen que la primera se vuelva capaz de dividirse ilimitadamente y de diferenciarse en muchos tipos de célula, posiblemente en cualquier célula del cuerpo.

célula meristemática: célula indiferenciada que conserva la capacidad de dividirse durante toda la vida de una planta.

célula neurosecretora: célula nerviosa especializada que sintetiza y libera hormonas.

célula pilosa: tipo de célula mecanorreceptora del oído interno que produce una señal eléctrica cuando se doblan los cilios rígidos que se proyectan como vellos de la superficie de la célula. Las células pilosas de la cóclea responden a las vibraciones sonoras; las del sistema vestibular responden al movimiento y la gravedad.

célula plasmática: descendiente de una célula B que produce anticuerpos.

célula T: tipo de linfocito que madura en el timo y que reconoce y destruye células o sustancias extrañas específicas o que regula otras células del sistema inmunitario.

célula T de memoria: tipo de leucocito que se produce por selección clonal como resultado del enlace de un receptor en una célula T con un antígeno en un microorganismo invasor. Las células T de memoria persisten en el torrente sanguíneo y proporcionan inmunidad contra invasores que lleven el mismo antígeno.

célula tubular: célula externa de un grano de polen que contiene el espermatozoide. Cuando el polen germina, la célula produce un conducto que penetra en los tejidos del carpelo, del estigma al estilo y a la apertura de un óvulo en el ovario.

células de la vaina del haz vascular: células que rodean las venas de las plantas C_4 (pero no las C_3) y contienen cloroplastos.

celulosa: carbohidrato insoluble compuesto de subunidades de glucosa. Forma la pared celular de las plantas.

centríolo: en las células animales, anillo corto con forma de barril que contiene nueve tripletes de microtúbulos. Un par de centríolos se encuentra cerca del núcleo y puede cumplir una función en la organización del huso. Los centríolos también dan lugar a los cuerpos basales en la base de cada cilio y flagelo, los cuales dan origen a los microtúbulos de cilios y flagelos.

centro de reacción: dos moléculas de clorofila *a* y un aceptor primario de electrones en un complejo de proteínas y situado cerca del centro del fotosistema en la membrana tilacoidal. La energía luminosa pasa a una de las clorofilas, que dona un electrón energizado al aceptor primario el cual lo transfiere a la cadena contigua de transporte de electrones.

centro respiratorio: agrupamiento de neuronas situado en la médula cerebral que envía impulsos nerviosos rítmicos a los músculos respiratorios para accionar la respiración.

centrómero: región de un cromosoma duplicado en la que las cromátidas hermanas se mantienen unidas hasta que se separan en la división celular.

cera: lípido compuesto de ácidos grasos unidos por enlace covalente a cadenas largas de alcoholes.

cerebelo: parte del romboencéfalo de los vertebrados que se ocupa de coordinar los movimientos del cuerpo.

cerebro: (1) parte del prosencéfalo de los vertebrados que se ocupa del procesamiento sensorial, la dirección de la producción motriz y la coordinación de casi todas las actividades del cuerpo. Consta de dos mitades prácticamente simétricas (hemisferios) conectadas por una banda gruesa de axones: el cuerpo calloso. (2) Parte del sistema nervioso central de los mamíferos que se encuentra dentro del cráneo.

cérvix: anillo de tejido conectivo en la parte exterior del útero que termina en la vagina.

chaparral: bioma situado en las regiones costeras con escasa precipitación anual. Se caracteriza por arbustos y árboles de poca altura.

ciclo biogeoquímico: rutas de un nutrimento en particular (como carbono, nitrógeno, fósforo o agua) entre los organismos y los factores abióticos de un ecosistema. Se llama también *ciclo de los nutrimentos.*

ciclo cardiaco: alternancia de contracción y relajación de las cámaras del corazón.

ciclo de altibajos: ciclo poblacional caracterizado por un crecimiento exponencial acelerado seguido por una gran mortandad repentina; se observa en las especies estacionales, como en varios insectos de clima templado y en algunas poblaciones de roedores pequeños, como los lemmings.

ciclo de Calvin: en la fotosíntesis, serie cíclica de reacciones por las que el carbono del dióxido de carbono se fija como ácido fosfoglicérico, se produce el azúcar gliceraldehído-3-fosfato y se regenera la ribulosa bifosfato RuBP, molécula que capta el carbono.

ciclo de Krebs: serie cíclica de reacciones que ocurren en la matriz de la mitocondria, en las que los grupos acetilo del ácido pirúvico producidos por glucólisis se descomponen en CO_2, acompañado esto por la formación de ATP y portadores de electrones. También se llama *ciclo del ácido cítrico.*

ciclo de la célula: secuencia de acontecimientos en la vida de una célula, desde la división de una célula a la siguiente.

ciclo de los nutrimentos: paso de un nutrimento (como el carbono, nitrógeno, fósforo o agua) por los organismos y los factores abióticos de un ecosistema. También se llama *ciclo bioquímico.*

ciclo del ácido cítrico: serie cíclica de reacciones que ocurren en la matriz de la mitocondria, en la que los grupos acetilo de los ácidos pirúvicos producidos por glucólisis se descomponen en CO_2, acompañado por la formación de ATP y transportadores de electrones. También se llama *ciclo de Krebs.*

ciclo del carbono: ciclo biogeoquímico por el cual el carbono pasa de sus depósitos en la atmósfera y mares a través de los productores a niveles tróficos superiores y vuelve a sus depósitos.

ciclo del fósforo: ciclo biogeoquímico mediante el cual el fósforo se mueve de su reserva principal (rocas con abundantes fosfatos) a depósitos de fosfato en el suelo y agua. Pasa por los productores y sube por los niveles tróficos, para regresar a su reserva.

ciclo del nitrógeno: ciclo bioquímico por el cual el nitrógeno se mueve de su principal reserva de gas nitrógeno en la atmósfera a depósitos, mediante bacterias fijadoras, en el suelo y el agua. Pasa por los productores, sube por los niveles tróficos y regresa a su reserva.

ciclo hidrológico: ciclo bioquímico en el que el agua se desplaza de su reserva principal, los mares, a través de la atmósfera hasta depósitos en lagos de agua dulce, ríos y mantos freáticos, antes de volver al mar. El ciclo hidrológico está impulsado por la energía solar. Casi toda el agua se mantiene como agua durante el ciclo (es decir, que no se usa para la síntesis de nuevas moléculas).

ciclo menstrual: en las mujeres, ciclo de aproximadamente 28 días en el que las interacciones hormonales del hipotálamo, hipófisis y ovario coordinan la ovulación y la preparación del útero para recibir y nutrir al óvulo fecundado. Si no ocurre un embarazo, el revestimiento del útero es arrojado en la menstruación.

ciclo poblacional: cambios recurrentes en el tamaño de una población.

cigoto: en la reproducción sexual, célula diploide (el óvulo fecundado) formada por la fusión de dos gametos haploides.

ciliado: miembro de un grupo protista caracterizado por tener cilios y una estructura unicelular compleja. Los ciliados son parte del grupo de los alveolados.

cilindro vascular: tejido conductor de ubicación central en una raíz joven. Consta del xilema primario y el floema y está rodeado por una capa de células pericíclicas.

cilio: proyección móvil corta y parecida a un pelo en la superficie de algunas células eucariontes que contiene microtúbulos en una disposición de 9 + 2. El movimiento de los cilios impulsa a las células por un medio líquido o mueve un líquido por la superficie estacionaria de una capa de células.

cinetocoro: estructura proteínica que se forma en las regiones del centrómero de los cromosomas y que une a éstos con el huso.

citocinas: una de varias moléculas mensajeras químicas producidas por las células que facilitan la comunicación con otras células y transmiten señales dentro y entre varios sistemas orgánicos. Las citocinas son importantes en la diferenciación celular y en la respuesta inmune adquirida.

citocinesis: división del citoplasma donde se reparten los organelos en las dos células hijas durante la división celular. Ocurre durante la telofase de la mitosis.

citocininas: grupo de hormonas vegetales que promueve la división celular, el desarrollo de los frutos y el retoño de brotes laterales. También demora la senescencia de parte de las plantas, especialmente las hojas.

citoesqueleto: red de fibras de proteína del citoplasma que le da forma a la célula, sostiene a los organelos y participa en el movimiento de los mismos.

citoplasma: material contenido dentro de la célula entre la membrana plasmática y el núcleo.

citosina: base nitrogenada que se encuentra en el ADN y el ARN. Se abrevia como C.

citosol: parte líquida del citoplasma. El citosol se localiza entre la membrana plasmática y el núcleo y no incluye los organelos celulares.

clado: grupo que incluye a todos los organismos descendientes de un ancestro común, pero no a otros organismos. Grupo monofilético.

clamidia: bacteria que causa una infección de transmisión sexual que produce inflamación de la uretra en los hombres y de la uretra y el cuello uterino en las mujeres.

clase: en la clasificación de Linneo, rango taxonómico compuesto por órdenes relacionados. Clases con una relación estrecha forman un filum.

clima: formas de tiempo atmosférico que prevalecen largos periodos (de años a siglos) en una región.

clítoris: estructura externa del aparato reproductivo femenino compuesta por tejido eréctil. Punto sensible de estimulación en la respuesta sexual.

clivaje: divisiones iniciales del embrión en las que casi no hay crecimiento, sino que se reduce el tamaño de la célula nueva y se distribuyen en ella las sustancias reguladoras de los genes.

clon: descendiente producido por mitosis y que, por tanto, es genéticamente idéntico a su progenitor.

clonación: producción de muchas copias idénticas de un gen. También, producción de muchas copias genéticamente idénticas de un organismo.

clonación terapéutica: producción de un clon para fines médicos. Los núcleos de las células de un paciente se insertarían en un óvulo al que se le extrajo el núcleo. La célula resultante se dividiría y produciría células madre embrionarias que serían compatibles con los tejidos del paciente y, por tanto, su sistema inmunitario no las rechazaría.

clorofila: pigmento que se encuentra en los cloroplastos que capta la energía luminosa durante la fotosíntesis. La clorofila absorbe la luz violeta, azul y roja, pero refleja la luz verde.

clorofila *a*: tipo más abundante de la molécula de clorofila en organismos eucariontes fotosintéticos y cianobacterias. La clorofila *a* se encuentra en los centros de reacción de los fotosistemas.

cloroplasto: organelo de las plantas y de los protistas parecidos a plantas en el cual se realiza la fotosíntesis. Está rodeado por una membrana doble y contiene un extenso sistema interno de membranas donde se localizan las moléculas de clorofila.

coagulación: proceso complejo por el que las plaquetas, la proteína fibrina y los glóbulos rojos bloquean una superficie irregular en el cuerpo, como un vaso dañado, para sellar una herida.

cóclea: conducto óseo en espiral, lleno de líquido, en el oído interno de los mamíferos. Contiene mecanorreceptores (células pilosas) que responden a la vibración del sonido.

código genético: conjunto de codones del ARNm. Cada uno dirige la incorporación de un aminoácido específico en una proteína durante la síntesis de proteínas o hace que dicho proceso se inicie o termine.

codominancia: relación entre dos alelos de un gen, de tal forma que ambos se expresan fenotípicamente en individuos heterocigotos.

codón: secuencia de tres bases de ARN mensajero que especifica un aminoácido particular que se incorpora en una proteína. Ciertos codones marcan también el comienzo o el final de la síntesis de proteínas.

codón de inicio: primer codón AUG en una molécula de ARN mensajero.

codón de terminación: codón en el ARN mensajero que termina la síntesis de una proteína y provoca que el ribosoma libere la cadena proteínica completa.

coenzima: molécula orgánica que se enlaza a ciertas enzimas y que se requiere para el buen funcionamiento de éstas. Normalmente, un nucleótido se une a una vitamina hidrosoluble.

coevolución: evolución de adaptaciones en dos especies debido a la amplitud de las interacciones de una y otra, de forma tal que cada especie actúa como una fuerza importante de selección natural sobre la otra.

cofia radicular: agrupamiento de células en la punta de una raíz en crecimiento derivada del meristemo apical. Protege de daños el crecimiento de la punta mientras escarba el suelo.

cohesión: tendencia de las moléculas de una sustancia a mantenerse unidas.

cola post-anal: cola que se extiende a partir del ano y que contiene tejido muscular y la parte última de la columna. Se encuentra en todos los cordados en alguna etapa de su desarrollo.

colecistocinina: hormona digestiva producida por el intestino delgado que estimula la producción de enzimas pancreáticas.

colénquima: tejido formado por células vegetales alargadas, con paredes gruesas y flexibles que está vivo en la madurez y que sostiene el cuerpo de la planta.

coleoptilo: vaina que rodea al brote de una monocotiledónea y que lo protege de la abrasión de las partículas del suelo durante la germinación.

colon: parte más larga del intestino grueso. No incluye al recto.

coloración de advertencia: coloración brillante que advierte a los depredadores que la posible presa es de mal sabor o incluso venenosa.

coloración de sobresalto: forma de mimetismo en que una presa despliega un patrón cromático (muchas veces con la forma de ojos grandes) cuando se aproxima un depredador.

columna vertebral: columna de unidades esqueléticas ordenadas en serie (las vértebras) que guardan dentro la médula ósea.

combustible fósil: combustible como el carbón, el petróleo y el gas natural derivados de los restos de organismos antiguos.

competencia: interacción de individuos que tratan de aprovechar un recurso (por ejemplo, agua o espacio) que es limitado en relación con su demanda.

competencia interespecífica: competencia entre individuos de especies diferentes.

competencia intraespecífica: (1) competencia entre individuos de la misma especie. (2) Lucha general por recursos limitados entre los miembros de la misma especie.

competencia por combate: mecanismo para resolver la competencia en una especie por medio de interacciones sociales o químicas que limitan el acceso de algunos individuos a importantes recursos limitados, como alimento, pareja sexual o territorio.

complejo del poro nuclear: conjunto de proteínas que reviste los poros de la membrana nuclear y controla cuáles son las sustancias que entran o salen del núcleo.

complejo mayor de histocompatibilidad (MHC): grupo de proteínas localizadas en la superficie de células que identifica a cada una como un "yo"; también es importante para estimular y regular la respuesta inmunitaria.

complemento: grupo de proteínas transportadas por la sangre que participan en la destrucción de células extrañas, especialmente las que se enlazan a anticuerpos.

comportamiento: toda actividad observable de un animal vivo.

compuesto: sustancia cuyas moléculas están formadas por diferentes tipos de átomos. Pueden separarse en sus elementos precursores por medios químicos.

comunicación: acto de producir una señal que provoca que el receptor (normalmente otro animal de la misma especie) modifique su conducta de tal forma que, en promedio, resulta en beneficio del emisor y el receptor.

comunidad: conjunto de poblaciones que interactúan en un ecosistema.

comunidad clímax: comunidad variada y relativamente estable que forma el punto final de una sucesión.

comunidad de chimeneas hidrotermales: comunidad de organismos inusitados que viven en las profundidades marinas cerca de chimeneas hidrotermales y que dependen de las actividades quimiosintéticas de bacterias azufradas.

concentración: número de partículas de una sustancia disuelta en una unidad de volumen.

conclusión: en el método científico, decisión sobre la validez de una hipótesis tomada con base en experimentos o de observaciones.

condicionamiento operante: procedimiento de entrenamiento en laboratorio en el que un animal aprende a dar una respuesta (como a bajar una palanca) mediante recompensas o castigos.

condrocito: célula viva del cartílago. Junto con las secreciones extracelulares de colágeno, los condrocitos forman el cartílago.

conducto auditivo: conducto delgado que conecta el oído medio con la faringe, lo que permite equilibrar la presión entre el oído medio y el aire del exterior; también se llama *trompa de Eustaquio*.

conducto colector: conducto del riñón que colecta la orina de muchas nefronas y la lleva por la médula renal a la pelvis renal. La orina se concentra en los conductos colectores en presencia de la hormona antidiurética (ADH).

conducto uterino: conducto que va del ovario al útero, donde se libera el ovocito secundario (el óvulo). También se llama *oviducto* o, en los seres humanos, *trompa de Falopio*.

conífera: miembro de un grupo de plantas vasculares sin flores que se reproduce por medio de semillas formadas dentro de conos. Conserva sus hojas todo el año.

conjugación: en los procariontes, transferencia de ADN de una célula a otra a través de una conexión temporal. En eucariontes unicelulares, intercambio mutuo de material genético entre dos células unidas temporalmente.

cono: fotorreceptor con la forma de un cono en la retina de los vertebrados que no es tan sensible a la luz como los bastones. Los tres tipos de conos son más sensibles a diferentes colores y son la causa de la visión cromática. *Véase también* bastón.

consumidor: organismo que come a otros organismos; heterótrofo.

consumidor primario: organismo que se alimenta de productores; herbívoro.

consumidor secundario: organismo que se alimenta de consumidores primarios; carnívoro.

consumidor terciario: carnívoro que se alimenta de otros carnívoros (consumidores secundarios).

control: parte de un experimento que consiste en mantener constantes todas las posibles variables, a diferencia de la parte "experimental", en la que se altera una variable en particular.

convolución: pliegue de la corteza cerebral de los vertebrados.

copulación: conducta reproductiva en la que el pene del macho se introduce en el cuerpo de la hembra para depositar espermatozoides.

corazón: órgano muscular que bombea la sangre en el sistema circulatorio del cuerpo.

cordón nervioso: vía nerviosa mayor compuesta por un cordón de tejido nervioso que se extiende a lo largo del cuerpo. Es par en muchos invertebrados e impar en los cordados.

corion: membrana embrionaria externa de los reptiles, aves y mamíferos. En los reptiles, el corion sirve principalmente para el intercambio de gases; en los mamíferos, forma casi toda la parte embrionaria de la placenta.

córnea: cobertura externa transparente del ojo, situada frente a la pupila y el iris. Inicia el enfoque de la luz sobre la retina.

coroide: capa muy pigmentada del tejido posterior de la retina. Contiene vasos sanguíneos y pigmento que absorbe los rayos luminosos.

corona radiada: capa de células que rodea al huevo después de la ovulación.

corredor de vida silvestre: franja de tierra protegida que une zonas mayores. Los corredores permiten a los animales moverse con libertad y seguridad entre hábitats que de otro modo estarían aislados por obra de las actividades humanas.

corteza: (1) capa externa de un tallo leñoso. Consta de floema, cámbium de corcho y células de corcho. (2) Parte de la raíz principal del tallo situada entre la epidermis y el cilindro vascular.

corteza adrenal: parte externa de la glándula suprarrenal, que segrega hormonas esteroides que regulan el metabolismo y el equilibrio de las sales.

corteza cerebral: capa delgada de neuronas en la superficie del cerebro de los vertebrados, en la cual ocurre la mayor parte de la actividad de procesamiento y coordinación neuronal.

corteza renal: capa exterior del riñón en la que se sitúa la parte más grande de cada nefrona. Comprende la cápsula de Bowman y los túbulos distal y proximal.

cortisol: hormona esteroide liberada al torrente sanguíneo por la corteza suprarrenal en respuesta al estrés. El cortisol ayuda al cuerpo a enfrentar los estresores de corto plazo al elevar los niveles de glucosa de la sangre; también inhibe la respuesta inmunitaria.

cotiledónea: estructura con forma de hoja dentro de la semilla que absorbe las moléculas alimenticias del endospermo y las transfiere al embrión en crecimiento.

craneado: animal que tiene cráneo.

crecimiento exponencial: aumento acelerado continuo de una población. Crecimiento que genera una curva en forma de *J*.

crecimiento logístico de una población: crecimiento poblacional caracterizado por una fase inicial de crecimiento exponencial, seguida por un crecimiento más lento a medida que la población alcanza su capacidad de carga. Por último, la población se estabiliza en la capacidad de carga del entorno. Este crecimiento produce una curva con forma de *S* estirada.

crecimiento primario: aumento de longitud y desarrollo de las estructuras iniciales de las raíces y brotes de una planta. Es resultado de la división celular de los meristemos apicales y de la diferenciación de células hijas.

crecimiento secundario: crecimiento del diámetro y la fuerza de un tallo o raíz debido a la división celular en los meristemos laterales y la diferenciación de sus células hijas.

cría verdadera: dícese de un organismo cuyos descendientes producidos por autofecundación son idénticos al tipo del progenitor. Los organismos de cría verdadera son homocigotos para un rasgo dado.

cristalino: en el ojo, lente flexible o móvil con que se enfoca la luz en las células fotorreceptoras de la retina.

cromátida: una de dos hebras de ADN y proteína que forma un cromosoma duplicado. Las dos cromátidas hermanas de un cromosoma duplicado se unen en el centrómero.

cromatina: complejo de ADN y proteínas que compone los cromosomas de los eucariontes.

cromosoma: estructura formada por ADN y proteínas que organizan y regulan el uso del ADN.

cromosoma homólogo: cromosoma de aspecto e información genética semejante a otro cromosoma con el que se aparea durante la meiosis. También se llama *homólogo*.

cromosoma replicado: cromosoma eucarionte que sigue la replicación del ADN. Consta de dos cromátidas hijas unidas por el centrómero.

cromosoma sexual: uno de un par de cromosomas que determina el sexo de un organismo. Por ejemplo, los cromosomas X y Y de los mamíferos.

cromosoma X: cromosoma sexual femenino de los mamíferos y algunos insectos.

cromosoma Y: cromosoma sexual masculino de los mamíferos y algunos insectos.

cruza de prueba: experimento de cruza en el que un individuo que muestra el fenotipo dominante es apareado con un individuo que es homocigoto recesivo del mismo gen. La proporción de la descendencia con el fenotipo dominante respecto del recesivo se toma para determinar el genotipo del individuo de fenotipo dominante.

cruzamiento: intercambio de los segmentos correspondientes de las cromátidas de dos cromosomas homólogos durante la meiosis I. Ocurre en el quiasma.

cuello de botella poblacional: resultado de un suceso por el cual una población se empequeñece extremadamente. Puede causar una deriva génica que produzca cambios en la frecuencia de los alelos y pérdida de la variación genética.

cuerdas vocales: par de bandas elásticas de tejido que se extienden a través de la apertura de la laringe y que producen sonido cuando se hace pasar aire forzado entre ellas. Unos músculos alteran la tensión de las cuerdas y controlan el tamaño y la forma de la apertura, lo que determina qué sonido se produce y de qué altura.

cuerpo basal: estructura derivada de un centríolo que produce un cilio o flagelo y que fija esta estructura en la membrana plasmática.

cuerpo calloso: banda de axones que conecta los dos hemisferios cerebrales de los vertebrados.

cuerpo celular: parte de una célula nerviosa en la que se encuentra la mayoría de los organelos comunes. Normalmente es el lugar de interacción de las entradas de información a la célula nerviosa.

cuerpo de Barr: cromosoma X grande e inactivado en las células de mamíferos hembras, que tienen dos cromosomas X.

cuerpo lúteo: en el ovario de los mamíferos, estructura que procede del folículo después de la ovulación y que produce las hormonas estrógeno y progesterona.

cuerpo polar: en la ovogénesis, célula pequeña que contiene un núcleo pero prácticamente nada de citoplasma, producida por la primera división meiótica (del ovocito primario) y la segunda división meiótica (del ovocito secundario).

curva de supervivencia: curva que se obtiene cuando el número de individuos de cada edad en una población se grafica contra su edad, que por lo regular se expresa como porcentaje de su esperanza de vida máxima.

curva en *J*: la curva en forma de *J* de una población en crecimiento exponencial en la que cada vez se suma un mayor número de individuos en cada periodo sucesivo.

curva en *S*: curva de crecimiento en la forma de *S* producida por crecimiento poblacional logístico. Describe a una población de organismos introducidos en una nueva zona. Consta de un periodo inicial de crecimiento exponencial, seguido por una disminución del ritmo de crecimiento y, por último, de estabilidad relativa en una tasa de crecimiento de alrededor de cero.

cutícula: recubrimiento ceroso o graso de la superficie de células epidérmicas aéreas de muchas plantas terrestres. Contribuye a la retención del agua.

danza de las abejas: forma simbólica de comunicación usada por las abejas forrajeras para señalar la ubicación de una fuente de alimentos a otras abejas de su colmena.

deficiencia inmune combinada grave (DICG): trastorno en el cual se forman pocas células inmunes, y en ocasiones ninguna. El sistema inmunitario es incapaz de responder adecuadamente a los patógenos invasores y el individuo es muy vulnerable a las infecciones comunes.

deforestación: tala excesiva de los bosques. En los últimos años, la deforestación ha ocurrido principalmente en bosques tropicales, para crear espacio para la agricultura.

demografía: estudio de los cambios en las cifras de los seres humanos al paso del tiempo, agrupados por regiones, edad, sexo, escolaridad y otras variables.

dendrita: ramificación que se extiende al exterior del cuerpo celular de una neurona. Se especializa en responder a las señales del entorno exterior o de otras neuronas.

densodependiente: en referencia a un factor, como la depredación, dícese de lo que limita el tamaño de una población en mayor grado a medida que la densidad poblacional se incrementa.

densoindependiente: en referencia a un factor, como incendios o inundaciones, dícese de lo que limita el tamaño de una población sin que importe su densidad.

deposición ácida: deposición de ácido nítrico o sulfúrico, sea en forma de lluvia (lluvia ácida) o de partículas secas, como resultado de la producción de óxidos de nitrógeno o dióxido de sulfuro a través de la quema principalmente de combustibles fósiles.

depósito: fuente principal y sitio de almacenamiento de un nutrimento en un ecosistema, normalmente en la parte abiótica.

depredación: acto de comer a otro ser vivo.

depredador: organismo que come a otros.

deriva génica: cambio en la frecuencia de los alelos de una población pequeña por simple azar.

dermis: capa de piel situada debajo de la epidermis. Está compuesta por tejido conectivo y contiene vasos sanguíneos, músculos, terminaciones nerviosas y glándulas.

desarrollo: proceso por el que un organismo pasa del huevo fecundado a la etapa adulta y a la muerte.

desarrollo directo: ruta de desarrollo en la que los descendientes nacen como versiones en miniatura del adulto y no cambian radicalmente de forma cuando crecen y maduran.

desarrollo indirecto: ruta de desarrollo en la que un descendiente sufre cambios radicales en su estructura corporal a medida que crece y madura.

desarrollo sustentable: actividades humanas que satisfacen las necesidades presentes de una vida de calidad razonable sin exceder los límites de la naturaleza y sin poner en peligro la capacidad de las generaciones futuras de satisfacer sus necesidades.

desertificación: proceso por el que regiones secas y proclives a las sequías se convierten en desiertos como resultado de la sequía y la explotación del suelo; por ejemplo, por abuso del pastoreo o por la tala inmoderada.

desierto: bioma en el que cada año llueve menos de 25 centímetros. Se caracteriza por cactos y arbustos suculentos, espaciados y resistentes a las sequías.

desmosoma: unión fuerte entre células contiguas.

desnaturalizada: dícese de la proteína con la estructura secundaria o terciaria alterada, mientras que la secuencia de aminoácidos no cambia. Las proteínas desnaturalizadas dejan de cumplir sus funciones biológicas.

desnaturalizar: cambio en la estructura secundaria o terciaria de una proteína dejando intacta la secuencia de aminoácidos. Las proteínas desnaturalizadas dejan de cumplir sus funciones biológicas.

desove: método de fecundación externa en que macho y hembra arrojan los gametos al agua y el espermatozoide debe nadar para alcanzar a los óvulos.

detritófago: uno de un grupo de organismos diversos que van de los gusanos a los buitres, que viven de desechos y restos de otros organismos muertos.

deuterostomo: animal con un desarrollo embrionario en el que el celoma se deriva de una evaginación del intestino. Es característico de equinodermos y cordados.

diabetes mellitus: enfermedad caracterizada por defectos en la producción, liberación o recepción de insulina. Se caracteriza por concentraciones elevadas de glucosa en la sangre, las cuales fluctúan con el consumo de azúcar.

diafragma: en el aparato respiratorio, músculo en forma de domo que forma el piso de la cavidad torácica. Cuando el diafragma se contrae, se aplana y alarga la cavidad, lo que hace que el aire entre en los pulmones.

diatomea: miembro de un grupo protista que incluye organismos fotosintéticos con recubrimiento externo vítreo en dos partes. Es un organismo fotosintético importante de agua dulce y salada. Las diatomeas son parte del grupo de los estramenópilos.

dicotiledónea: tipo de planta con flores caracterizadas por embriones con dos cotiledones (hojas de la semilla) que están modificados para almacenar alimentos.

diferenciación: especialización de una célula en cuanto a estructura y función.

difusión: movimiento neto de partículas de una región de mayor concentración a otra de menor concentración, impulsado por el gradiente de concentración. Puede ocurrir en un líquido o a través de una barrera, como una membrana.

difusión facilitada: difusión de moléculas a través de una membrana, con la participación de proteínas transportadoras insertadas en dicha membrana.

difusión simple: difusión de agua, gases disueltos o moléculas liposolubles a través de la doble capa de fosfolípidos de una membrana celular.

digestión: descomposición mecánica y química del alimento en moléculas que puedan absorber las células.

digestión extracelular: degradación química de los alimentos que ocurre fuera de la célula, normalmente en una cavidad digestiva.

digestión intracelular: degradación química de los alimentos dentro de las células individuales.

digestión mecánica: acción del aparato digestivo por la que los alimentos se descomponen físicamente en partes más pequeñas.

digestión química: proceso por el cual los alimentos que se encuentran en el aparato digestivo quedan expuestos a enzimas y otros líquidos digestivos que degradan las moléculas grandes a unidades más pequeñas.

dinoflagelado: miembro de un grupo protista que incluye organismos fotosintéticos en los que dos flagelos se proyectan a través de placas a modo de armaduras. Abunda en los mares. Se reproduce rápidamente y causa las "mareas rojas". Los dinoflagelados son parte del grupo de los alveolados.

diploide: dícese de una célula con pares de cromosomas homólogos.

diplomonado: miembro de un grupo protista caracterizado por dos núcleos y numerosos flagelos. Los diplomonados, que incluyen parásitos patógenos como *Giardia*, son parte del grupo de los excavados.

disacárido: carbohidrato formado por el enlace covalente de dos monosacáridos.

disco embrionario: en el desarrollo embrionario humano, grupo plano de dos capas de células que separan la cavidad amniótica del saco vitelino. Las células del disco producen la mayor parte del desarrollo del embrión.

disco intercalado: articulaciones que conectan a las células del músculo cardiaco que sirven para unir células contiguas y que permiten el paso de las señales eléctricas entre éstas.

disolvente: líquido capaz de disolver (dispersar uniformemente) otras sustancias.

distribución agrupada: distribución característica de poblaciones en las que los individuos se unen en grupos. Los grupos pueden ser sociales o basarse en la necesidad de un recurso localizado.

distribución aleatoria: característica de distribución poblacional en la que la probabilidad de encontrar a un individuo es la misma en todos los lugares de una zona.

distribución uniforme: distribución característica de una población con un espaciamiento relativamente regular de los individuos, por lo común como resultado de comportamientos territoriales.

división celular: división de una célula en dos; es el proceso de reproducción celular.

división celular meiótica: meiosis seguida por citocinesis.

división celular mitótica: mitosis seguida por citocinesis.

división parasimpática: división del sistema nervioso autónomo que produce respuestas principalmente involuntarias relacionadas con el mantenimiento de las funciones orgánicas normales, como la digestión. Se llama también *sistema nervioso parasimpático*.

división simpática: división del sistema nervioso autónomo que produce respuestas básicamente involuntarias que preparan al organismo para situaciones de estrés o de mucha energía. También se llama *sistema nervioso simpático*.

doble hélice: forma de dos hebras de la molécula de ADN; se asemeja a una escalera de caracol.

dominancia incompleta: patrón de herencia en que el fenotipo heterocigoto es intermedio entre los dos fenotipos homocigotos.

dominante: alelo que determina completamente el fenotipo de los heterocigotos, de tal forma que resultan indistinguibles de los homocigotos para ese alelo. En los heterocigotos, la expresión del alelo recesivo queda completamente enmascarada.

dominio: categoría más amplia para clasificar a los organismos. Los seres vivos se clasifican en tres dominios: Bacteria, Archaea y Eukarya.

dominio apical: fenómeno por el cual un brote inhibe el crecimiento de células hijas laterales.

duodeno: primera sección del intestino delgado, en la que se produce la mayor parte de la digestión. Recibe el quimo del estómago, amortiguadores y enzimas digestivas del páncreas, y bilis del hígado y de la vesícula.

duramen: xilema secundario envejecido que ya no conduce agua ni minerales, pero que contribuye a la firmeza del tronco de un árbol.

ecdisona: hormona esteroide que induce la muda en insectos y otros artrópodos.

ecología: estudio de las interrelaciones de los organismos entre ellos y con el medio ambiente.

ecosistema: todos los organismos que habitan una zona geográfica definida, más su medio ambiente.

ectodermo: capa externa del tejido embrionario que da origen a estructuras como el cabello, la epidermis y el sistema nervioso.

ectotermo: animal que obtiene la mayor parte de su calor del entorno. La temperatura interna de los ectotermos varía con la temperatura del entorno.

efecto fundador: resultado de un acontecimiento en el cual un número pequeño de individuos fundan una población; puede propiciar la deriva génica si la frecuencia de los alelos de la población fundadora es diferente, por obra del azar, de la frecuencia de la población originaria.

efecto invernadero: acción por la que ciertos gases, como el dióxido de carbono y el metano, captan la energía solar de la atmósfera de un planeta en forma de calor. Los vidrios de un invernadero producen el mismo efecto. El resultado, el calentamiento global se agrava por la producción de estos gases por parte de los seres humanos.

efector: parte del cuerpo (músculo o glándula) que ejecuta las respuestas indicadas por el sistema nervioso.

electroforesis en gel: técnica en la que moléculas (como fragmentos de ADN) se colocan en pocillos de una lámina delgada de material gelatinoso y se exponen a un campo eléctrico. Las moléculas migran por el gel a una velocidad determinada por ciertas características, principalmente su tamaño.

electrón: partícula subatómica que se encuentra en una capa fuera del núcleo de un átomo; lleva una carga negativa y muy poca masa.

elemento: sustancia que no puede descomponerse ni convertirse en otra más simple por medios químicos ordinarios.

elemento de vaso: una de las células del vaso del xilema. Es alargada y muere en la madurez, con paredes laterales gruesas de sostén, pero con paredes de los extremos perforadas o ausentes.

elemento del conducto criboso: en el floema, una de las células del conducto criboso.

eliminación: expulsión fuera del cuerpo de materiales no digeribles por el aparato digestivo a través del ano.

embrión: en los animales, etapas de desarrollo que comienzan con la fecundación del óvulo y terminan con la eclosión del cascarón o el nacimiento. En los mamíferos, etapas iniciales en las que el animal en desarrollo no se parece todavía al adulto de su especie.

emigración: migración de individuos que abandonan una zona determinada.

enartrosis: articulación en la que el extremo redondeado de un hueso embona en la depresión hueca de otro, como en la cadera; permite el movimiento en varias direcciones.

endergónica: dícese de la reacción química que requiere un aporte de energía para llevarse a cabo. Reacción "ascendente".

endocitosis: captación en la membrana plasmática de material extracelular al formarse un saco envuelto por membrana que entra en el citoplasma y hace pasar ese material al interior de la célula.

endocitosis mediada por receptor: captación selectiva de moléculas del líquido extracelular mediante el enlace a un receptor situado en una fosa recubierta en la membrana plasmática, que desprende el recubrimiento en una vesícula que se introduce en el citoplasma.

endodermis: capa interna de células pequeñas y muy unidas de la corteza de una raíz que forma un anillo alrededor del cilindro vascular. Se llama también *franja de Casper*.

endodermo: capa interna de tejido embrionario que da lugar a estructuras como el revestimiento del aparato digestivo y el respiratorio.

endoesqueleto: esqueleto interno rígido con articulaciones flexibles que permiten el movimiento.

endometrio: revestimiento interno nutritivo del útero.

endosperma: tejido triploide de reserva alimenticia en las semillas de las plantas con flores que nutre al embrión en desarrollo.

endospora: estructura protectora en reposo de algunas bacterias en forma de bastón que resiste condiciones ambientales desfavorables.

endotermo: animal que obtiene la mayor parte de su calor de las actividades metabólicas. La temperatura de los endotermos se mantiene relativamente constante dentro de un rango amplio de temperatura ambiental.

energía: capacidad de realizar un trabajo.

energía cinética: energía del movimiento; incluye la luz, el calor, el movimiento mecánico y la electricidad.

energía de activación: en una reacción química, energía necesaria para unir las capas electrónicas de reactivos antes de la formación de los productos.

energía potencial: energía "almacenada". Normalmente, energía química o energía de posición en un campo gravitatorio.

energía química: forma de energía potencial que se almacena en las moléculas y que puede liberarse durante las reacciones químicas.

enfermedad autoinmune: trastorno en el que el sistema inmune ataca a las células o moléculas del propio organismo.

enfermedad de Huntington: trastorno genético incurable causado por un alelo dominante que produce deterioro progresivo del cerebro, lo cual da por resultado pérdida de la coordinación motriz, sacudidas, alteraciones de la personalidad y muerte.

enfermedad infecciosa nueva: enfermedad infecciosa (causada por un microbio) que no se conocía o enfermedad infecciosa conocida pero cuya frecuencia o gravedad aumentó notablemente en las últimas dos décadas.

enlace covalente: enlace químico entre átomos en el que se comparten electrones.

enlace covalente no polar: enlace covalente en el que se comparten equitativamente los electrones.

enlace covalente polar: enlace covalente con participación desigual de los electrones, de modo que un átomo tiene una carga negativa y el otro una positiva.

enlace de hidrógeno: atracción débil entre un átomo de hidrógeno que lleva una carga positiva parcial (debido al enlace covalente polar con otro átomo) y otro átomo (oxígeno, nitrógeno o flúor) que lleva una carga negativa parcial. Se forman enlaces de hidrógeno entre átomos de una sola molécula o de varias.

enlace disulfuro: enlace covalente formado entre los átomos de azufre de dos aminoácidos (cisteínas) en una proteína. Hace que la proteína se doble para que se unan partes que normalmente están separadas.

enlace iónico: enlace químico formado por la atracción eléctrica entre iones con carga positiva y negativa.

enlace peptídico: enlace covalente entre el grupo carboxilo de un aminoácido y el grupo amino de un segundo aminoácido. Los dos aminoácidos se unen y forman un dipéptido.

enlace químico: atracción entre dos átomos o moléculas que tienden a mantenerse unidos. Los tipos de enlace son: covalente, iónico y de hidrógeno.

entropía: medida del grado de aleatoriedad y desorden de un sistema.

envejecimiento: acumulación gradual de daños de las moléculas biológicas esenciales, particularmente el ADN en el núcleo y la mitocondria, lo que da por resultado defectos en el funcionamiento celular, mengua de la salud y, finalmente, la muerte.

envoltura nuclear: sistema de doble membrana que rodea el núcleo de las células eucariontes. La membrana externa se continúa con el retículo endoplasmático.

enzima: catalizador biológico, normalmente una proteína, que acelera la velocidad de reacciones biológicas específicas.

enzima de restricción: enzima, normalmente aislada de bacterias, que corta la doble hebra del ADN en una secuencia específica de nucleótidos. La secuencia de nucleótidos que corta varía según la enzima de restricción.

epicotilo: parte del brote embrionario localizado sobre el punto de unión de los cotiledones, pero debajo de la punta del brote.

epidermis: en los animales, tejido epitelial estratificado especializado que forma la capa externa de la piel; en las plantas, capa externa de las células de hojas, raíces jóvenes o tallos jóvenes.

epidídimo: serie de conductos que conectan y reciben a los espermatozoides de los túbulos seminíferos de los testículos y los vacían en el vaso deferente.

epiglotis: estructura de cartílago en la parte inferior de la laringe que cubre el orificio de ésta durante la deglución. Dirige el alimento al esófago.

epinefrina: hormona producida por la médula suprarrenal que se libera en reacción al estrés y que estimula diversas respuestas, incluyendo la producción de glucosa del hígado y el aumento de la frecuencia cardiaca.

epitelio estratificado: tejido epitelial compuesto por varias capas de células. Es fuerte y a prueba de agua y se encuentra principalmente en la superficie de la piel.

epitelio simple: tipo de tejido epitelial de una capa celular de espesor que reviste muchos órganos huecos como los de los aparatos respiratorio, digestivo, urinario y reproductivo, así como del sistema circulatorio.

eritrocito: glóbulo rojo que contiene la hemoglobina, proteína que se une con el oxígeno para transportarlo por el sistema circulatorio.

eritropoyetina: hormona producida por los riñones en reacción a la falta de oxígeno, lo que estimula la producción de glóbulos rojos en la médula ósea.

escala de pH: escala con cifras del 0 al 14 con que se mide la actividad relativa de una solución. A pH 7, la solución es neutra; un pH de 0 a 7 es ácido, y un pH de 7 a 14 es básico. Cada unidad de la escala representa un aumento de 10 veces en la concentración de H^+.

esclerénquima: célula vegetal con paredes gruesas y endurecidas que muere en la última etapa de diferenciación. Sostiene o protege el cuerpo de la planta.

esclerótica: capa dura de tejido conectivo blanco que cubre la parte exterior del globo ocular y forma la parte blanca del ojo.

escroto: en los machos de los mamíferos, bolsa de piel que contiene los testículos.

esfínter: anillo muscular que rodea una estructura tubular, como el esófago, el estómago o el intestino. La contracción y relajación del esfínter controla el movimiento de materiales a través del conducto.

esfínter precapilar: anillo de músculo liso entre una arteriola y un capilar que regula el flujo de sangre en el lecho capilar.

esófago: conducto tubular-muscular del aparato digestivo de los mamíferos situado entre la faringe y el estómago. En el esófago no se produce ninguna digestión.

espacio intermembranoso: espacio lleno de líquido entre las membranas interna y externa de una mitocondria.

especiación: proceso de formación de especies en la que una especie se divide en dos o más.

especiación alopátrica: proceso por el cual aparecen especies nuevas luego de la separación física (aislamiento geográfico) de quienes conforman una población.

especiación simpátrica: surgimiento de nuevas especies en poblaciones que no están divididas físicamente. El aislamiento genético requerido para la especiación simpátrica puede ser aislamiento ecológico o deberse a aberraciones cromosómicas (como poliploidia).

especie: unidad básica de la clasificación taxonómica que consta de una población o grupo de poblaciones que evolucionó independientemente de otras. En los organismos de reproducción sexual, una especie puede definirse como una población o grupo de poblaciones de organismos que se cruzan libremente en condiciones naturales pero que no lo hacen con los miembros de otras poblaciones.

especie amenazada: especie clasificada como en peligro crítico, en peligro o vulnerable.

especie clave: especie cuya influencia en la estructura de la comunidad es mayor de lo que sugeriría su abundancia.

especie en peligro: especie que enfrenta un riesgo de extinción en estado silvestre, en el futuro cercano.

especie en peligro crítico: especie que enfrenta un riesgo extremo de extinción en la vida silvestre, en el futuro inmediato.

especie invasora: organismo con un gran potencial biótico que se introduce (adrede o por accidente) en ecosistemas en los que no evolucionó y donde encuentra poca resistencia ambiental, de modo que desplaza a las especies nativas.

especie vulnerable: especie que es probable que se ponga en peligro de extinción si no mejoran las condiciones que amenazan su existencia.

espectro electromagnético: rango de todas las posibles longitudes de radiación electromagnética, desde las longitudes mayores como las ondas de radio, a las microondas, infrarrojo, luz visible, ultravioleta, rayos X y rayos gamma.

espermátida: célula haploide derivada del espermatocito secundario por meiosis II. Se diferencia en el espermatozoide maduro.

espermatocito primario: célula diploide derivada de una espermatogonia que por crecimiento y diferenciación sufre una división meiótica y produce cuatro espermatozoides.

espermatocito secundario: célula haploide grande derivada de la primera división meiótica del espermatocito primario diploide.

espermatóforo: paquete de espermatozoides formado por los machos de algunos invertebrados. El espermatóforo se introduce en el conducto reproductivo de la hembra, donde libera sus espermatozoides.

espermatogénesis: proceso por el cual se forman células espermáticas.

espermatogonio: célula diploide que recubre las paredes de los túbulos seminíferos y que da lugar al espermatocito primario.

espermatozoide: gameto masculino haploide, pequeño, móvil y con poco citoplasma.

espiráculo: apertura en la pared corporal de los insectos por la que pasa el aire a la tráquea.

espora: (1) en las plantas y hongos, célula haploide capaz de desarrollarse y convertirse en un adulto sin fusionarse con otra célula (sin fecundación). (2) En las bacterias y otros organismos, etapa del ciclo de vida que resiste a condiciones ambientales extremosas.

esporangio: estructura en la que se producen las esporas.

esporofita: etapa diploide multicelular en el ciclo vital de las plantas. Produce por meiosis esporas haploides asexuales.

esqueleto: estructura de soporte que es movida por músculos para cambiar la configuración del cuerpo. Puede ser interno o externo.

esqueleto apendicular: parte del esqueleto que comprende los huesos de las extremidades y sus uniones con el esqueleto axial. Por tanto, el esqueleto apendicular comprende las fajas pectoral y pélvica, así como los brazos, piernas, manos y pies.

esqueleto axial: esqueleto que forma el eje del organismo; comprende el cráneo, la columna y la caja torácica.

esqueleto hidrostático: en los invertebrados, estructura del cuerpo en que compartimentos llenos de líquido proporcionan sostén para el cuerpo y cambian de forma por la acción de los músculos, lo cual altera la forma y posición del cuerpo o hace que el animal se mueva.

estambre: estructura reproductiva masculina de una flor. Consta de un filamento y una antera donde se desarrollan los granos de polen.

esterilización: método generalmente permanente de anticoncepción en el que las vías por las que deben pasar los espermatozoides (vaso deferente) o el óvulo (oviducto) se interrumpen. Es la forma más eficaz de anticoncepción.

esteroide: lípido que consiste en cuatro anillos de carbono fusionados, unidos a cuatro grupos funcionales.

estigma: punta del carpelo que atrapa el polen.

estilo: vaina que conecta el estigma de un carpelo con el ovario por su base.

estoma: apertura ajustable de la epidermis de una hoja o tallo joven, rodeada de un par de células guardianes. El estoma regula la difusión del dióxido de carbono y el agua hacia el interior y exterior de la hoja o el tallo.

estómago: saco muscular entre el esófago y el intestino delgado donde se guarda la comida, se descompone mecánicamente y comienza la digestión.

estramenópilo: miembro del Stramenopila, un clado protista grande. Los estramenópilos, que se caracterizan por proyecciones a modo de vellosidades en sus flagelos, incluyen a los mohos mucilaginosos, diatomeas y algas marrón.

estribo: tercero de los huesecillos del oído medio, que une la membrana timpánica con la ventana oval.

estrógeno: hormona sexual femenina, producida por células foliculares del ovario, que estimula el desarrollo del folículo, la ovogénesis, la aparición de las características sexuales secundarias y el crecimiento del revestimiento del útero.

estroma: material semifluido dentro de los cloroplastos en el que se encuentran los tilacoides. Es el lugar donde se realizan las reacciones del ciclo de Calvin.

estructura análoga: estructuras que tienen funciones semejantes y aspecto superficial parecido, pero anatomía muy diferente, como las alas de los insectos y de las aves. Las semejanzas son el resultado de presiones ambientales similares, más que de presentar antepasados comunes.

estructura cuaternaria: compleja estructura tridimensional de proteínas que consta de más de una cadena de péptidos.

estructura de edad: distribución de hembras y machos en una población, según grupos de edad.

estructura homóloga: estructura que puede tener una función diferente de otra, pero que tiene una anatomía semejante, presumiblemente porque los organismos que la poseen descendieron de antepasados comunes.

estructura primaria: secuencia de aminoácidos de una proteína.

estructura secundaria: estructura regular repetida que asume una cadena de proteínas y que se mantiene unida por enlaces de hidrógeno. Por ejemplo, una hélice.

estructura terciaria: estructura tridimensional compleja de una sola cadena peptídica. La estructura es mantenida por enlaces de disulfuro entre cisteínas.

estructura vestigial: estructura que no parece tener una función, pero que es homóloga a estructuras funcionales en organismos relacionados y da evidencia de su evolución.

estuario: humedal formado donde se encuentra un río con el mar. La salinidad es muy variable, pero es menor que en el agua de mar y mayor que en el agua dulce.

etileno: hormona vegetal que promueve la maduración de algunos frutos y la caída de hojas y frutos. Fomenta la senescencia de las hojas.

etología: estudio del comportamiento animal.

eucarionte: organismo con células eucariontes. Son eucariontes las plantas, los animales, los hongos y los protistas. Dícese de las células de los organismos del dominio Eukarya, cuyo material genético está encerrado en un núcleo envuelto por una membrana y contienen otros organelos membranosos.

euglénido: miembro de un grupo protista caracterizado por tener uno o más flagelos a modo de látigos, que sirven para la locomoción, y un fotorreceptor que detecta la luz. Los euglénidos son fotosintéticos y pertenecen al grupo de los euglenozoos.

euglenozoo: miembro del clado protista Euglenozoa. Los euglenozoos, que se caracterizan por tener membranas tilacoidales que bajo el microscopio parecen tener la forma de una pila de discos, comprenden a los euglénidos y a los kinetoplástidos.

Eukarya: uno de los tres dominios de la vida. Comprende a todos los eucariontes (plantas, animales, hongos y protistas).

evolución: (1) la descendencia de los organismos modernos, con cierta modificación respecto a las formas de vida previas. (2) Teoría de que todos los organismos están relacionados por un antepasado común y que han cambiado con el paso del tiempo. (3) Todo cambio en la composición genética (cambio en las proporciones de los genotipos) en una población, de una generación a la siguiente.

evolución convergente: evolución independiente de estructuras semejantes entre organismos no relacionados, como resultado de presiones ambientales parecidas. *Véase* estructuras análogas.

excavado: miembro de los Excavata, un clado protista. Los excavados, que generalmente carecen de mitocondrias, incluyen a los diplomonados y a los parabasálidos.

excreción: eliminación de desechos del cuerpo. Puede ser del aparato digestivo, las glándulas cutáneas, el aparato urinario o los pulmones.

exergónica: relativo a una reacción química que únicamente libera energía (como calor o en la forma de aumento de la entropía). Reacción "descendente".

exhalación: expulsión de aire de los pulmones, que es el resultado de relajar los músculos respiratorios.

exocitosis: proceso en el que material intracelular queda envuelto en un saco rodeado por una membrana, el cual se desplaza hasta la membrana plasmática y se fusiona con ésta para liberar el material fuera de la célula.

exoesqueleto: esqueleto externo rígido que sostiene al cuerpo, protege los órganos internos y tiene articulaciones flexibles que permiten el movimiento.

exón: segmento de ADN en un gen eucarionte que codifica los aminoácidos de una proteína. *Véase también* intrón.

experimento: en el método científico, uso de observaciones o manipulaciones controladas cuidadosamente para someter a prueba las predicciones generadas en una hipótesis.

extensor: músculo que estira o aumenta el ángulo de una articulación.

extinción en masa: desaparición relativamente rápida de muchas especies que pertenecen a diversos grupos taxonómicos como resultado de un cambio en el ambiente. El registro fósil muestra cinco extinciones masivas en el tiempo geológico.

extinción: muerte de todos los miembros de una especie.

fagocito: célula del sistema inmunitario que destruye microbios invasores por medio de fagocitosis para englobarlos y destruirlos. También se llama *célula fagocítica*.

fagocitosis: endocitosis en la cual las extensiones de la membrana plasmática de una célula engullen partículas extracelulares, las envuelven en un saco unido a la membrana y las transportan al interior de la misma.

familia: en la clasificación de Linneo, rango taxonómico compuesto por géneros relacionados. Las familias con una relación muy cercana componen un orden.

faringe: en los vertebrados, cámara que está localizada en la parte posterior de la boca y que comparten el aparato digestivo y el respiratorio. En algunos invertebrados, parte del aparato digestivo posterior a la boca.

fecundación: fusión de los gametos haploides masculino y femenino para formar un cigoto.

fecundación cruzada: unión del espermatozoide y el huevo de dos individuos de la misma especie.

fecundación doble: en las plantas con flores, fusión de dos núcleos de espermatozoides con el núcleo de dos células del gameto femenino. Un núcleo de espermatozoide se fusiona con la ovocélula para formar un cigoto. El segundo núcleo se funde con los dos núcleos haploides de la célula central para formar una célula triploide a partir de la cual se forma el endospermo.

fecundación externa: unión del espermatozoide y el óvulo fuera del cuerpo de los progenitores.

fecundación interna: unión del espermatozoide y el óvulo en el cuerpo de la hembra.

fenotipo: características físicas de un organismo. Puede definirse como apariencia externa (como la coloración de una flor), como conducta, o en términos moleculares (como las glucoproteínas de los glóbulos rojos).

fermentación: reacciones anaeróbicas que convierten el ácido pirúvico producido por glucólisis en ácido láctico o alcohol y CO_2, usando iones hidrógeno y electrones para formar NADH. La función principal de la fermentación es regenerar el NAD^+, de modo que la glucólisis pueda continuar en condiciones anaeróbicas.

fermentación alcohólica: tipo de fermentación en el que el piruvirato se convierte en etanol (una clase de alcohol) y dióxido de carbono mediante iones y electrones de hidrógeno del NADH. La principal función de la fermentación alcohólica es regenerar el NAD^+, de tal modo que continúe la glucólisis en condiciones anaeróbicas.

fermentación láctica: reacciones anaeróbicas que convierten el ácido pirúvico producido por glucólisis en ácido láctico usando iones hidrógeno y electrones para formar NADH. La principal función de la fermentación láctica es regenerar el NAD^+, de modo que pueda continuar la glucólisis en condiciones anaerobicas.

feromona: compuesto químico producido por un organismo que altera el comportamiento o el estado fisiológico de otro miembro de la misma especie.

fertilidad al nivel del reemplazo (FNR): promedio de descendientes por hembra que se requieren para mantener estable una población.

feto: etapas tardías del desarrollo embrionario de los mamíferos (después del segundo mes en el caso de los seres humanos), cuando el organismo en desarrollo empieza a parecerse al adulto de la especie.

fibra muscular: célula muscular.

fibrilación: contracción rápida, descoordinada e ineficaz de las células del músculo cardiaco.

fibrina: proteína de coagulación formada en la sangre en respuesta a una herida. Se une con otras moléculas de fibrina y suministra una matriz en la que se forma el coágulo.

fibrinógeno: forma inactiva de la proteína de coagulación fibrina. El fibrinógeno se convierte en fibrina por la acción de la enzima trombina, que se produce en respuesta a una herida.

fiebre: elevación de la temperatura del cuerpo causada por compuestos químicos (pirógenos) producidos por los leucocitos en respuesta a una infección.

fijación del carbono: proceso por el cual el carbono derivado del dióxido de carbono es transformado en moléculas orgánicas durante la fotosíntesis.

fijación del nitrógeno: combinación del nitrógeno atmosférico con hidrógeno para formar amonio (NH^+_4).

filamento: en la flores, el pedúnculo del estambre, que lleva una antera en su punta.

filamento delgado: en el sarcómero, hebra de proteína que interactúa con los filamentos gruesos para producir una contracción muscular. Está compuesto principalmente de actina, más las proteínas accesorias troponina y tropomiosina.

filamento grueso: en el sarcómero, haz de miosina que interactúa con el filamento delgado para producir contracciones musculares.

filamento intermedio: parte del citoesqueleto de las células eucariontes que está compuesto de varios tipos de proteínas y que probablemente tiene como función principal el sostén.

filogenia: historia evolutiva de un grupo de especies.

filtración: en la cápsula de Bowman de las nefronas de los riñones, proceso por el que la sangre se bombea a presión por capilares permeables del glomérulo y se expulsa agua y pequeños solutos, incluyendo desechos y nutrimentos.

filtrado: líquido producido por filtración. En los riñones, líquido producido por la filtración de la sangre en los capilares glomerulares.

Filum: en la clasificación de Linneo, rango taxonómico compuesto por clases relacionadas. Los fila relacionados componen un reino.

fisión: reproducción asexual por división del organismo en dos organismos completos más pequeños.

fisión binaria: proceso por el cual una bacteria se divide a la mitad y produce dos células hijas idénticas.

fitocromo: pigmento vegetal sensible a la luz que media en muchas respuestas que tiene la planta ante la luz, como la floración, el alargamiento de los tallos y la germinación de las semillas.

fitoplancton: protistas fotosintéticos que abundan en entornos de aguas marinas y dulces.

flagelo: extensión móvil y prolongada, parecida a un pelo, de la membrana plasmática. En la célula eucarionte, contiene microtúbulos dispuestos en una disposición de 9 + 2. El movimiento de los flagelos impulsa a las células en medios acuosos.

flavin adenin dinucleótido (FAD): molécula transportadora de electrones producida en la matriz mitocondrial durante el ciclo de Krebs. Transporta y cede electrones a la cadena de transporte de electrones.

flexor: músculo que flexiona o disminuye el ángulo de una articulación.

floema: tejido conductor de las plantas vasculares que transporta una solución concentrada de azúcares (principalmente sacarosa) y otras moléculas orgánicas a lo largo de la planta.

flor: estructura reproductiva de una planta angiosperma.

flor completa: flor que consta de cuatro partes (sépalos, pétalos, estambre y carpelo).

flor imperfecta: flor a la que le falta el estambre o los carpelos.

flor incompleta: flor a la que le falta una de las cuatro partes florales (sépalos, pétalos, estambre o carpelo).

florígeno: una de un grupo de hormonas vegetales que pueden estimular o inhibir la floración en respuesta a la duración del día.

fluido: líquido o gas.

flujo de genes: movimiento de los alelos de una población a otra en virtud de la migración de los individuos.

flujo masivo: movimiento al unísono de muchas moléculas de un gas o líquido desde una zona de mayor presión hasta otra de menor presión.

folículo: en el ovario de las hembras de los mamíferos, ovocito y las células accesorias que lo rodean.

folículo piloso: agrupamiento de células epiteliales especializadas que están situadas en la dermis de la piel de los mamíferos y producen vello.

foraminífero: miembro de un grupo protista caracterizado por presentar pseudópodos y conchas intrincadas de carbonato de calcio. En general, los foraminíferos son acuáticos (sobre todo marinos) y son parte del grupo de los rizarios.

formación reticular: red difusa de neuronas que se extienden del romboencéfalo por el mesencéfalo hasta las partes inferiores del prosencéfalo. Participa en la filtración de la información sensorial y regula qué información se retransmite a los centros conscientes del cerebro para mayor atención.

fosfolípido: lípido que consiste en un glicerol unido a dos ácidos grasos y un grupo fosfato, el cual lleva otro grupo de átomos que por lo común están cargados y contienen nitrógeno. Una capa doble de fosfolípidos es un componente estructural de todas las membranas celulares.

fósil: restos de un organismo muerto, conservados casi siempre en roca; pueden ser huesos o madera petrificada, conchas, impresiones de formas orgánicas, como hojas, piel o plumas, o marcas dejadas por los organismos, como huellas.

fotón: unidad mínima de energía luminosa.

fotopigmento: compuesto químico de una célula fotorreceptora que al ser tocada por la luz, cambia de forma y produce una respuesta en la célula.

fotorreceptor: célula receptora que responde a la luz. En los vertebrados, bastones y conos.

fotorrespiración: serie de reacciones en las plantas en las que el O_2 reemplaza al CO_2 durante el ciclo de Calvin, lo que impide que se fije el carbono. Este proceso dispendioso domina cuando las plantas C_3 tienen que cerrar los estomas para evitar la pérdida de agua.

fotosíntesis: serie compleja de reacciones químicas en que la energía de la luz se aprovecha para sintetizar moléculas orgánicas muy energéticas, normalmente carbohidratos, a partir de moléculas inorgánicas de poca energía, como dióxido de carbono y agua.

fotosistema: en las membranas tilacoideas, agrupamiento de clorofila, moléculas de pigmentos accesorios, proteínas y otras moléculas que, colectivamente, captan la energía luminosa, transfieren parte a los electrones y trasladan los electrones energéticos a una cadena adyacente de transporte de electrones.

fototropismo: crecimiento con respecto a la dirección de la luz.

fóvea: en la retina de los vertebrados, región central en la que se enfocan las imágenes; contiene grupos densos de conos.

fragmentación del hábitat: proceso por el que el desarrollo y las actividades humanas dejan parches de hábitats silvestres que no tienen el tamaño mínimo para sostener poblaciones viables.

fragmento de restricción: sección de ADN que fue cortada y aislada de un fragmento mayor mediante enzimas de restricción.

frecuencia alélica: para cada gen dado, proporción relativa de cada alelo de ese gen en una población.

fruto: en las plantas con flores, el ovario maduro (mas, en algunos casos, otras partes de la flor) que contiene las semillas.

fuente: en las plantas, toda estructura que sintetiza azúcares y desde la cual se transportarán al líquido del floema.

gameto: célula sexual haploide, por lo general un espermatozoide o un óvulo, que se forma en los organismos de reproducción sexual.

gametofito: etapa multicelular haploide en el ciclo vital de las plantas.

ganglio: agrupamiento de neuronas.

ganglio linfático: pequeña estructura situada en un vaso linfático, que contiene macrófagos y linfocitos (células B y T). Los macrófagos filtran la linfa y eliminan microbios; los linfocitos son el principal componente de la respuesta inmunitaria adquirida a las infecciones.

ganglio radical dorsal: ganglio situado en la rama dorsal (sensorial) de cada nervio espinal y que contiene el cuerpo celular de las neuronas sensoriales.

ganglios basales: varios agrupamientos de neuronas en el interior del cerebro, más la sustancia nigra del mesencéfalo, que controlan el movimiento. El daño o degeneración de uno o más ganglios basales causa trastornos como la enfermedad de Parkinson y la enfermedad de Huntington.

gas de invernadero: gas, como el dióxido de carbono o el metano, que capta la energía solar de la atmósfera de un planeta en forma de calor. Gas que participa en el efecto invernadero.

gastrina: hormona producida por el estómago que estimula las secreciones ácidas en respuesta a la presencia de alimento.

gástrula: en el desarrollo animal, embrión formado por tres capas de células: ectodermo, mesodermo y endodermo. La capa del endodermo encierra el intestino primitivo.

gastrulación: conversión de la blástula en gástrula, incluyendo la formación del endodermo, ectodermo y mesodermo.

gemación: reproducción asexual por el crecimiento de copias en miniatura, llamadas yemas, del animal adulto en el cuerpo de la madre. El producto se separa y comienza una vida independiente.

gen: unidad de la herencia. Segmento de ADN situado en un lugar particular de un cromosoma que codifica la información para la secuencia de aminoácidos de una proteína y, por consiguiente, rasgos particulares.

gen estructural: en el operón procarionte, gen que codifica enzimas u otras proteínas celulares.

gen homeobox: secuencia de ADN que codifica para una proteína que actúa como factor de trascripción que activa o inactiva muchos otros genes que controlan el desarrollo de partes importantes del cuerpo.

gen regulador: en los procariontes, gen que codifica una proteína que se enlaza al operador de uno o más operones para controlar la actividad de la ARN polimerasa de transcribir los genes estructurales del operón.

generación espontánea: hipótesis de que los organismos vivos surgen de materia inerte.

género: en la clasificación de Linneo, rango taxonómico compuesto por especies relacionadas. Los géneros relacionados muy de cerca forman una familia.

genotipo: composición genética de un organismo. Los alelos de cada gen que un organismo tiene.

germinación: crecimiento y desarrollo de una semilla, espora o grano de polen.

giberelina: una de un grupo de hormonas vegetales que estimulan la germinación de las semillas, el desarrollo de los frutos, la floración, la división celular y la elongación de los tallos.

gimnosperma: planta de semillas sin flores, como las coníferas, las gnetofitas, las cicadas y el gingko.

giro: patrón aproximadamente circular de las corrientes marinas, que se forma porque los continentes interrumpen el flujo de esas corrientes. En el Hemisferio Norte rotan en el sentido de las manecillas del reloj; en el Hemisferio Sur, en sentido contrario.

glándula: agrupamiento de células especializadas en la producción de sustancias como sudor, moco, enzimas y hormonas.

glándula bulbouretral: en los mamíferos machos, glándula que produce un líquido esencial mucoso que forma parte del semen.

glándula endocrina: glándula sin conductos y productora de hormonas, que consta de células que liberan sus secreciones en el líquido extracelular desde donde se difunden a los capilares cercanos. Casi todas las glándulas endocrinas están compuestas por células epiteliales.

glándula exocrina: glándula que deposita sus secreciones en conductos que se dirigen al exterior del cuerpo o a una cavidad de éste, como el aparato digestivo o el reproductivo. Casi todas las glándulas exocrinas están compuestas de células epiteliales.

glándula gástrica: una de numerosas glándulas pequeñas del revestimiento del estómago. Contiene células que producen moco, ácido clorhídrico o pepsinógeno (la forma inactiva de la proteasa pepsina).

glándula mamaria: glándula productora de leche con que las hembras de los mamíferos alimentan a sus crías.

glándula paratiroides: una de cuatro pequeñas glándulas endocrinas insertadas en la superficie de la tiroidea; produce la hormona paratiroidea que regula (con la calcitonina que produce la tiroidea) la concentración de iones calcio en la sangre.

glándula pineal: pequeña glándula dentro del cerebro que produce melatonina. Controla los ciclos estacionales de reproducción de algunos mamíferos.

glándula suprarrenal: glándula endocrina de los mamíferos, adyacente a los riñones; secreta hormonas cuya función está relacionada con la regulación del agua y la respuesta al estrés.

glía: células del sistema nervioso que suministran nutrimentos a las neuronas, regulan la composición del líquido extracelular del cerebro y la médula espinal, modulan la comunicación entre neuronas y aíslan los axones, con lo que aceleran la conducción de potenciales de acción. También se llaman *células gliales*.

glicerol: alcohol de tres carbonos al que se unen por enlaces covalentes los ácidos grasos para formar grasas y aceites.

glomeromiceto: miembro del filum de hongos Glomeromycota, que comprende especies que forman asociaciones de micorriza con las raíces de las plantas y que forman estructuras ramificadas tipo arbusto dentro de células vegetales.

glomérulo: red densa de capilares de paredes delgadas situada dentro de la cápsula de Bowman de cada nefrona del riñón, donde la presión de la sangre obliga al agua y a pequeños solutos de nutrimentos y desechos a pasar a la nefrona a través de los capilares.

glucagón: hormona secretada por el páncreas que aumenta el azúcar en la sangre al estimular la degradación del glucógeno (en glucosa) en el hígado.

glucocorticoide: clase de hormonas producidas por la corteza adrenal como reacción a la presencia de ACTH, que pone a disposición del cuerpo energía adicional al estimular la síntesis de glucosa.

glucógeno: polímero muy ramificado de glucosa que se almacena en músculos e hígado de los animales y que se metaboliza como fuente de energía.

glucólisis: reacciones producidas en el citoplasma que descomponen la glucosa en dos moléculas de ácido pirúvico y dos moléculas de ATP. No requiere oxígeno, pero puede realizarse cuando hay oxígeno presente.

glucoproteína: proteína que lleva unido un carbohidrato.

glucosa: el monosacárido más común, con forma molecular $C_6H_{12}O_6$. Casi todos los polisacáridos (celulosa, almidón y glucógeno) están hechos de subunidades de glucosa unidas por enlaces covalentes.

gónada: órgano en el que se forman las células reproductoras. En los machos, los testículos; y en las hembras, los ovarios.

gonadotropina coriónica: hormona producida por el corion (una de las membranas fetales) que mantiene la integridad del cuerpo lúteo al comienzo del embarazo.

gonorrea: infección bacteriana de transmisión sexual de los órganos reproductivos. Si no se trata, produce esterilidad.

gradiente: diferencia de concentración, presión o carga eléctrica entre dos regiones.

gradiente de concentración: diferencia en la concentración de una sustancia entre dos partes de un líquido o a través de una barrera como una membrana.

grano de polen: gametofito masculino de una planta con semillas.

grasa (molecular): lípido compuesto de tres ácidos grasos saturados unidos por enlace covalente al glicerol. Son grasas sólidas a temperatura ambiente.

grasa trans: tipo de grasa producida durante la hidrogenización de aceites que puede aumentar el riesgo de una enfermedad cardiaca. Los ácidos grasos de las grasas trans tienen una configuración inusitada de enlaces dobles que no se encuentra normalmente en las grasas de origen biológico.

gravitropismo: crecimiento con respecto a la dirección de la gravedad.

grupo funcional: uno de varios grupos de átomos que se encuentran en una molécula orgánica, como hidrógeno y los grupos hidroxilo, amino, carboxilo y fosfato, que determinan las características y reactividad química de la molécula.

guanina (G): base nitrogenada que se encuentra en el ADN y en el ARN. Se abrevia como G.

habituación: aprendizaje simple caracterizado por la mengua de la respuesta a un estímulo repetido.

haploide: dícese de una célula que tiene sólo un miembro de cada par de cromosomas homólogos.

haz vascular: conjunto de xilema y floema en las hojas y tallos. En las hojas se llama comúnmente *vena*.

hebra: polímero simple de nucleótidos. El ADN está compuesto por dos hebras unidas entre sí en una doble hélice. El ARN tiene una hebra.

hebra molde: hebra de la doble hélice del ADN a partir de la cual se transcribe el ARN.

heces: material de desecho semisólido que permanece en el intestino al terminar la absorción y que se evacua por el ano. Las heces contienen principalmente desechos no digeribles y bacterias.

hélice: estructura secundaria de una proteína, parecida a un resorte.

hemisferio cerebral: una de dos mitades casi simétricas en la superficie del cerebro, las cuales están conectadas por una banda gruesa de axones: el cuerpo calloso.

hemoceloma: cavidad en el cuerpo de ciertos invertebrados en el que un líquido, llamado *hemolinfa*, baña directamente los tejidos. Forma parte de un sistema circulatorio abierto.

hemodiálisis: procedimiento que simula la función renal en individuos con riñones dañados o ineficaces. La sangre se saca del cuerpo, se filtra artificialmente y se devuelve.

hemofilia: enfermedad recesiva ligada a los cromosomas sexuales en la que la sangre no coagula normalmente.

hemoglobina: proteína con hierro que da su color a los glóbulos rojos. Se une al oxígeno en los pulmones y lo libera en los tejidos.

hemolinfa: en animales con sistema circulatorio abierto, líquido que se encuentra en el hemoceloma y que baña a las células del cuerpo, con lo que cumple funciones de sangre y líquido extracelular.

hendidura branquial: una de una serie de aperturas situadas detrás de la boca que conectan a la garganta con el ambiente exterior, presentes (en alguna etapa de la vida) en todos los cordados.

hendidura sináptica: en una sinapsis, pequeña brecha entre la neurona presináptica y la postsináptica.

herbívoro: literalmente, "que come plantas". Organismo que se alimenta exclusivamente de productores; consumidor primario.

herencia: transmisión genética de las características de los progenitores a sus descendientes.

herencia poligénica: patrón de herencia en el que la interacción de dos o más genes semejantes determina el fenotipo.

hermafrodita: organismo que posee órganos sexuales tanto masculinos como femeninos. Algunos animales hermafroditas pueden fecundarse a sí mismos; otros deben intercambiar células sexuales con una pareja.

herpes genital: infección de transmisión sexual causada por un virus que produce ampollas dolorosas en los genitales y la región inmediata.

heterocigoto: que tiene dos alelos diferentes de un gen; también se llama *híbrido*.

heterótrofo: literalmente, "que come a otro". Organismo que come otros organismos; consumidor.

híbrido: organismo que es descendiente de padres que difieren en por lo menos una característica genéticamente determinada. Se usa también para referirse a los descendientes de progenitores de distintas especies.

hidrofílica: dícese de la molécula que se disuelve fácilmente en agua o de la que forma enlaces de hidrógeno con agua; polar.

hidrofóbica: dícese de la molécula que no se disuelve en agua ni forma enlaces de hidrógeno con agua; no polar.

hidrólisis: reacción química en la que se rompe un enlace covalente mediante la adición de hidrógeno al átomo de un lado del enlace original y un grupo hidroxilo al átomo del otro lado. Es lo contrario de la síntesis por deshidratación.

hifa: en los hongos, estructura filamentosa que consta de células alargadas con muchos núcleos haploides. Muchas hifas conforman el cuerpo de un hongo.

hígado: órgano con diversas funciones, como la producción de bilis, almacenamiento de glucógeno y desintoxicación de venenos.

hipermetropía: incapacidad de enfocar los objetos cercanos, debido a que el globo ocular es corto o la córnea muy plana.

hipertensión: tensión arterial crónicamente elevada sobre el límite normal.

hipertónica: dícese de una solución que tiene una concentración elevada de partículas disueltas (y, por tanto, una concentración menor de agua libre) que el citoplasma de la célula.

hipocampo: parte del prosencéfalo de los vertebrados que cumple una función importante en las emociones y especialmente en el aprendizaje.

hipocotiledón: parte del brote embrionario situado debajo del punto de unión de los cotiledones, pero arriba de la raíz.

hipófisis: glándula endocrina situada en la base del cerebro que produce varias hormonas, muchas de las cuales influyen en otras glándulas. También se le llama *pituitaria*.

hipófisis anterior: lóbulo de la glándula hipófisis que produce prolactina y hormona del crecimiento, además de otras hormonas que regulan la producción hormonal de otras glándulas.

hipófisis posterior: lóbulo de la glándula hipófisis que es una proyección del hipotálamo y que produce hormona antidiurética y oxitocina.También se le llama *neurohipófisis*.

hipotálamo: región del cerebro que controla la actividad secretoria de la hipófisis. Sintetiza, almacena y libera ciertas hormonas peptídicas y dirige las respuestas del sistema nervioso autónomo.

hipótesis: en el método científico, suposición basada en observaciones anteriores que se ofrece como explicación de un fenómeno observado y se usa como la base de nuevas observaciones o experimentos.

hipótesis endosimbiótica: hipótesis según la cual ciertos organelos, en especial los cloroplastos y las mitocondrias, surgieron como asociaciones de beneficio mutuo entre los antepasados de las células eucariontes y las bacterias fagocitadas que vivían en el citoplasma de las células preeucarióticas.

hipotónica: dícese de la solución que tiene una menor concentración de partículas disueltas (y, por tanto, mayor concentración de agua libre) que el citoplasma de una célula.

histamina: sustancia producida por ciertas células en respuesta a daños de tejidos e invasión del cuerpo por sustancias extrañas. Favorece la dilatación de las arteriolas y la filtración de los capilares, además de estimular algunas acciones de la respuesta inflamatoria.

hoja: protuberancia de un tallo, que normalmente es plana y fotosintética.

hoja primordial: agrupamiento de células en división que rodean un brote terminal o lateral y que se convierte en una hoja.

homeostasis: sistema que mantiene relativamente constante el entorno interno y que se requiere para el buen funcionamiento de las células.

hominino: ser humano o antecesor primitivo de los seres humanos. El hominino más antiguo que se conoce es el Sahelantropo, cuyos fósiles tienen más de seis millones de edad.

homocigoto: individuo que lleva dos copias del mismo alelo de un gen determinado.

homólogo: cromosoma de aspecto e información genética similar a otro cromosoma con el que se aparea durante la meiosis. También se llama *cromosoma homólogo*.

hormona: compuesto químico producido por un grupo de células y transportado a otras para estimularlas y modificar su actividad.

hormona adrenocorticotrópica: hormona segregada por la hipófisis anterior, que estimula la liberación de hormonas en la corteza suprarrenal, sobre todo en respuesta al estrés.

hormona antidiurética: hormona producida por el hipotálamo y secretada en el torrente sanguíneo por la hipófisis posterior cuando el volumen de sangre es bajo. Aumenta la permeabilidad del túbulo distal y el conducto colector de agua, para que se absorba más líquido en el torrente sanguíneo.

hormona del crecimiento: hormona producida por la hipófisis anterior que estimula el crecimiento, especialmente del esqueleto.

hormona derivada de aminoácidos: clase de hormona que sintetiza el organismo a partir de aminoácidos únicos. Entre los ejemplos se cuentan la epinefrina y la tiroxina.

hormona endocrina: molécula producida por células de las glándulas endocrinas y liberada en el sistema circulatorio. Una hormona endocrina causa cambios en las células blanco que tienen los receptores específicos de esa hormona.

hormona esteroide: clase de hormona cuya estructura química (cuatro anillos de carbono fusionados y unidos con varios grupos funcionales) es similar a la del colesterol. Los esteroides, que son lípidos, son secretados por los ovarios, la placenta, los testículos y la corteza adrenal.

hormona estimulante de la tiroides (TSH): hormona producida por la hipófisis anterior que estimula a la tiroides para que libere hormonas.

hormona folículo estimulante: hormona producida por la hipófisis anterior que estimula la espermatogénesis en los machos y el desarrollo del folículo en las hembras.

hormona inhibitoria: hormona producida por células neurosecretoras del hipotálamo que inhibe la liberación de hormonas específicas de la hipófisis anterior.

hormona liberadora: hormona producida por el hipotálamo que estimula la liberación de hormonas específicas en la hipófisis anterior.

hormona liberadora de gonadotropina: hormona producida por células neurosecretoras del hipotálamo, que estimulan células de la hipófisis anterior para liberar la hormona folículo estimulante (FSH) y la hormona luteinizante (LH). La hormona liberadora de gonadotropina (GnRH) participa en el ciclo menstrual y en la espermatogénesis.

hormona local: término general de las moléculas mensajeras producidas por la mayor parte de las células y liberadas en su vecindad inmediata. Las hormonas locales, como la prostaglandina y las citocinas, influyen en las células cercanas que poseen los receptores adecuados.

hormona luteinizante: hormona producida por la hipófisis anterior que estimula la producción de testosterona en los machos y el desarrollo del folículo, la ovulación y el cuerpo lúteo en las hembras.

hormona paratiroidea: hormona producida por la glándula paratiroides que estimula la liberación de calcio de los huesos.

hormona peptídica: hormona que consiste en una cadena de aminoácidos. Incluye proteínas pequeñas que funcionan como hormonas.

hormona vegetal: compuesto químico producido por células vegetales especiales que influye en el crecimiento, desarrollo y actividad metabólica de otras células, por lo común a cierta distancia en el cuerpo de la planta.

huella ecológica: área superficial terrestre necesaria para producir recursos y absorber desechos (incluyendo dióxido de carbono) generados por una persona o por la persona promedio de una región del mundo (por ejemplo, en un país particular) o en todo el mundo, usando tecnologías contemporáneas.

hueso: tejido conectivo duro mineralizado, el cual es un componente mayoritario del endoesqueleto de los vertebrados; da soporte y lugares para afianzar los músculos.

hueso compacto: hueso externo sólido y fuerte. Está compuesto de osteonas. *Cf.* con hueso esponjoso.

hueso esponjoso: tejido óseo ligero y poroso del interior de los huesos donde se encuentra la médula ósea. *Cf.* con el hueso compacto.

huésped: organismo víctima en el que vive un parásito, ya sea en su exterior o en su interior. El huésped resulta dañado en la relación.

huevo amniótico: huevo de los reptiles y las aves. Contiene una membrana, el amnios, que rodea al embrión en un entorno líquido que permite depositar el huevo en tierra.

humedal: región (llamada marisma, pantano o lodazal) en la que el suelo está cubierto o saturado de agua gran parte del año.

humor acuoso: líquido aguado y claro entre la córnea y el cristalino del ojo que nutre a estos dos elementos.

humor vítreo: sustancia clara y gelatinosa que llena la cámara grande del ojo entre el cristalino y la retina. Ayuda a mantener la forma del globo ocular.

imitación agresiva: evolución de un organismo depredador para asemejarse a un animal inofensivo o a parte del entorno, para poder acercarse a su presa.

implantación: inserción del embrión temprano en el revestimiento del útero.

impronta: tipo de aprendizaje en el cual un animal adquiere un tipo particular de información durante una fase sensible del desarrollo.

índice de masa corporal (IMC): cifra obtenida del peso y la estatura de un individuo que se usa para calcular la grasa corporal. La fórmula es peso en kilogramos/altura al cuadrado (en metros al cuadrado).

índice de mortalidad: número de muertes por individuo en un tiempo específico, como un año.

índice de natalidad: número de nacimientos por individuo en un tiempo específico, como un año.

inducción: proceso por el que un grupo de células hace que otras se diferencien en un tipo de tejido específico.

infección de transmisión sexual (ITS): enfermedad que se contagia de una persona a otra por contacto sexual.

ingeniería genética: modificación del material genético de un organismo por medio de técnicas de ADN recombinante.

ingestión: movimiento de comida dentro del tubo digestivo, a través de la boca.

inhalación: acción de llevar aire a los pulmones agrandando la caja torácica.

inhibición competitiva: proceso por el cual dos o más moléculas que tienen una estructura parecida compiten por el sitio activo de una enzima.

inhibición no competitiva: acción por la cual una molécula (el inhibidor) se une a una enzima en otro sitio distinto del sitio activo. Como resultado, el sitio activo de la enzima se distorsiona, lo que la hace menos capaz de catalizar la reacción que comprende su sustrato normal.

inhibición por retroalimentación: en las reacciones químicas reguladas por enzimas, condición en la que el producto de una reacción inhibe una o más enzimas participantes en la síntesis del producto.

inmigración: entrada de individuos en una región determinada.

inmunidad celular: respuesta inmunitaria adquirida en la que las células o sustancias extrañas son destruidas por contacto con las células T.

inmunidad humoral: respuesta inmunitaria en la que sustancias extrañas quedan inactivadas o destruidas por anticuerpos que circulan en la sangre.

innato: de nacimiento, instintivo. Una conducta innata se ejecuta correctamente desde la primera vez que se intenta.

inorgánica: dícese de una molécula que no contiene carbono ni hidrógeno.

insaturado: dícese de un ácido graso con menos del número máximo de átomos de hidrógeno enlazados a su columna de carbono (por tanto, un ácido graso insaturado tiene uno o más enlaces dobles en su columna de carbono).

inserción: lugar de unión de un músculo con el hueso relativamente móvil de un lado de una articulación.

insulina: hormona producida por el páncreas que reduce los niveles de azúcar en la sangre al estimular a numerosas células a absorber la glucosa y al estimular al hígado para que convierta la glucosa en glucógeno.

integración: acción de sumar todas las señales eléctricas de una neurona, incluyendo la información de los sentidos y los potenciales postsinápticos, para determinar la salida de una neurona (potenciales de acción o transmisión sináptica).

integumento: en las plantas, capas externas de células del óvulo que rodean al gametofito femenino. Se desarrolla en el tegumento.

intensidad: fuerza de un estímulo o respuesta.

interacción hidrofóbica: tendencia de las moléculas hidrofóbicas a agruparse cuando se sumergen en agua.

intercambio a contracorriente: mecanismo para la transferencia de algunas propiedades, como calor o una sustancia disuelta, de un líquido a otro, sin que los líquidos se mezclen. En el intercambio a contracorriente, los dos líquidos pasan uno junto al otro en direcciones opuestas y transfieren el calor o el soluto del líquido con mayor temperatura o concentración del soluto al líquido con la menor temperatura o concentración de soluto.

interfase: Etapa del ciclo celular entre divisiones celulares, en la que se duplican los cromosomas y ocurren otras funciones celulares, como el crecimiento, el movimiento y la adquisición de nutrimentos.

interneurona: en una red neuronal, célula nerviosa que es postsináptica de una neurona sensorial y presináptica de una neurona motriz. En los circuitos reales puede haber muchas interneuronas entre neuronas individuales sensoriales y motrices.

internodo: parte de un tallo entre dos nodos.

intestino delgado: parte del aparato digestivo situada entre el estómago y el intestino grueso en la que se produce la mayor parte de la digestión y la absorción de los nutrimentos.

intestino grueso: sección final del aparato digestivo. Consta del colon y el recto, donde se forman y guardan las heces.

intolerancia a la lactosa: incapacidad de digerir la lactosa (azúcar de la leche) debido a que la lactasa, la enzima que digiere la lactosa, no se produce en cantidades suficientes. Los síntomas son inflamación, cólicos abdominales y diarrea.

intrón: segmento de ADN en el gen eucarionte que no codifica los aminoácidos de una proteína. *Véase también* exón.

inversión: mutación que ocurre cuando se corta una parte del ADN de un cromosoma, se da la vuelta y se reinserta en la hebra.

invertebrado: animal que carece de columna vertebral.

ión: átomo o molécula con carga. Átomo o molécula que ha ganado electrones (y, por tanto, tiene carga negativa) o que ha perdido electrones (y tiene carga positiva).

iris: tejido muscular pigmentado del ojo de los vertebrados que rodea y controla el tamaño de la pupila, a través de la cual penetra la luz en el ojo.

isotónica: dícese de la solución que tiene la misma concentración de partículas disueltas (y, por tanto, la misma concentración de agua libre) que el citoplasma de una célula.

isótopo: una de varias formas de un elemento químico, cuyo núcleo contiene el mismo número de protones pero un número diferente de neutrones.

jerarquía de dominio: estructura social que surge cuando los animales de un grupo social establecen rangos individuales que determinan el acceso a los recursos. Los rangos se establecen en interacciones agresivas.

jugo pancreático: mezcla de agua, bicarbonato de sodio y enzimas que vierte el páncreas en el intestino delgado.

kinetoplástido: miembro de un grupo protista que se caracteriza por una mitocondria de estructura distintiva. Los kinetoplástidos son parte del grupo de los euglenozoos.

labio: uno de un par de pliegues de piel en las estructuras externas del aparato reproductor femenino de los mamíferos.

lactación: secreción de leche de las glándulas mamarias.

lactosa: disacárido compuesto de glucosa y galactosa que se encuentra en la leche de los mamíferos.

ladilla: artrópodo parásito que infesta a los seres humanos. Se transmite por contacto sexual.

lago eutrófico: lago que recibe cantidades suficientes de sedimentos, materia orgánica y nutrimentos inorgánicos de su entorno para sostener comunidades densas, especialmente plantas y fitoplancton. Contiene agua turbia, con poca penetración de luz.

lago oligotrófico: lago con muy pocos nutrimentos y, por tanto, con poco sustento para fitoplancton, plantas y algas. Contiene aguas claras a través de las cuales la luz penetra profundamente.

laringe: órgano tubular que forma parte de las vías respiratorias, se encuentra entre la faringe y la tráquea. Contiene las cuerdas vocales.

larva: forma inmadura de un animal que alcanza por metamorfosis la etapa adulta. Están incluidos en este término las orugas de palomillas y mariposas, los gusanos de las moscas y los renacuajos de ranas y sapos.

latente: estado en el que el organismo no crece ni se desarrolla; se caracteriza por poca actividad metabólica y resistencia a las condiciones ambientales adversas.

leguminosa: miembro de una familia de plantas que se caracteriza por raíces turgentes en las que se alojan las bacterias fijadoras del nitrógeno; incluye chícharos, soya, altramuz, alfalfa y trébol.

lente: objeto transparente que desvía los rayos luminosos.

leptina: hormona peptídica liberada por los adipocitos que ayuda al cuerpo a vigilar sus reservas de grasa y controlar el peso.

leucocito: cualquiera de las células blancas que circulan en la sangre.

Ley de la Conservación de la Energía: principio de la física que establece que en un sistema cerrado, la energía no se crea ni se destruye, sólo se transforma. Se llama también *Primera Ley de la Termodinámica*.

Ley de la Distribución Independiente: herencia independiente de dos o más rasgos, suponiendo que cada uno está controlado por un gen sin influencia del gen o genes que controlan al otro. Establece que los alelos de cada gen se distribuyen a los gametos independientemente de los alelos de otros genes. Esta ley es válida únicamente para los genes situados en diferentes cromosomas o que se encuentran muy alejados dentro de un mismo cromosoma.

Ley de la Segregación: principio que indica que cada gameto recibe sólo un gen del par de alelos de cada progenitor para cada rasgo.

Leyes de la Termodinámica: leyes físicas que definen las propiedades básicas y el comportamiento de la energía.

ligado al sexo: dícese de un patrón de herencia de características hereditarias de genes situados en un tipo de cromosoma sexual (por ejemplo, el X) y que no se encuentra en el otro tipo (por ejemplo, el Y). En los mamíferos, casi en todos los casos el gen que controla el rasgo está en el cromosoma X, de modo que este patrón de herencia se llama *ligado al cromosoma X*. En la herencia ligada al cromosoma X, las hembras muestran el rasgo dominante salvo que sean homocigotas recesivas, mientras que los hombres lo expresan con cualquier alelo, dominante o recesivo, que se encuentre en su cromosoma X.

ligamento: banda dura de tejido conectivo que conecta dos huesos.

ligamiento: herencia de ciertos genes como grupo, por ser parte del mismo cromosoma. Los genes ligados no presentan distribución independiente.

lignina: material duro en las paredes celulares de las plantas vasculares que proporciona sostén a las especies terrestres. Es una adaptación temprana e importante para la vida en tierra firme.

limbo: parte plana de una hoja.

línea Z: estructura de proteínas fibrosas a la que se adhieren los filamentos delgados de los músculos esqueléticos. Forma el límite de un sarcómero.

linfa: líquido pálido que se encuentra en el sistema linfático, compuesto principalmente por líquido intersticial y leucocitos.

linfocito: tipo de leucocito (célula asesina natural, célula B o célula T) que es importante en la respuesta inmunitaria innata o adquirida.

linfocito T auxiliar: tipo de célula T que ayuda a otras células inmunes a reconocer y actuar contra antígenos.

linfocito T citotóxico: tipo de célula T que, al entrar en contacto con células extrañas, las destruye.

linfocito T regulador: célula T que suprime la respuesta inmunitaria adquirida, especialmente con linfocitos autorreactivos, y que parece ser importante en la prevención de enfermedades autoinmunitarias.

lipasa: enzima que cataliza la degradación de lípidos como las grasas.

lípido: una de varias moléculas orgánicas que contienen grandes regiones no polares compuestas únicamente por carbono e hidrógeno, que hacen a los lípidos hidrofóbicos e insolubles en agua. Comprende aceites, grasas, ceras, fosfolípidos y esteroides.

liquen: asociación simbiótica entre un alga o cianobacteria y un hongo, que da por resultado un organismo compuesto.

líquido extracelular: líquido que baña las células del cuerpo. En los mamíferos, el líquido extracelular escurre de los capilares y tiene una composición similar al plasma de la sangre, pero carece de proteínas grandes.

lisosoma: organelo envuelto por una membrana que contiene enzimas digestivas intracelulares.

locus: ubicación física de un gen en un cromosoma.

macrófago: tipo de leucocito que engloba y destruye microbios por fagocitosis. También presenta antígenos microbianos a las células T para contribuir a estimular la respuesta inmunitaria.

macronutrimento: nutrimento que un organismo requiere en grandes cantidades.

magnificación biológica: incremento de la acumulación de un tóxico en niveles tróficos progresivamente mayores.

maltosa: disacárido compuesto de dos moléculas de glucosa.

mamífero: miembro del clado cordado Mammalia, que comprende vertebrados con pelo y glándulas mamarias.

maniobra de Heimlich: método para desalojar comida u otras obstrucciones que penetraron en las vías respiratorias.

marcapasos: agrupamiento de células musculares especializadas que produce señales eléctricas espontáneas a un ritmo regular. Nodo sinoauricular.

marsupial: miembro del clado Marsupiala que incluye mamíferos cuyas crías nacen en una etapa extremadamente inmadura y completan su desarrollo en una bolsa, donde permanecen unidos a la glándula mamaria. Son marsupiales los canguros, zarigüeyas y koalas.

martillo: segundo de los huesecillos del oído medio que unen la membrana timpánica con la ventana oval de la cóclea.

masa atómica: masa total de todos los protones, neutrones y electrones de un átomo.

masa celular interna: en el desarrollo embrionario humano, agrupamiento de células dentro del blastocito que se desarrollarán para formar el embrión.

mastocito: célula del sistema inmunitario que produce histamina y otras moléculas usadas en la respuesta del organismo a un trauma y que son un factor en las reacciones alérgicas.

materia blanca: parte del cerebro y la médula ósea que consta principalmente de axones cubiertos de mielina que le dan su característico color blanco.

materia gris: parte externa del cerebro y región interna de la médula espinal. Está compuesta principalmente por cuerpos de neuronas, que le dan su característico color gris.

matriz: fluido contenido en la membrana interna de la mitocondria.

mecanismo de aislamiento: diferencia morfológica, fisiológica, conductual o ecológica que impide que se crucen los miembros de dos especies.

mecanismo de aislamiento anterior al apareamiento: toda estructura, función fisiológica o conducta que impide que organismos de dos especies intercambien gametos.

mecanismo de aislamiento posterior al apareamiento: toda estructura, función fisiológica o anormalidad del desarrollo que impide que organismos de especies diferentes, después de ocurrir el apareamiento, formen descendientes vigorosos y fértiles.

médula: (1) células que forman el centro de una raíz o tallo. (2) Parte del romboencéfalo de los vertebrados que controla actividades automáticas como la respiración, la deglución, la frecuencia cardiaca y la tensión arterial.

médula espinal: parte del sistema nervioso de los vertebrados que se extiende de la base del cerebro a la cadera y que está protegida por los huesos de la columna vertebral. Contiene cuerpos celulares de neuronas motrices que forman sinapsis con los músculos esqueléticos, las conexiones de algunas conductas reflejas simples y axones que comunican con el cerebro.

médula renal: capa del riñón dentro de la corteza renal en la que el asa de Henle produce un líquido extracelular muy concentrado que permite la producción de orina concentrada.

médula suprarrenal: parte interna de la glándula suprarrenal, contigua al riñón. Segrega hormonas que intervienen en la regulación del agua y la respuesta al estrés.

megacariocito: célula grande de la médula que estrangula fragmentos de sí misma que pasan al torrente sanguíneo como plaquetas.

megaspora: célula haploide formada por división celular meiótica de una célula madre. Por división mitótica y diferenciación se convierte en el gametofito femenino.

meiosis: en organismos eucariontes, tipo de división nuclear en el que un núcleo diploide se divide dos veces para formar cuatro núcleos haploides.

melatonina: hormona producida por la glándula pineal que participa en la regulación de los ciclos circadianos.

membrana basilar: membrana de la cóclea que lleva células pilosas que responden a las vibraciones producidas por un sonido.

membrana extraembrionaria: en el desarrollo embrionario de reptiles, aves y mamíferos, ya sea el corion (realiza el intercambio gaseoso), el amnios (suministra el entorno acuoso que se necesita para el desarrollo), el alantoides (almacenamiento de desechos) o el saco vitelino (almacenamiento de la yema).

membrana plasmática: membrana exterior de una célula compuesta por una bicapa de fosfolípidos con proteínas incrustadas.

membrana respiratoria: en los pulmones, fusión de las células epiteliales de los alveolos y las células endoteliales que forman las paredes de los capilares del entorno.

membrana tectoria: una de las membranas de la cóclea en la que se insertan las vellosidades de las células pilosas. Al percibir un sonido, el movimiento de la membrana basilar en relación con la tectoria mueve las vellosidades.

membrana timpánica: tímpano, membrana que se extiende por la apertura del oído medio y que transmite las vibraciones producidas por sus huesecillos.

memoria de largo plazo: segunda fase del aprendizaje. Memoria más o menos permanente que se forma por cambios estructurales del cerebro, producidos por repetición.

memoria de trabajo: primera fase del aprendizaje. Memoria de corto plazo de naturaleza eléctrica o bioquímica.

menstruación: en las mujeres, descarga mensual de tejido y sangre del útero.

meristemo apical: agrupamiento de células meristemáticas en la punta de un brote o raíz (o en una de sus ramificaciones).

meristemo lateral: tejido meristemático que forma cilindros paralelos al eje longitudinal de raíces y tallos. Normalmente se sitúa entre el xilema primario y el floema primario (cámbium vascular) y fuera del floema (cámbium de corcho). También se llama *cámbium*.

mesencéfalo: durante el desarrollo, parte central del cerebro. Contiene un centro de relevo importante, la formación reticular.

mesodermo: capa media de tejido embrionario que se encuentra entre el endodermo y el ectodermo y que es la última en desarrollarse. Da lugar a los músculos, el esqueleto, el sistema circulatorio y los riñones.

mesófilo: células fotosintéticas agrupadas en forma suelta, situadas debajo de la epidermis de una hoja.

metabolismo: suma de las reacciones químicas que ocurren en una célula o en todas las células de un organismo multicelular.

metafase: en la mitosis, etapa en la que los cromosomas, unidos a las fibras del huso en los cinetocoros, se alinean en el ecuador de la célula. También, las etapas de la metafase en la meiosis I y la meiosis II.

metamorfosis: en animales de desarrollo indirecto, cambio radical de la forma del cuerpo de larva a adulto sexualmente maduro, como se ve en los anfibios (por ejemplo, de renacuajo a rana) y en los insectos (por ejemplo, de oruga a mariposa).

método científico: procedimiento riguroso para hacer observaciones de fenómenos específicos y buscar el orden básico de dichos fenómenos.

método del cuadrado de Punnett: método de predecir genotipos y fenotipos de los descendientes en las reproducciones genéticas.

micelio: talo del cuerpo de un hongo, consistente en una masa de hifas.

micorriza: asociación simbiótica entre un hongo y las raíces de una planta terrestre que facilita la extracción y absorción de minerales.

microbio: microorganismo.

microfilamento: parte del citoesqueleto de las células eucariontes que está compuesto de las proteínas actina y —en algunos casos— miosina. Funciona en el movimiento de los organelos de la célula, la locomoción por la extensión de la membrana plasmática y, a veces, la contracción de toda la célula.

micronutrimento: nutrimento que el organismo requiere en cantidades pequeñas.

microspora: célula haploide formada por división meiótica de una microspora madre. Por división mitótica y diferenciación, se convierte en el gametofito masculino.

microtúbulo: extensión hueca y cilíndrica que se encuentra en las células eucariontes y que está compuesta por la proteína tubulina. Es la parte del citoesqueleto que sirve para el movimiento de los organelos, el crecimiento celular y la formación de cilios y flagelos.

microtúbulo en huso: microtúbulos organizados en forma de huso que separan a los cromosomas durante la mitosis o meiosis.

microvello: proyección microscópica de la membrana plasmática que aumenta el área superficial de la célula.

mielina: envoltura de membranas aislantes de células especializadas no nerviosas alrededor de los axones de las células nerviosas de los vertebrados. Aumenta la velocidad de la conducción de los potenciales de acción.

mimetismo: situación en la que una especie evolucionó hasta parecerse a otro tipo de organismo.

mineral: sustancia inorgánica, especialmente de rocas o suelo o disuelta en agua. En la nutrición, los minerales como el sodio, el calcio y el potasio son nutrimentos esenciales que deben consumirse con la dieta.

mineralocorticoide: hormona esteroide producida por la corteza suprarrenal que regula la retención de sales en el riñón, con lo que se controla la concentración salina de la sangre y otros líquidos extracelulares.

miofibrilla: unidad cilíndrica de una célula muscular, compuesta por una serie de sarcómeros y rodeada por el retículo sarcoplasmático.

miometrio: capa muscular externa del útero.

miopía: incapacidad de enfocar los objetos distantes causada por un globo ocular ligeramente alargado o una córnea demasiado curva.

miosina: una de las principales proteínas del músculo, cuya interacción con la proteína actina produce una contracción muscular. Se encuentra en los filamentos gruesos de las fibras musculares. *Véase también* actina.

mitocondria: organelo delimitado por dos membranas, en el cual se realizan las reacciones de la respiración aerobia.

mitosis: división nuclear de las células eucariontes en la que una copia de cada cromosoma (ya duplicado en la interfase anterior a la mitosis) pasa a cada uno de los dos núcleos hijos que, por consiguiente, son idénticos uno al otro.

modelo de mosaico fluido: modelo de la estructura de la membrana celular, según el cual las membranas están compuestas de una doble capa de fosfolípidos en la que están insertadas varias proteínas. La doble capa de fosfolípidos es una matriz relativamente fluida que permite el movimiento de las proteínas.

moho deslizante acelular: tipo de organismo que forma una estructura multinucleada que se arrastra como las amebas e ingiere materia en descomposición; también se llama *moho mucilaginoso plasmodeo*. El moho deslizante acelular pertenece al clado de protistas Amoebozoa.

moho deslizante celular: tipo de organismo que consta de células ameboides individuales que se unen para formar una masa babosa que se convierte en un cuerpo fructífero. Los mohos deslizante celulares son miembros del clado protista Amoebozoa.

molécula: partícula compuesta por uno o más átomos unidos por enlaces químicos. La menor partícula de un compuesto que exhibe todas sus propiedades.

molécula de pigmento: molécula de color que absorbe la luz, como las moléculas de clorofila, carotenoide o melanina.

molécula orgánica: molécula que contiene carbono e hidrógeno.

monocotiledónea: planta con flores caracterizada por embriones con una hoja de semilla, o cotiledón.

monómero: molécula orgánica pequeña; varias de ellas se unen para formar una cadena llamada *polímero*.

monosacárido: unidad molecular básica de todos los carbohidratos, compuesta normalmente de una cadena de átomos de carbono unida a grupos de hidrógeno e hidroxilo.

monotrema: miembro del clado Monotremata que comprende mamíferos que ponen huevos. Son monotremas los ornitorrincos y las equidnas.

mórula: en los animales, etapa embrionaria formada durante la división del huevo o cigoto, cuando el embrión consta de una esfera sólida de células.

muda: acción de desprenderse de la capa externa del cuerpo, como el exoesqueleto, la piel, las plumas o el pelambre.

muestreo del vello coriónico: procedimiento para tomar muestras de células del vello coriónico producidas por el feto. Se inserta un tubo en el útero de una gestante y se succiona una pequeña cantidad de vello para realizar análisis genéticos y bioquímicos.

multicelular: de muchas células. Casi todos los miembros de los reinos Fungi, Plantae y Animalia son multicelulares, con cooperación íntima de todas las células.

músculo cardiaco: músculo especializado del corazón, capaz de iniciar su propia contracción independientemente del sistema nervioso.

músculo esquelético: tipo de músculo que está unido al esqueleto y que lo mueve. Está bajo el control directo y voluntario del sistema nervioso. También se llama *músculo estriado*.

músculo liso: tipo de músculo que rodea a los órganos huecos, como el aparato digestivo, la vejiga y los vasos sanguíneos. No tiene aspecto estriado (por eso el nombre de "liso") y no está bajo el control de la voluntad.

músculos antagonistas: par de músculos, uno se contrae al tiempo que se extiende el otro, que es el músculo relajado. Esta disposición permite el movimiento del esqueleto en las articulaciones.

mutación: cambio en la secuencia de bases del ADN en un gen. El término se usa para referirse a un cambio genético que es lo suficientemente importante para alterar el aspecto o la función del organismo.

mutación neutra: mutación que no cambia apreciablemente la función de la proteína codificada.

mutación por inserción: mutación en la que uno o más pares de nucleótidos se insertan en un gen.

mutación por supresión: mutación en la que se eliminan uno o más pares de nucleótidos de un gen.

mutación puntual: mutación en la que cambió un único par de bases del ADN.

mutualismo: relación simbiótica en la que se benefician la dos especies participantes.

nefridio: órgano excretor de lombrices, moluscos y otros invertebrados. Guarda algún parecido con la nefrona de los vertebrados.

nefrona: unidad funcional del riñón, donde se filtra la sangre y se forma la orina.

nervio: haz de axones de células nerviosas unidas en una vaina.

nervio auditivo: en los mamíferos, es el nervio que conduce de la cóclea al cerebro; lleva la información referente al sonido.

nervio óptico: nervio que va del ojo al cerebro. Lleva la información visual.

neurona: célula nerviosa.

neurona motriz: neurona que recibe instrucciones de las neuronas sensoriales o interneuronas, que activa órganos efectores, como los músculos o las glándulas.

neurona postsináptica: en una sinapsis, es aquella célula nerviosa que cambia su potencial eléctrico en respuesta a otra célula (presináptica).

neurona presináptica: célula nerviosa que libera un compuesto químico (el neurotransmisor) en una sinapsis, lo que produce cambios en la actividad eléctrica de otra.

neurona sensorial: célula nerviosa que responde a estímulos del entorno interno y externo.

neurotransmisor: compuesto químico que libera una célula nerviosa cerca de otra célula nerviosa, muscular o glandular para influir en la actividad de la segunda.

neutrófilo: leucocito que fagocita microbios invasores y contribuye a las defensas inespecíficas del cuerpo contra las enfermedades.

neutrón: partícula subatómica que se encuentra en el núcleo de los átomos, no tiene carga y tiene una masa aproximadamente igual a la del protón.

nicho ecológico: función de una especie dentro de un ecosistema, incluyendo todos los aspectos de su interacción con los seres vivos y el medio ambiente.

nicotín adenin dinucleótido (NAD^+): molécula transportadora de electrones producida en el citosol durante la glucólisis y en la matriz mitocondrial durante el ciclo de Krebs. Transporta y dona los electrones a la cadena de transporte de electrones.

nivel trófico: literalmente, "nivel de alimentación". Categorías de organismos de una comunidad, y la posición de cada uno en la cadena alimenticia, definida por la fuente de energía del organismo. Comprende productores, consumidores primarios, consumidores secundarios, etcétera.

no disyunción: error en la meiosis que consisten en que los cromosomas no se separan correctamente en las células hijas.

nodo: en las plantas, región de un tallo en la que se une el peciolo de una hoja. Normalmente, en un nodo se encuentra también un brote lateral.

nodo sinoauricular: masa pequeña de músculo especializado en la pared de la aurícula derecha. Genera señales eléctricas de manera rítmica y espontánea y sirve como marcapasos del corazón.

nódulo: inflamación de la raíz de una leguminosa u otra planta que consta de células corticales pobladas por bacterias fijadoras de nitrógeno.

nódulo auriculoventricular (AV): masa muscular especializada en la base de la aurícula derecha por la que se transmite la actividad eléctrica iniciada en el nódulo sinoauricular a los ventrículos.

nombre científico: nombre en latín de una especie compuesto de dos partes. Consta del nombre del género seguido por el nombre de la especie.

norepinefrina: neurotransmisor liberado por neuronas del sistema nervioso parasimpático que prepara al organismo para responder a situaciones de estrés. También se llama *noradrenalina*.

notocordio: bastón fijo pero algo flexible de soporte que se extiende por el eje de la cabeza a la cola y se encuentra en todos los miembros del filum Chordata en alguna etapa de su desarrollo.

núcleo atómico: región central de un átomo compuesta por protones y neutrones.

núcleo celular: organelo de doble membrana de las células eucariontes que contiene el material genético de la célula.

nucleoide: lugar donde se localiza el material genético en las células procariontes; no está rodeado por una membrana.

nucleolo: región del núcleo eucarionte que participa en la síntesis del ribosoma. Contiene genes que codifican el ARN ribosomal y proteínas ribosomales.

nucleótido: subunidad de la que están compuestos los ácidos nucleicos. Un grupo fosfato unido a un azúcar (la desoxirribosa en el ADN), que a su vez se une a una base nitrogenada (adenina, guanina, citosina o timina en el ADN). Los nucleótidos se unen y forman una hebra de ácido nucleico mediante enlaces entre el fosfato de un nucleótido y el azúcar del siguiente.

nucleótidos libres: nucleótidos que no se han unido para formar una hebra de ADN o ARN.

número atómico: número de protones en el núcleo de todos los átomos de un elemento específico.

nutrimento: sustancia que es tomada del entorno y que es necesaria para la supervivencia, crecimiento y desarrollo de un organismo.

nutrimento esencial: nutrimento que no sintetiza el organismo, como ciertos ácidos grasos, aminoácidos, vitaminas, minerales y agua.

observación: en el método científico, reconocimiento y afirmación sobre un fenómeno específico que lleva a la formulación de una pregunta sobre dicho fenómeno.

oído externo: parte externa del oído de los mamíferos que incluye la oreja y el canal auditivo que lleva a la membrana timpánica.

oído interno: parte más profunda del oído de los mamíferos. Está compuesta de los conductos óseos llenos de líquido de la cóclea y el aparato vestibular.

oído medio: parte del oído de los mamíferos; está compuesto por la membrana timpánica, las trompas de Eustaquio y tres huesos (martillo, yunque y estribo) que transmiten las vibraciones del canal auditivo a la ventana oval.

ojo compuesto: tipo de ojo de muchos artrópodos que está compuesto por numerosas unidades independientes llamadas *omatidios*. Cada omatidio aporta una parte de la imagen caleidoscópica que percibe el animal.

omatidio: unidad sensible a la luz de un ojo compuesto. Consta de un cristalino y varias células receptoras.

omnívoro: organismo que consume plantas y animales.

oomiceto: miembro de un grupo protista que comprende especies con formas filamentosas que les confieren un aspecto superficial de hongos. Los oomicetos, que incluyen especies que causan enfermedades vegetales importantes desde el punto de vista económico, son parte del grupo de los estramenópilos.

operador: secuencia de nucleótidos de ADN (gen) en un operón procarionte que se enlaza con proteínas reguladoras que controlan la actividad de la ADN polimerasa de transcribir los genes estructurales de los operones.

operón: en los procariontes, conjunto de genes que codifican las proteínas necesarias para una ruta metabólica compleja. Comprende los genes estructurales, y un promotor y un operador comunes que controlan la transcripción de los genes estructurales.

operón lactosa: en los procariontes, conjunto de genes que codifican las proteínas necesarias para el metabolismo de la lactosa, incluyendo los genes estructurales y un promotor y un operador comunes que controlan la transcripción de los genes estructurales. También se le conoce como *operón lac*.

orden: en la clasificación de Linneo, rango taxonómico compuesto por familias relacionadas. Órdenes relacionados forman una clase.

organelo: estructura que se localiza en el citoplasma de la célula eucarionte que realiza una función particular.

orgánica: dícese de la molécula que contiene carbono e hidrógeno.

organismo: ser vivo individual.

órgano: estructura (como el hígado, los riñones o la piel) compuesta de dos o más tipos de tejido que funcionan juntos.

organogénesis: reorganización de las capas de la gástrula (endodermo, ectodermo, mesodermo) para formar órganos.

orificio en la capa de ozono: región de la estratosfera que sufre una pérdida grave del ozono causada por compuestos químicos que lo destruyen. La máxima pérdida de ozono se produce sobre la Antártica entre septiembre y comienzos de octubre.

origen: sitio de unión de un músculo con el hueso relativamente fijo de un lado de una articulación.

orina: líquido producido y excretado por el aparato urinario. Contiene agua y desechos disueltos, como urea.

osmolaridad: medida del número total de partículas disueltas de un soluto en una solución.

osmorregulación: mantenimiento homeostático entre ciertos límites del contenido de agua y sales del organismo.

ósmosis: difusión del agua por una membrana con permeabilidad diferencial, normalmente descendiendo por un gradiente de concentración de moléculas de agua libre. El agua pasa de una solución que tiene una concentración mayor de agua libre a la solución que tiene una menor concentración.

osteoblasto: célula que produce hueso.

osteocito: célula ósea madura.

osteoclasto: célula que disuelve el hueso.

osteoporosis: condición en la que los huesos se vuelven porosos, débiles y se fracturan con facilidad. Es más común en ancianas.

ovario: (1) en los animales, gónada de las hembras. (2) En las plantas con flores, estructura en la base del capelo que contiene uno o más óvulos y que se convierte en el fruto.

ovocito primario: célula diploide derivada de una ovogonia que por crecimiento y diferenciación sufre una división meiótica y produce un óvulo.

ovocito secundario: célula haploide grande derivada de la primera división meiótica del ovocito primario diploide.

ovogénesis: proceso por el que se forma un óvulo.

ovogonia: en las hembras, célula diploide que da lugar al ovocito primario.

ovulación: liberación de un ovocito secundario del ovario, listo para ser fecundado.

óvulo: (1) estructura que se localiza dentro del ovario de una flor, dentro del cual se desarrolla el gametofito femenino. Después de la fecundación se convierte en la semilla. (2) Gameto haploide femenino, normalmente grande e inmóvil. Contiene reservas alimentarias para el embrión en desarrollo.

oxitocina: hormona producida por la hipófisis posterior que estimula la contracción del útero y los músculos de las glándulas mamarias.

pabellón de la oreja: colgajo de piel cubierto de cartílago en la superficie de la cabeza, concentra las ondas sonoras en el canal auditivo.

país en desarrollo: país (casi todos los de Centro y Sudamérica, Asia y África) que tiene un nivel de vida relativamente bajo y acceso limitado a la tecnología moderna y a la atención médica.

páncreas: glándula mixta exocrina y endocrina situada en la cavidad abdominal junto al estómago. La parte endocrina secreta las hormonas insulina y glucagón, que regulan las concentraciones de glucosa en la sangre. La parte exocrina produce jugo pancreático (una mezcla de agua, enzimas y bicarbonato de sodio) que vierte en el intestino delgado. Las enzimas digieren grasas, carbohidratos y proteínas; el bicarbonato neutraliza el quimo ácido que entra al intestino desde el estómago.

papila gustativa: agrupamiento de células receptoras del gusto y células de soporte que se encuentra en una pequeña cavidad debajo de la superficie de la lengua y que se comunica con la boca a través de un pequeño poro.

par de bases complementarias: en los ácidos nucleicos, bases que se aparean mediante enlaces de hidrógeno. En el ADN, la adenina es complementaria de la timina y la guanina es complementaria de la citosina. En el ARN la adenina es complementaria del uracilo y la guanina de la citosina.

parabasálido: miembro de un grupo protista caracterizado por relaciones de mutualismo o parasitismo con la especie animal dentro de la cual vive. Los parabasálidos son parte del grupo de los excavados.

parásito: organismo que vive en otro organismo (su huésped) al que daña sin matarlo inmediatamente.

parénquima: célula vegetal que vive en la madurez, tiene paredes delgadas y realiza la mayor parte del metabolismo de la planta. Casi todas las células meristemáticas en división de una planta son parénquima.

parte conductora: parte del aparato respiratorio de los vertebrados con pulmones que lleva aire a los alveolos.

parte de intercambio de gases: parte del aparato respiratorio en los vertebrados que respiran con pulmones, donde se intercambian gases en los alveolos.

partenogénesis: especialización asexual de la reproducción sexual en la que un óvulo haploide se desarrolla sin ser fecundado.

pastizal: bioma situado en el centro de los continentes, que sostiene principalmente pastos. También se llama *pradera*.

patogénico: capaz de producir una enfermedad. Dícese de un organismo que posee esa capacidad (un patógeno).

patógeno: organismo (o toxina) capaz de producir una enfermedad.

peciolo: pedúndulo que une la vaina de una hoja con el tallo.

pelágico: que nada o flota libremente.

pelo radicular: proyección fina de una célula epidérmica de una raíz joven que aumenta el área superficial de absorción de la raíz.

pelvis renal: cámara interna del riñón en la que se acumula la orina proveniente de los conductos colectores antes de pasar a la uretra.

pene: estructura externa del aparato reproductor masculino y del aparato urinario. Deposita a los espermatozoides en el aparato reproductor femenino y desaloja la orina del cuerpo.

péptido: cadena compuesta por dos o más aminoácidos unidos por enlaces peptídicos.

péptido natriurético auricular (ANP): hormona producida por las células del corazón de los mamíferos, la cual reduce el volumen sanguíneo inhibiendo la producción de ADH y aldosterona.

perfil de ADN: pauta de una secuencia breve que repite segmentos particulares de ADN. El perfil de ADN identifica personas con gran exactitud.

pericíclo: capa externa de las células del cilindro vascular de una raíz.

peridermo: capas celulares externas de raíces y tallos que sufrieron un crecimiento secundario. Consta principalmente de cámbium de corcho y células de corcho.

peristalsis: contracciones rítmicas de los músculos lisos del aparato digestivo para hacer avanzar las sustancias.

permafrost o permahielo: capa de suelo permanentemente congelada que se encuentra en la tundra del ártico o en montañas elevadas.

permeable selectivamente: característica de una membrana que permite que ciertas moléculas o iones la atraviesen con mayor facilidad que otras.

perturbación: suceso que trastorna un ecosistema al alterar su comunidad o su estructura biótica. La perturbación precede a la sucesión.

pétalo: parte de una flor con colores brillantes y perfume que atrae a los posibles polinizadores.

pez de aletas lobuladas: pez con aletas carnosas que tiene huesos y músculos bien desarrollados. Abarca dos clados vivos: los celacantos y los pulmonados.

pigmento accesorio: molécula de color, aparte de la clorofila *a*, que absorbe energía luminosa y la pasa a la clorofila *a*.

pinocitosis: movimiento no selectivo de líquido extracelular encerrado en una vesícula formada por la membrana plasmática; este movimiento transporta al líquido al interior de la célula.

pionero: organismo que está entre los primeros en colonizar un hábitat desocupado en las primeras etapas de sucesión.

pirámide de energía: representación gráfica de la energía contenida en niveles tróficos subsecuentes. La máxima energía está en la base (productores primarios) y disminuye progresivamente en los niveles superiores.

placa: depósito de colesterol y otras sustancias grasas en las paredes de una arteria.

placa celular: en la división de las células vegetales, conjunto de vesículas que se funden para formar las nuevas membranas plasmáticas y la pared celular que separa a las células hijas.

placa cribosa: en las plantas, estructura entre dos elementos del conducto criboso del floema, donde orificios formados en las paredes celulares interconectan el citoplasma de dichos elementos.

placenta: en los mamíferos, estructura formada por un complejo entreverado del revestimiento uterino y las membranas embrionarias, especialmente el corion. Realiza el intercambio de gases, nutrimentos y desechos entre los sistemas del embrión y la madre, y produce también las hormonas estrógeno y progesterona, que son esenciales para mantener el embarazo.

placentario: dícese del mamífero que posee una placenta compleja (es decir, las especies que no son marsupiales ni monotremas).

plancton: organismos microscópicos que viven en ambientes de agua marina o dulce. Comprende el fitoplancton y el zooplancton.

planta C_3: planta que depende de la ruta C_3 para fijar el carbono.

planta C_4: planta que depende de la ruta C_4 para fijar el carbono.

planta de día corto: planta que florece únicamente si la duración de la oscuridad continua pasa de un periodo crítico específico de su especie. También se llama *planta de noche larga*.

planta de día largo: planta que florece únicamente si la duración de la oscuridad ininterrumpida es más breve que un periodo crítico particular de la especie. También se llama *planta de noche corta*.

planta de día neutro: planta que florece cuando su crecimiento y desarrollo son suficientes, independientemente de la duración del día.

planta no vascular: planta que carece de lignina y vasos conductores bien desarrollados. Las plantas no vasculares son musgos, antoceros y hepáticas.

planta vascular: planta que tiene vasos conductores para el transporte de líquidos. También se llama *traqueofita*.

plaqueta: fragmento celular que se forma a partir de megacariocitos en la médula ósea. Las plaquetas carecen de núcleo. Circulan en la sangre y cumplen una función en la coagulación.

plasma: parte líquida no celular de la sangre.

plásmido: fragmento pequeño y circular de ADN situado en el citoplasma de muchas bacterias. Normalmente no lleva los genes requeridos para el funcionamiento de las bacterias, pero puede portar genes, como los de la resistencia a los antibióticos, que contribuyen a la supervivencia de la bacteria en ciertos ambientes.

plasmodesmo: en las plantas, unión celular que conecta el citoplasma de células contiguas.

plasmodio: masa de citoplasma limitada por membrana de aspecto gelatinoso que contiene miles de núcleos no confinados en células individuales.

plástido: en las células vegetales, organelo delimitado por dos membranas que participa en la fotosíntesis (cloroplasto) o en el almacenamiento de pigmentos o de moléculas de reserva como el almidón.

pleiotropía: patrón de herencia en el que un único gen influye en más de una característica fenotípica.

población: conjunto de organismos de una especie en un ecosistema que se encuentran en el mismo tiempo y lugar y que de hecho se reproducen o tienen la posibilidad de hacerlo.

población de pérdida constante: población caracterizada por un índice de mortalidad relativamente constante. Esta población tiene una curva de supervivencia casi recta.

población de pérdida inicial: población caracterizada por índices de natalidad y mortalidad elevados entre los jóvenes e índice de mortalidad bajo entre los adultos. Esta población tiene una curva de supervivencia cóncava.

población de pérdida tardía: población en la que la mayor parte de los individuos sobreviven hasta la edad adulta. Estas poblaciones tienen una curva de supervivencia convexa.

población en equilibrio: población en la que la frecuencia de los alelos y la distribución de los genotipos no cambia de una generación a la siguiente.

población mínima viable (PMV): la población aislada más pequeña que puede persistir indefinidamente y sobrevivir a probables sucesos naturales, como incendios e inundaciones.

polen: gametofito masculino de una planta con semillas. También se llama *grano de polen.*

polímero: molécula compuesta de tres o más (pueden ser cientos) unidades llamadas *monómeros*, que pueden ser idénticos (por ejemplo, los monómeros de glucosa del almidón) o diferentes (por ejemplo, los aminoácidos de una proteína).

polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción (RFLP): diferencia de la longitud de fragmentos de ADN que se producen cortando muestras de ADN de diversos organismos de la misma especie con el mismo conjunto de enzimas de restricción. Las diferencias en la longitud de los fragmentos se deben a diferencias en las secuencias de nucleótidos y, por tanto, de la capacidad de las enzimas de restricción de cortar el ADN, entre organismos de la misma especie.

polinización: en las plantas con flores, cuando los granos de polen se depositan en el estigma de una flor de la misma especie. En las coníferas, cuando los granos de polen se depositan dentro de la cámara polinizadora de un cono femenino de la misma especie.

poliploide: que tiene más de dos juegos de cromosomas homólogos.

polisacárido: molécula grande de carbohidratos compuesta de cadenas con y sin ramificaciones de unidades repetidas de monosacáridos, normalmente glucosa o glucosa modificada. Comprende los almidones, la celulosa y el glucógeno.

portador: individuo que es heterocigoto para una condición recesiva. Un portador exhibe el fenotipo dominante, pero puede pasar el alelo recesivo a sus descendientes.

portador de electrones: molécula que gana o pierde electrones en forma reversible. En general, los portadores de electrones aceptan electrones de alta energía producidos durante una reacción exergónica y donan los electrones a moléculas aceptoras que usan la energía para impulsar funciones endergónicas.

potencial biótico: máxima tasa a la que puede aumentar una población, suponiendo condiciones ideales que permitan un índice de natalidad máximo y un índice de mortalidad mínimo.

potencial de acción: cambio rápido de un potencial eléctrico negativo por uno positivo en una célula nerviosa. Un potencial de acción viaja por un axón sin cambiar de amplitud.

potencial de receptor: cambio del potencial eléctrico de una célula receptora, producido en respuesta a un estímulo ambiental (compuestos químicos, sonido, luz, pH, etc.). La magnitud del potencial de receptor es proporcional a la intensidad del estímulo.

potencial de reposo: potencial o voltaje eléctrico de células nerviosas sin estimular. El interior de la célula siempre es negativo con respecto al exterior.

potencial postsináptico: señal eléctrica producida en una célula postsináptica por transmisión a través de la sinapsis. Puede ser de excitación (PPSE) y hacer más probable que una célula produzca un potencial de acción, o de inhibición (PPSI) y tender a inhibir un potencial de acción.

potencial postsináptico de excitación (PPSE): señal eléctrica producida en una célula postsináptica que hace que el potencial de reposo de esta última sea menos negativo y, por consiguiente, hace que la neurona sea más proclive a producir un potencial de acción.

potencial postsináptico de inhibición (PPSI): señal eléctrica producida por una célula postsináptica que hace más negativo al potencial de reposo y, por tanto, la neurona tiene menos probabilidades de incitar un potencial de acción.

poza génica: suma de todos los alelos de todos los genes de una población. Para un solo gen, suma de todos los alelos de ese gen que ocurren en una población.

pozo: región existente entre las paredes de dos células vegetales que se encuentran separadas únicamente por una pared delgada y porosa.

pradera: bioma situado en el centro de los continentes caracterizado por sostener pastos. También conocido como *pastizal.*

predicción: en el método científico, afirmación que describe una observación o un resultado esperado de un experimento, suponiendo que una hipótesis es verdadera.

pregunta: en el método científico, enunciado sobre un aspecto en particular de una observación que el científico quiere explicar.

presa: organismo que es muerto y comido por otro (el depredador).

presión de turgencia: presión que se genera dentro de una célula (especialmente en la vacuola central de las células vegetales) como resultado de la entrada de agua por ósmosis.

presión diastólica: tensión arterial medida durante la relajación de los ventrículos; es la más baja de las dos lecturas de la presión arterial.

presión radicular: presión dentro de la raíz causada por el transporte de minerales al cilindro vascular, acompañada por la entrada de agua por ósmosis.

presión sistólica: tensión arterial medida en la máxima contracción de los ventrículos. La más alta de las dos cifras de la presión arterial.

primate: miembro del clado mamífero de los primates, caracterizado por la presencia de un pulgar oponible, ojos al frente y corteza cerebral desarrollada. Comprende a los lémures, monos, simios y seres humanos.

Primera Ley de la Termodinámica: principio de la física que establece que en todo sistema cerrado la energía no se crea ni se destruye, sino que se transforma de una forma en otra. También se conoce como *Ley de Conservación de la Energía*.

principio de exclusión competitiva: concepto de que dos especies no pueden ocupar de manera simultánea y continua el mismo nicho ecológico.

principio de Hardy-Weinberg: modelo matemático que postula que, en ciertas condiciones, las frecuencias de los alelos y las frecuencias de genotipos en una población de reproducción sexual se mantienen constantes al paso de las generaciones.

prión: proteína que, en forma mutada, actúa como agente infeccioso que causa enfermedades neurodegenerativas, como el kuru y la tembladera.

procarionte: organismo en cuyas células el material genético no está encerrado en un núcleo delimitado por una membrana y carece de otros organelos. Por ejemplo, bacterias y arqueas.

productividad primaria neta: energía almacenada en los autótrofos de un ecosistema durante cierto tiempo.

producto: átomo o molécula que se forma a partir de los reactantes de una reacción química.

productor: organismo fotosintético; autótrofo.

profase: primera etapa de la mitosis en la que los cromosomas se vuelven visibles, al observarlos a través de un microscopio se muestran como hilos engrosados y condensados, y comienza a formarse el huso. Al completarse el huso, se desensambla la envoltura nuclear y los microtúbulos del huso invaden la región nuclear y se adhieren a los cinetocoros de los cromosomas. De igual forma es conocida la primera etapa de la meiosis: en la meiosis I, los cromosomas homólogos se aparean, intercambian segmentos en los quiasmas y se adhieren a los microtúbulos del huso; en la meiosis II, el huso se vuelve a formar y los cromosomas se adhieren a los microtúbulos.

progesterona: hormona producida por el cuerpo lúteo del ovario que promueve el desarrollo del revestimiento del útero en las mujeres.

prolactina: hormona producida por la hipófisis anterior que estimula la producción de leche en las glándulas mamarias en las mujeres.

promotor: secuencia específica de ADN al comienzo de un gen, a la cual se une la ARN polimerasa y comienza la transcripción del gen.

prosencéfalo: en el desarrollo, parte anterior del encéfalo. En los mamíferos, el prosencéfalo se diferencia en tálamo, sistema límbico y cerebro. En los seres humanos, el cerebro contiene alrededor de la mitad de las neuronas del encéfalo.

prostaglandina: familia de hormonas de ácidos grasos sintetizada por muchas células del organismo.

próstata: glándula que produce parte del líquido componente del semen. El líquido prostático es básico y contiene un compuesto químico que activa el movimiento de los espermatozoides.

proteasa: enzima que digiere las proteínas.

proteína: polímero compuesto de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos.

proteína de canal: proteína de membrana que forma un canal o poro que atraviesa la membrana y que es permeable a una o unas cuantas moléculas solubles en agua, especialmente iones.

proteína de enlace: proteína de la membrana plasmática de una célula que se une al citoesqueleto dentro de la célula o a otras células o a la matriz extracelular.

proteína de reconocimiento: proteína o glucoproteína que se proyecta de la superficie externa de una membrana plasmática que identifica una célula como perteneciente a una especie, a un individuo de esa especie y, en muchos casos, a un órgano de ese individuo.

proteína de transporte: proteína que regula el movimiento de moléculas solubles en agua a través de la membrana plasmática.

proteína portadora: proteína de membrana que facilita la difusión de sustancias específicas a través de la membrana. La molécula que se va a transportar se enlaza con la superficie externa de la proteína portadora; entonces, ésta cambia de forma para que la molécula pase por la membrana.

proteína receptora: proteína situada en la membrana o en el citoplasma de una célula, que se une a moléculas específicas (por ejemplo, hormona o neurotransmisor) activando una respuesta de la célula, como la endocitosis, cambios en la tasa metabólica, división celular o cambios eléctricos.

proteína represora: en los procariontes, es aquella proteína codificada por un gen regulador que se enlaza al operador de un operón y evita que la ARN polimerasa transcriba los genes estructurales.

protista: organismo eucarionte que no es planta, animal ni hongo. El término abarca una gama diversa de organismos y no representa un grupo monofilético.

protocélula: precursor evolutivo hipotético de las células actuales, que consiste en una mezcla de moléculas orgánicas dentro de una membrana.

protón: partícula subatómica que se encuentra en el núcleo de los átomos. Lleva una unidad de carga positiva y tiene una masa grande, aproximadamente igual a la del neutrón.

protonefridio: unidad funcional del aparto excretor de algunos invertebrados, como los platelmintos. Consta de un túbulo que tiene una apertura al exterior del cuerpo pero carece de una apertura dentro del cuerpo. El líquido se filtra desde la cavidad del cuerpo en el túbulo a través de una célula hueca al final del túbulo (como la célula flamígera de los platelmintos) y es desalojado del cuerpo.

protostomado: animal con una modalidad de desarrollo embrionario en que el celoma se deriva de divisiones del mesodermo. Es una característica de los artrópodos, anélidos y moluscos.

protozoario: protista unicelular no fotosintético.

pseudoceloma: en los animales, "falso celoma", es decir, un espacio o cavidad revestida en parte con tejido derivado del mesodermo, que separa las paredes del cuerpo de los órganos internos. Se encuentra en los gusanos redondos (nematodos).

pseudoplasmodio: agregado de células ameboides que forman una masa gelatinosa.

pseudópodo: extensión de la membrana plasmática por la cual ciertas células, como las amebas, se mueven y absorben a su presa.

pubertad: etapa del desarrollo caracterizada por la maduración sexual, crecimiento rápido y aparición de las características sexuales secundarias.

puente de Varolio: parte del romboencéfalo, sobre la médula, que contiene neuronas que influyen en el sueño, así como en el ritmo y la forma de la respiración.

pulmón: en los vertebrados terrestres, uno de un par de órganos respiratorios en que ocurre el intercambio de gases. Consta de cámaras inflables dentro de la cavidad torácica.

punto ciego: parte de la retina en que los axones de las células ganglionares se funden para formar el nervio óptico; como no hay fotorreceptores en el punto ciego, los objetos enfocados en él no se ven.

pupa: etapa del desarrollo de algunas especies de insectos en la que el organismo deja de moverse y alimentarse, y puede encerrarse en un capullo. Ocurre entre las fases de larva a adulto.

pupila: apertura ajustable en el centro del iris, por la que entra la luz en el ojo.

queratina: proteína fibrosa del pelo, uñas y epidermis de la piel.

quiasma: punto en el que una cromátida de un cromosoma se cruza con una cromátida del cromosoma homólogo durante la profase I de la meiosis. Sitio del intercambio de material genético entre cromosomas.

quilomicrón: partícula producida por las células del intestino delgado que consta de proteínas, triglicéridos y colesterol. Transporta los productos de la digestión lípidica al sistema linfático y al circulatorio.

quimiosíntesis: oxidación de moléculas inorgánicas, como sulfuro de hidrógeno, para obtener energía. Los productores en las comunidades de chimeneas hidrotérmicas, en las que no hay luz, recurren a la quimiosíntesis en lugar de la fotosíntesis.

quimiosintético: capaz de oxidar moléculas inorgánicas para obtener energía.

quimiósmosis: proceso de producción de ATP en los cloroplastos y la mitocondria. El movimiento de electrones por el sistema de transporte sirve para bombear iones hidrógeno por la membrana, lo que acumula un gradiente de concentración de iones hidrógeno, los cuales regresan por difusión a través de la membrana por medio de los poros de enzimas sintetizadoras de ATP; la energía de su movimiento por el gradiente de concentración impulsa la síntesis de ATP.

quimo: mezcla ácida parecida a una sopa de comida parcialmente digerida, agua y secreciones digestivas que pasa del estómago al intestino delgado.

quitina: compuesto de las paredes celulares de hongos y el exoesqueleto de los insectos y otros artrópodos. Está formada por cadenas de moléculas de glucosa nitrogenadas y modificadas.

quitridio: miembro del filum de hongos Chytridomycota que incluye especies con esporas natatorias flageladas.

radiación adaptativa: surgimiento de muchas especies nuevas en un tiempo relativamente corto. Puede ocurrir cuando una especie única invade diferentes hábitats y evoluciona en respuesta a las diversas condiciones ambientales.

radiactivo: relativo a un átomo con núcleo inestable que se desintegra espontáneamente con la emisión de radiación.

radical libre: molécula que contiene un átomo con un electrón suelto, lo que la hace muy inestable y que reaccione con las moléculas cercanas. Al quitar un electrón de la molécula con la que reacciona, se crea un nuevo radical libre y comienza una reacción en cadena que puede llevar a la destrucción de moléculas biológicas cruciales para la vida.

radiolario: miembro de un grupo de protistas que se caracteriza por presentar pseudópodos y formar conchas de silicio. Los radiolarios son principalmente acuáticos (casi todos marinos) y son parte del grupo de los rhizarios.

raíz: parte del cuerpo de la planta, normalmente subterránea, que la fija en un punto específico; absorbe agua y nutrimentos disueltos, los cuales transporta al tallo; produce algunas hormonas y, en ciertas plantas, sirve como lugar de almacenamiento de carbohidratos.

raíz principal: sistema radical de las dicotiledóneas que consta de una raíz larga y gruesa y muchas raíces laterales pequeñas que surgen de la primera raíz.

raíz secundaria: raíz que surge como ramificación de una raíz anterior. Ocurre por divisiones de células pericíclicas y la diferenciación subsecuente de las células hijas.

razonamiento deductivo: generación de hipótesis sobre los resultados de un experimento específico o sobre la índole de una observación en particular.

razonamiento inductivo: establecimiento de una generalización a partir de muchas observaciones que la justifican, junto con una falta de observaciones que la contradigan.

reabsorción tubular: proceso por el cual las células del túbulo de la nefrona retiran agua y nutrimentos del filtrado y los devuelven a la sangre.

reacción acoplada: par de reacciones, una exergónica y otra endergónica, que se realizan simultáneamente de manera tal que la energía producida por la reacción exergónica suministra la energía que se necesita para impulsar la reacción endergónica.

reacción en cadena de la polimerasa (RCP): método para producir prácticamente réplicas ilimitadas de un fragmento específico de ADN, empezando con una sola réplica del ADN deseado.

reacción química: proceso que forma y disuelve los enlaces químicos que unen a los átomos en moléculas.

reacciones luminosas: primera fase de la fotosíntesis en la que la energía luminosa es captada como ATP y NADPH; ocurre en los tilacoides de los cloroplastos.

reactante: átomo o molécula que se consume en una reacción química para formar un producto.

receptor: (1) proteína situada en la membrana o en el citoplasma de la célula, que se enlaza a moléculas específicas (por ejemplo, una hormona o neurotransmisor) y activa una respuesta en la célula, como endocitosis, cambios de la tasa metabólica, división celular o cambios eléctricos. (2) Célula que responde a un estímulo ambiental (compuestos químicos, sonido, luz, pH, etc.), cambiando su potencial eléctrico.

receptor de las células T: receptor de proteína situado en la superficie de una célula T que enlaza un antígeno particular y estimula la respuesta inmunitaria de la célula T.

receptor del dolor: célula receptora que estimula cierta actividad cerebral que se percibe como la sensación de dolor. Responde a temperaturas muy elevadas o muy bajas, daño mecánico (como el estiramiento exagerado de un tejido) o ciertos compuestos químicos, como iones de potasio o bradicinina, que se producen como resultado de daño a un tejido. También se llama *nociorreceptor*.

receptor sensorial: célula (comúnmente una neurona) especializada en responder a estímulos particulares del entorno interno y externo, produciendo un potencial eléctrico.

recesivo: alelo que se expresa únicamente en homocigotos y queda enmascarado por completo en los heterocigotos.

recombinación: formación de nuevas combinaciones de diferentes alelos de cada gen en un cromosoma; es el resultado de un entrecruzamiento.

recombinación genética: generación de nuevas combinaciones de alelos en cromosomas homólogos debido al intercambio de ADN durante el entrecruzamiento.

recto: parte final del aparato digestivo de los vertebrados donde se guardan las heces hasta ser eliminadas.

red nerviosa: forma simple de un sistema nervioso que consiste en una red de neuronas que se extiende por los tejidos de un organismo, como un cnidario.

red trófica: representación de las complejas relaciones alimentarias de una comunidad, que incluye numerosos organismos en diversos niveles tróficos, con muchos consumidores que ocupan más de un nivel simultáneamente.

reflejo: movimiento simple y estereotipado de parte del cuerpo que ocurre automáticamente en respuesta a un estímulo.

regeneración: nuevo crecimiento de una parte del cuerpo que se perdió o dañó. También, reproducción asexual por medio del crecimiento del cuerpo completo a partir de un fragmento.

región constante: parte de la molécula de un anticuerpo que es semejante a todos los anticuerpos de una clase dada.

región variable: parte de la molécula de un anticuerpo que difiere entre anticuerpos. Los extremos de las regiones variables de cadenas ligeras y pesadas que forman el sitio de enlace de los antígenos.

regulación alostérica: proceso por el cual la acción de las enzimas es reforzada o inhibida por pequeñas moléculas orgánicas que actúan como reguladoras al unirse a una enzima en un sitio de regulación llamado alostérico (el cual no es el sitio activo) y alterar la forma o la función del sitio activo.

reino: segunda categoría taxonómica más grande, formada por fila relacionados. Reinos relacionados forman un dominio.

reloj biológico: mecanismo temporizador metabólico que se encuentra en la mayoría de los organismos, por el cual miden la duración aproximada del día (24 horas), aun sin claves ambientales externas, como luz y oscuridad.

renina: en los mamíferos, enzima que producen los riñones cuando baja la tensión arterial. La renina cataliza la formación de angiotensina, que constriñe las arteriolas y eleva con ello la tensión arterial.

repartición de recursos: coexistencia de dos especies con requisitos semejantes que ocupan nichos más pequeños de lo que serían si se encontraran solas. Medio de reducir las interacciones competitivas de dos especies.

repetición corta en tándem (RCT): secuencia de ADN que consiste en una secuencia corta de nucleótidos (con una extensión de dos a cinco nucleótidos) que se repite varias veces, con todas las repeticiones contiguas una junto a la otra en un cromosoma. Las variaciones del número de repeticiones de un conjunto uniforme de 13 RCT producen perfiles de ADN que sirven para identificar a las personas.

replicación del ADN: replica de las hebras de la molécula de ADN, con lo que se producen dos moléculas de ADN idénticas.

replicación semiconservativa: replicación de la doble hélice del ADN. Las dos hebras de ADN se separan y cada una sirve como plantilla para la síntesis de una hebra complementaria de ADN. Por consiguiente, cada doble hélice hija consta de una hebra "madre" y una hebra nueva.

reproducción asexual: reproducción que no comprende la fusión de gametos haploides.

reproducción sexual: forma de reproducción en la que el material genético de los progenitores se combina en los descendientes; normalmente, dos gametos haploides se fusionan para formar un cigoto diploide.

reptil: miembro del grupo cordado que comprende a las serpientes, lagartos, tortugas, aves y cocodrilos.

reserva básica: zona natural protegida de los usos humanos que presenta una gran área superficial suficiente para conservar toda la biodiversidad de los ecosistemas que contiene.

reserva de la biosfera: región designada por la Organización de las Naciones Unidas con el propósito de mantener la biodiversidad y evaluar técnicas para el desarrollo humano sustentable, al tiempo que se mantienen los valores culturales locales.

resistencia ambiental: factor que tiende a contrarrestar el potencial biótico, lo que limita el crecimiento de las poblaciones y su tamaño.

respiración: en los vertebrados terrestres, acto de llevar el aire a los pulmones (inhalación) y de sacarlo (exhalación). Durante la respiración, el oxígeno se difunde del aire de los pulmones al sistema circulatorio y el dióxido de carbono pasa del sistema circulatorio al aire de los pulmones.

respiración celular: reacciones que requieren oxígeno y que se realizan en la mitocondria; descomponen los productos finales de la glucólisis en dióxido de carbono y agua, al tiempo que liberan grandes cantidades de energía en forma de ATP.

respuesta inflamatoria: respuesta local inespecífica a una lesión del cuerpo, caracterizada por la fagocitosis de sustancias extrañas y restos de tejidos por parte de los leucocitos y por el aislamiento del lugar de la lesión mediante la coagulación de líquidos que escapan de los vasos cercanos.

respuesta inmunitaria adquirida: respuesta a la invasión de toxinas o microbios en la cual las células inmunes que son activadas por un invasor específico actúan destruyéndolo selectivamente, y en adelante lo "recuerdan" para acelerar la respuesta si ese tipo de invasor reaparece. *Véase también* respuesta inmunitaria innata.

respuesta inmunitaria innata: defensas inespecíficas contra muchos microbios invasores. Comprende leucocitos fagocíticos, células asesinas naturales, la respuesta inflamatoria y fiebre.

retículo endoplasmático: sistema de conductos membranosos y canales que se presentan en las células eucariontes. Es la estructura celular donde se realiza la mayor parte de la síntesis de proteínas y lípidos.

retículo sarcoplasmático: retículo endoplasmático especializado de las células musculares. Forma conductos huecos interconectados. El retículo sarcoplasmático almacena iones calcio y los libera en el interior de la célula muscular, con lo que se inicia la contracción.

retina: membrana con varias capas de tejido nervioso en la parte posterior del ojo, tipo cámara. Está compuesta por células fotorreceptoras más células nerviosas asociadas que perfeccionan la información de la fotorrecepción y la transmiten al nervio óptico.

retroalimentación negativa: proceso fisiológico en el que un cambio causa una respuesta que contrarresta el cambio y restituye el estado original. La retroalimentación negativa mantiene la homeostasis en los sistemas fisiológicos.

retroalimentación positiva: mecanismo fisiológico por el que un cambio produce una respuesta que lo amplifica.

rhizario: miembro del clado protista Rhizaria, que usa pseudópodos para moverse y capturar a su presa y que muchas veces tiene una concha dura. Comprende a los foraminíferos y a los radiolarios.

ribosoma: complejo que consta de dos unidades, cada una compuesta de ARN ribosomal y proteína. Se encuentra en el citoplasma de las células o unido al retículo endoplasmático y es el lugar de la síntesis de proteínas; durante dicha síntesis, la secuencia de bases del ARN mensajero se traduce en la secuencia de aminoácidos de una proteína.

ribozima: molécula de ARN que cataliza ciertas reacciones químicas, especialmente las que participan en la síntesis y procesamiento del propio ARN.

riñón: uno de un par de órganos del aparato excretor que se sitúan a cada lado de la columna vertebral y que filtran la sangre para regular su composición y contenido de agua, así como para filtrar los desechos.

romboencéfalo: parte posterior del cerebro que contiene la médula ósea, el puente de Varolio y el cerebelo.

rubisco: en la etapa de fijación del carbono durante el ciclo de Calvin, enzima que cataliza la reacción entre la ribulosa bifosfato (RuBP) y el dióxido de carbono, con lo que fija el carbono del dióxido de carbono en una molécula orgánica. Es la abreviatura de ribosa bifosfato carboxilasa.

rumiante: herbívoro con un aparato digestivo que comprende varias cámaras estomacales (una de las cuales contiene bacterias que digieren la celulosa) y que regurgita su contenido (el bolo) de la primera cámara para volverlo a masticar (rumiar).

ruta C_3: en la fotosíntesis, serie cíclica de reacciones por la que el carbono del dióxido de carbono se fija como ácido fosfoglicérico, se produce el azúcar gliceraldehído-3-fosfato y se regenera la ribulosa bifosfato (RuBP), molécula que capta el carbono.

ruta C_4: serie de reacciones de ciertas plantas que fija el dióxido de carbono en una molécula de cuatro carbonos y que después se descompone para usarse en el ciclo de Calvin de la fotosíntesis. Esto reduce la fotorrespiración dispendiosa en entornos cálidos y secos.

ruta metabólica: secuencia de reacciones químicas en una célula en la que los productos de una reacción son los reactantes de la siguiente.

sabana: bioma dominado por pastos y que sostiene árboles espaciados. Normalmente tiene una estación de lluvias en la que cae la mayor parte de la precipitación del año, seguida por una temporada de sequía en la que prácticamente no llueve.

sacarosa: disacárido compuesto de glucosa y fructosa.

saco vitelino: una de las membranas embrionarias de los reptiles, las aves y los mamíferos. En los reptiles, el saco vitelino es una membrana que rodea a la yema del huevo. En los mamíferos, forma parte del cordón umbilical y del aparato digestivo, pero no contiene yema.

sáculo: parche de células pilosas en el vestíbulo del oído interno. Al doblarse las vellosidades de las células pilosas se detecta la dirección de la gravedad y el grado de inclinación de la cabeza.

sangre: tejido conectivo especializado formado por un líquido (plasma) en el que están suspendidas células sanguíneas. Se transporta en el sistema circulatorio.

saprófito: organismo, normalmente un hongo o bacteria, que digiere material orgánico segregando en el entorno enzimas digestivas y, al mismo tiempo, liberando nutrimentos.

sarcómero: unidad de contracción de una fibra muscular. subunidad de la miofibrilla que consta de filamentos gruesos y delgados unidos en líneas en *Z*.

saturado: dícese de un ácido graso con todos los átomos de hidrógeno posibles enlazados a la columna de carbono (por tanto, un ácido graso saturado no tiene enlaces dobles en la columna de carbono).

secreción tubular: proceso por el cual las células del túbulo de la nefrona retiran los desechos de la sangre y los depositan activamente en el túbulo.

secretina: hormona producida por el intestino delgado que estimula la producción y liberación de secreciones digestivas del páncreas y el hígado.

secuenciación del ADN: determinación del orden de los nucleótidos en una molécula de ADN.

segmentación: plan de organismos animales en el que el cuerpo se divide en unidades repetidas y similares.

Segunda Ley de la Termodinámica: principio de la física que establece que todo cambio en un sistema cerrado hace que la cantidad de energía útil concentrada se reduzca y que aumente la entropía (desorden) y la aleatoriedad.

segundo mensajero: compuesto químico de la célula, como el AMP cíclico, que se sintetiza o libera dentro de la célula en respuesta al enlace de una hormona o neurotransmisor (el primer mensajero) a receptores en la superficie celular. Suscita cambios específicos en el metabolismo de la célula.

selección artificial: reproducción selectiva en la que se escogen únicamente ciertos individuos con rasgos particulares para reproducirlos. Se usa principalmente para mejorar las características deseables de plantas y animales domesticados. Puede usarse también en experimentos de biología evolutiva.

selección clónica: mecanismo por medio del cual la respuesta inmunitaria adquirida obtiene especificidad. Un antígeno invasor suscita una respuesta de pocos linfocitos, que proliferan y forman un clon de células que ataca al antígeno específico que estimuló su producción.

selección de linaje: selección natural que favorece los rasgos que aumentan la supervivencia o el éxito reproductivo de los parientes de un individuo, aun si esos rasgos reducen la aptitud de los individuos que los portan.

selección direccional: tipo de selección natural que favorece un extremo de un conjunto de fenotipos.

selección disociadora: tipo de selección natural que favorece los extremos de un conjunto de fenotipos.

selección estabilizadora: selección natural que favorece al fenotipo promedio de una población.

selección natural: supervivencia y reproducción diferencial de organismos con fenotipos diferentes, causada por fuerzas ambientales. La selección natural se refiere específicamente a casos en que los fenotipos son heredables; es decir, son causados al menos en parte por diferencias genotípicas, con el resultado de que los fenotipos mejor adaptados se vuelven más comunes en la población.

selección sexual: tipo de selección natural que actúa sobre los rasgos que tienen que ver con encontrar y adquirir una pareja.

semen: fluido con espermatozoides producido por el aparato reproductor masculino.

semilla: estructura reproductiva de una planta con semillas, protegida por un tegumento. Contiene un embrión de la planta y una reserva de alimentos para éste.

senescencia: en las plantas, proceso de envejecimiento que comprende el deterioro y la caída de hojas y flores.

sépalo: uno de los grupos de hojas modificadas que rodea y protege al botón floral. En las dicotiledóneas se desarrolla en una estructura verde parecida a una hoja cuando florece. En las monocotiledóneas es parecido al pétalo.

septo: división que separa las hifas de un hongo en células individuales. Los poros del septo permiten la transferencia de materiales entre las células.

servicios de los ecosistemas: proceso por el cual los ecosistemas naturales y sus comunidades vivas sostienen y satisfacen la vida humana. Los servicios de los ecosistemas son purificar el aire y el agua, reabastecer el oxígeno, polinizar las plantas, reducir las inundaciones, proporcionar un hábitat para la fauna, y muchos otros más.

sífilis: infección bacteriana de transmisión sexual que afecta a los órganos reproductores. Si no se atiende, puede dañar el sistema nervioso y circulatorio.

simetría bilateral: plan orgánico en el que un único plano por el eje central divide al organismo en dos mitades simétricas.

simetría radial: plan orgánico en el que cualquier plano que pase por el eje central divide el cuerpo en mitades aproximadamente iguales. Los cnidarios y muchos equinodermos exhiben simetría radial.

sin labrar: método de cultivo que deja los restos de la cosecha, y sobre ellos se siembra el nuevo cultivo sin alteraciones importantes del suelo.

sinapsis: sitio de comunicación entre las neuronas presináptica y postsináptica.

síndrome de alcoholismo fetal (SAF): conjunto de síntomas, como retraso mental y anomalías físicas, que ocurre en hijos de madres que bebieron grandes cantidades de alcohol durante el embarazo.

síndrome de Down: trastorno genético causado por la presencia de tres copias del cromosoma 21. Las características comunes son retraso mental, párpados de forma distintiva, boca pequeña con lengua protuberante, defectos cardiacos y poca resistencia a las enfermedades infecciosas. Se llama también *trisomía 21*.

síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida): enfermedad infecciosa causada por el virus de la inmunodeficiencia humana (VIH). Ataca y destruye las células T, con lo que debilita el sistema inmunitario.

síndrome de Jacob: conjunto de rasgos característicos de los seres humanos de sexo masculino que poseen un cromosoma X y dos Y (XYY). Casi todos los hombres XYY poseen un fenotipo normal, pero tienen una incidencia mayor de la normal de concentraciones elevadas de testosterona, acné intenso y sobrepeso.

síndrome de Klinefelter: conjunto de características que se encuentran en individuos que tienen dos cromosomas X y un cromosoma Y. Estos individuos son fenotípicamente de sexo masculino, pero son estériles y poseen ciertos rasgos femeninos, como caderas anchas y desarrollo parcial de las mamas.

síndrome de Turner: conjunto de rasgos característicos de una mujer con sólo un cromosoma X. Las mujeres con el síndrome de Turner son estériles, con una tendencia a ser bajas y carecen de las características sexuales femeninas secundarias habituales.

síntesis por deshidratación: reacción química en la que dos moléculas se unen por enlace covalente con la eliminación simultánea de un hidrógeno de una molécula y un grupo hidroxilo de la otra, con lo que se forma agua. Lo contrario es la hidrólisis.

sistema binominal: método de nombrar a los organismos por género y especie, conocido como *nombre científico*. Se escribe con términos en latín.

sistema cerrado: espacio hipotético en el que no entra ni sale energía ni materia.

sistema circulatorio abierto: tipo de sistema circulatorio de algunos invertebrados, como los artrópodos y casi todos los moluscos, que comprende un espacio abierto (el homoceloma) en el que la sangre baña directamente los tejidos.

sistema circulatorio cerrado: tipo de sistema circulatorio que se encuentra en ciertos gusanos y vertebrados, en el que la sangre siempre está confinada en el corazón y los vasos.

sistema de brotes: partes de una planta vascular, menos la raíz, que están sobre el suelo. Consta de tallo, hojas, brotes y (en algunas temporadas) flores y frutos. Entre sus funciones están la fotosíntesis, el transporte de materiales, la reproducción y la síntesis de hormonas.

sistema de raíces: conjunto de las raíces de una planta.

sistema de raíz fibrosa: sistema radical de las monocotiledóneas que se caracteriza por muchas raíces de aproximadamente el mismo tamaño en la base del tallo.

sistema de tejido básico: sistema tisular vegetal que consiste en células del parénquima, colénquima y esclerénquima, las cuales conforman la mayor parte de una hoja o tallo joven, a excepción de los tejidos vascular o cutáneo. Casi todas las células de tejidos básicos cumplen funciones en la fotosíntesis, soporte, o almacenamiento de carbohidratos.

sistema de tejido dérmico: sistema de tejidos vegetales que forman la cobertura externa del cuerpo de la planta.

sistema de tejido vascular: sistema de tejido vegetal que consta de xilema (que transporta agua y minerales de la raíz a los brotes) y floema (que transporta agua y azúcares por toda la planta).

sistema de tejidos: grupo de dos o más tejidos que cumplen una función.

sistema endocrino: sistema orgánico animal para la comunicación entre células. Está compuesto por células que producen hormonas.

sistema inmunitario: sistema de células, como macrófagos, células B, células T y moléculas, como anticuerpos y citocinas, que colaboran para combatir las invasiones microbianas.

sistema inmunitario adquirido: sistema muy extendido de órganos (timo, médula ósea y ganglios linfáticos), células (macrófagos, células dendríticas, células B y células T) y moléculas (citocinas y anticuerpos) que colaboran para combatir invasiones microbianas del organismo. El sistema inmunitario adquirido responde y destruye toxinas y microbios invasores específicos. *Véase también* respuesta inmunitaria innata.

sistema límbico: grupo diverso de estructuras cerebrales, principalmente en el prosencéfalo, que comprende el tálamo, hipotálamo, amígdala, hipocampo y partes del cerebro y que participa en las formas básicas de las emociones, impulsos, conductas y aprendizaje.

sistema linfático: sistema compuesto de vasos linfáticos, capilares linfáticos, nódulos linfáticos, el timo y el bazo. Protege al cuerpo de infecciones, absorbe grasas y devuelve el exceso de líquido y proteínas pequeñas al torrente sanguíneo.

sistema nervioso autónomo: parte del sistema nervioso periférico de los vertebrados que hace sinapsis con glándulas, órganos internos y músculos lisos y que produce respuestas básicamente involuntarias.

sistema nervioso central: en los vertebrados, cerebro y médula espinal.

sistema nervioso periférico (SNP): en los vertebrados, parte del sistema nervioso que conecta el sistema nervioso central con el resto del cuerpo.

sistema nervioso somático: parte del sistema nervioso periférico que controla voluntariamente el movimiento activando los músculos esqueléticos.

sistema orgánico: dos o más órganos que colaboran para ejecutar una función concreta; por ejemplo, el aparato digestivo.

sistemática: rama de la biología dedicada a reconstruir las filogenias y a nombrar los clados.

sitio activo: región de una molécula enzimática que se enlaza al sustrato y realiza la función catalítica de la enzima.

sobreexplotación: caza o recolección de poblaciones naturales a una velocidad que excede la capacidad de recuperación natural de su número.

solución: disolvente que contiene una o más sustancias disueltas (solutos).

soluto: sustancia disuelta en un solvente.

sombra pluvial: área seca generalmente situada del lado contrario al viento en una cadena montañosa que bloquea los vientos prevalecientes que llevan humedad.

sonda de ADN: secuencia de nucleótidos que es complementaria de la secuencia de nucleótidos de un gen o de otro segmento de ADN en estudio. Se usa para localizar el gen o segmento de ADN con la técnica de la electroforesis en gel u otros métodos de análisis del ADN.

subclímax: comunidad en la que se detiene la sucesión antes de que llegue al clímax. Se mantiene por alteraciones regulares; por ejemplo, una pradera mantenida por incendios periódicos.

sucesión: cambio estructural en una comunidad y en su medio ambiente. Durante la sucesión, las especies se reemplazan unas a otras en una forma relativamente predecible hasta que se llega a una comunidad clímax autosuficiente.

sucesión secundaria: sucesión que ocurre cuando se altera una comunidad; por ejemplo, después de un incendio forestal. La sucesión secundaria es mucho más rápida que la primaria.

sumidero: en las plantas, estructura que usa o convierte azúcares en almidón y a la que fluyen los líquidos del floema.

sustitución de nucleótidos: mutación en la que un par de nucleótidos se cambia en el ADN.

sustrato: moléculas sobre las cuales actúa una enzima produciendo una reacción química.

tablas de vida: cuadro en el que se agrupan organismos nacidos al mismo tiempo y que se les da un seguimiento durante toda su vida, llevando el registro de cuántos sobreviven cada año (u otra unidad de tiempo). Los agrupamientos se hacen según diversos parámetros, como el sexo. Las tablas de vida para los seres humanos pueden incluir muchos otros parámetros que usan los demógrafos (como la posición socioeconómica).

taiga: bioma con inviernos largos y fríos y pocos meses de clima cálido. Está dominado por coníferas perennes. Se llama también *bosque septentrional de coníferas*.

tálamo: parte del prosencéfalo que retransmite información sensorial a muchas partes del cerebro.

tallo: parte del cuerpo de la planta localizada sobre la tierra, que sostiene las hojas y los órganos reproductores, como flores y frutos.

tasa de crecimiento: medida del cambio del tamaño de una población por individuo por unidad de tiempo.

taxonomía: rama de la biología dedicada a nombrar y clasificar a los organismos.

tectónica de placas: teoría de que la corteza de la Tierra está dividida en placas que convergen, divergen o se deslizan una sobre otra. Estos movimientos causan la deriva continental, es decir, el movimiento de los continentes sobre la superficie de la Tierra.

tegumento: recubrimiento externo delgado, fuerte y hermético de una semilla, formado por los integumentos del óvulo.

tejido: grupo de células (normalmente similares) que cumplen juntas una función concreta. Un tejido también puede incluir material extracelular producido por las células.

tejido adiposo: tejido compuesto de células grasas.

tejido conectivo: tipo de tejido que consta de tejidos diversos, incluyendo hueso, cartílago, grasa y sangre, que contiene grandes cantidades de material extracelular.

tejido epidérmico: tejido vegetal que forma la epidermis, es decir, la capa externa que recubre hojas, tallos jóvenes y raíces jóvenes.

tejido epitelial: tejido que forma membranas que cubren la superficie del cuerpo y revisten las cavidades; también da origen a las glándulas.

tejido muscular: tejido compuesto de uno de tres tipos de células contráctiles (lisa, esquelética o cardiaca).

tejido nervioso: tejido que forma el cerebro, médula espinal y nervios. Consta de neuronas y células gliales.

telofase: en la mitosis y en las dos divisiones de la meiosis, etapa final en la que desaparecen las fibras del huso, se vuelve a formar la envoltura nuclear y ocurre la citocinesis. En la mitosis y la meiosis II, los cromosomas también relajan su forma condensada.

telómero: nucleótidos al final del cromosoma que lo protegen de daños durante la condensación y evitan que los extremos se unan con los de otro cromosoma.

tendón: banda dura de tejido conectivo que une un músculo a un hueso.

tensión superficial: propiedad de un líquido de resistir a la penetración de objetos en su área de contacto con el aire, debido a la cohesión entre sus moléculas.

teoría celular: teoría científica que establece que todo ser vivo está formado por una o más células. Las células son las unidades funcionales de todos los organismos, y todas proceden de otras células.

teoría científica: explicación general de fenómenos naturales establecida por medio de observaciones amplias y reproducibles. Es más general y confiable que una hipótesis.

teoría científica de la evolución: teoría que explica que los organismos modernos descienden, con modificaciones, de formas de vida anteriores.

teoría de cohesión-tensión: modelo del transporte de agua en el xilema. El agua asciende por los conductos del xilema impulsada por la fuerza de evaporación del agua de las hojas (que produce tensión) y se mantiene junta por los enlaces de hidrógeno entre moléculas de agua cercanas (cohesión).

teoría de flujo-presión: modelo que explica el transporte de azúcares en el floema. El movimiento de los azúcares al interior de un tubo criboso del floema hace que el agua ingrese por ósmosis, mientras que la salida de los azúcares por otra parte del mismo tubo criboso hace salir el agua por ósmosis. El gradiente de presión que se crea produce el movimiento general del agua y de los azúcares disueltos del extremo del tubo criboso en el que los azúcares son introducidos (fuente) hacia el extremo del cual se sacan los azúcares (sumidero).

terminal sináptica: abombamiento en la terminación ramificada de un axón, donde éste forma una sinapsis.

territorialidad: defensa de una zona en la que se encuentran recursos importantes.

testículo: gónada de los individuos masculinos.

testosterona: en los vertebrados, hormona producida por las células intersticiales de los testículos. Estimula la espermatogénesis y el desarrollo de las características sexuales masculinas secundarias.

tiempo atmosférico: fluctuaciones breves de la temperatura, humedad, nubosidad, viento y precipitación en una región que duran horas o días.

tigmotropismo: crecimiento en respuesta al tacto.

tilacoide: saco membranoso en forma de disco de los cloroplastos, cuya membranas contiene los fotosistemas, cadenas de transporte de electrones y enzimas sintetizadoras de ATP que se usan en las reacciones luminosas de la fotosíntesis.

timina: base nitrogenada que se encuentra únicamente en el ADN. Se abrevia como T.

timo: órgano del sistema linfático situado en la parte alta del tórax, frente al corazón, y que produce timosina, la cual estimula la maduración de linfocitos T del sistema inmunitario.

timosina: hormona producida por el timo que estimula la maduración de linfocitos T en el sistema inmunitario.

tiroidea: glándula endocrina situada en el cuello frente a la laringe, que produce las hormonas tiroxina (que influye en el ritmo metabólico) y calcitonina (que regula la concentración de iones calcio en la sangre).

tiroxina: hormona producida por la tiroides que estimula y regula el metabolismo.

trabajo: energía transferida a un objeto y que provoca su movimiento.

trabajo de parto: serie de contracciones del útero que dan por resultado el parto.

traducción: proceso por el cual la secuencia de bases del ARN mensajero es cambiada en la secuencia de aminoácidos de una proteína.

transcripción: síntesis de una molécula de ARN a partir de una de las cadenas de ADN que sirve de molde.

transformación: método para adquirir nuevos genes, por el que el ADN de una bacteria (generalmente liberado después de que ésta muere) se incorpora en el ADN de otra bacteria viva.

transgénico: dícese del animal o planta que contiene ADN derivado de otra especie y que se inserta en su organismo por ingeniería genética.

transición demográfica: cambio en la dinámica poblacional en el que una población estable con índices de natalidad y mortalidad elevados sufre un crecimiento acelerado al tiempo que se reduce el índice de mortalidad, y luego vuelve a ser una población estable (aunque más numerosa) cuando baja el índice de natalidad.

transpiración: evaporación de agua por los estomas, principalmente en las hojas.

transporte activo: movimiento de materiales a través de una membrana mediante el uso de energía celular, normalmente contra un gradiente de concentración.

transporte pasivo: movimiento de materiales a través de una membrana por un gradiente de concentración, presión o carga eléctrica sin consumir energía celular.

transporte que requiere energía: transporte de sustancias a través de la membrana celular usando energía de la célula. Comprende transporte activo, endocitosis y exocitosis.

tráquea: en los vertebrados terrestres, conducto flexible sostenido por anillos de cartílago que lleva el aire entre la laringe y los bronquios.

traqueida: célula alargada del xilema con extremos ahusados que se superpone al extremo ahusado de otra traqueida para formar conductos que transportan agua y minerales. Unas hendiduras en las paredes celulares de las traqueidas permiten la entrada y salida del agua y los minerales de las células, incluyendo de una traqueida a otra.

traslocación: mutación que ocurre cuando un fragmento de ADN se retira de un cromosoma y se une a otro.

trastornador endocrino: contaminante ambiental que interfiere con la función endocrina, en muchos casos, porque altera la acción de las hormonas sexuales.

tricomoniasis: infección de transmisión sexual causada por el protista *Trichomonas*. Produce la inflamación de las membranas mucosas que revisten el conducto urinario y los genitales.

triglicérido: lípido compuesto de moléculas de ácidos grasos enlazados a una molécula simple de glicerol.

trisomía 21: véase *síndrome de Down*.

trisomía X: condición de las mujeres que tienen tres cromosomas X en lugar de los dos normales. La mayoría de estas mujeres son fenotípicamente normales y fértiles.

trombina: enzima producida en la sangre como resultado de una lesión de un vaso. Cataliza la producción de fibrina, una proteína que contribuye a la formación de coágulos.

túbulo: parte tubular de la nefrona. Comprende una parte proximal, el asa de Henle y una parte distal. La orina se forma del filtrado de la sangre que pasa por el túbulo.

túbulo de Malpighi: unidad funcional del aparato excretor de los insectos, que consiste en un conducto pequeño que se proyecta desde el intestino. Los desechos y nutrimentos pasan de la sangre del entorno al túbulo, que conecta al intestino, donde los nutrimentos se reabsorben en la sangre, mientras que los desechos se excretan con las heces.

túbulo distal: última sección de las nefronas de los mamíferos, después del asa de Henle, que lleva la orina al conducto colector. La mayor parte de la secreción tubular y una pequeña cantidad de absorción tubular ocurren en el túbulo distal.

túbulo proximal: parte inicial de la nefrona de los mamíferos, entre la cápsula de Bowman y el asa de Henle. Casi toda la reabsorción tubular y una pequeña cantidad de secreción tubular ocurren en el túbulo proximal.

túbulo seminífero: en los testículos de los vertebrados, serie de conductos en los que se producen los espermatozoides.

túbulo T: pliegue profundo de la membrana plasmática de los músculos que conduce el potencial de acción dentro de la célula.

tundra: bioma con condiciones climáticas extremosas (frío y vientos extremos y poca precipitación) que no puede sostener árboles.

umbral: potencial eléctrico al que se activa un potencial de acción. El umbral es de alrededor de 10 a 20 mV menos negativo que el potencial de reposo.

unicelular: formado por una sola célula. Los organismos de los dominios Bacteria y Archaea son unicelulares, así como algunos del reino Protista.

unidad motriz: neurona motriz y todas las fibras musculares con las que forma sinapsis.

unión comunicante: unión entre células animales en la que canales conectan el citoplasma de células contiguas.

unión estrecha: tipo de unión entre células de animales que evita el movimiento de materiales a través del espacio entre ellas.

urea: producto nitrogenado de desecho soluble en agua, resultado de la degradación de aminoácidos. Uno de los principales componentes de la orina de los mamíferos.

uréter: conducto que lleva la orina de un riñón a la vejiga urinaria.

uretra: conducto que va de la vejiga urinaria al exterior del cuerpo. En los machos, también recibe los espermatozoides del vaso deferente y conduce tanto el esperma como la orina (en momentos distintos) al extremo del pene.

útero: en las hembras de los mamíferos, parte del aparato reproductor que aloja al embrión durante el embarazo.

utrículo: cúmulo de células pilosas en el vestíbulo del oído interno. El doblamiento de las vellosidades de esas células permite detectar la dirección de la gravedad y el grado de inclinación de la cabeza.

vacuna: inyección en el cuerpo de los antígenos característicos de un organismo patógeno específico, los cuales estimulan una respuesta inmunitaria apropiada para ese organismo.

vacuola: vesícula grande que consta de una sola membrana que encierra un espacio lleno de líquido.

vacuola central: vacuola grande y llena de líquido que ocupa la mayor parte del volumen de muchas células vegetales. Cumple varias funciones; entre ellas, la de mantener la presión de turgencia.

vacuola contráctil: vacuola llena de líquido de ciertos protistas que absorbe agua del citoplasma, se contrae y expele el agua fuera de la célula a través de un poro de la membrana plasmática.

vacuola digestiva: saco membranoso dentro de una célula en el que se envuelve el alimento. Se vierten en la vacuola enzimas digestivas, para que ocurra la digestión intracelular.

vagina: conducto que va del exterior del cuerpo de las hembras de los mamíferos al cuello del útero. Es el receptáculo del semen y el canal de nacimiento.

válvula auriculoventricular: válvula del corazón que separa cada aurícula de cada ventrículo y evita el reflujo de la sangre en las aurículas durante la contracción de los ventrículos.

válvula semilunar: válvula situada entre el ventrículo derecho del corazón y la arteria pulmonar, o entre el ventrículo izquierdo y la aorta. Evita el reflujo de sangre a los ventrículos cuando se relajan.

variable: factor de un experimento científico que se manipula deliberadamente con la finalidad de poner a prueba una hipótesis.

vaso: en la plantas, conducto del xilema compuesto de elementos de vaso apilados verticalmente con paredes extremas muy perforadas o ausentes, lo que produce un cilindro continuo y hueco.

vaso deferente: conducto que conecta el epidídimo de los testículos con la uretra.

vaso quilífero: capilar linfático que se encuentra en cada vello del intestino delgado.

vaso sanguíneo: uno de diversos tipos de conductos que llevan la sangre por el cuerpo.

vejiga: órgano muscular hueco que contiene la orina.

vello coriónico: en los embriones de mamíferos, proyección del corion parecida a un dedo que penetra en el revestimiento uterino y forma la parte embrionaria de la placenta.

vellosidad: proyección a modo de dedo en la pared del intestino delgado que aumenta el área superficial para la absorción.

velocidad metabólica: velocidad a la que ocurren la reacciones celulares que liberan energía.

vena: en los vertebrados, vaso de diámetro grande y paredes delgadas que lleva sangre de las vénulas al corazón. En las plantas, el haz vascular de una hoja.

vena renal: vena que lleva sangre de los riñones.

ventana oval: entrada de la cóclea, cubierta por una membrana.

ventana redonda: membrana flexible al final de la cóclea y opuesta a la ventana oval, que permite el movimiento del líquido de la cóclea en respuesta a los movimientos de la ventana oval.

ventrículo: cámara muscular inferior de cada lado del corazón que bombea sangre por las arterias. El ventrículo derecho envía sangre a los pulmones, mientras que el ventrículo izquierdo la bombea al resto del cuerpo.

vénula: vaso estrecho con paredes delgadas que lleva sangre de los capilares a las venas.

verificación: mecanismo del ciclo celular eucarionte por el cual complejos de proteínas celulares determinan si la célula completó un proceso que es esencial para la división celular, como la replicación correcta de los cromosomas.

vertebrado: animal que tiene columna vertebral.

vesícula: (1) pequeño saco situado junto al hígado que almacena y concentra la bilis secretada por este último. La bilis pasa de la vesícula al intestino delgado a través del conducto biliar. (2) Saco pequeño encerrado por una membrana dentro del citoplasma.

vesícula seminal: en los machos de los mamíferos, glándula que produce un fluido alcalino que contiene fructosa y forma parte del semen.

viroide: partícula de ARN que es capaz de infectar una célula y dirigir la producción de más viroides. Es causa de ciertas enfermedades vegetales.

virus: partícula parásita no celular que consta de una cubierta de proteínas que rodea al material genético. Se multiplica únicamente dentro de la célula de un organismo vivo (el huésped).

virus de la inmunodeficiencia humana: virus patógeno que causa el síndrome de inmunodeficiencia adquirida (sida) al atacar y destruir las células T auxiliares del sistema inmunitario.

virus del papiloma humano: virus que infecta los órganos reproductivos y causa verrugas genitales. Es la causa de muchos, si no es que de todos, los casos de cáncer cervical.

visión binocular: capacidad de ver objetos simultáneamente por ambos ojos, lo que da una mayor percepción de la profundidad y una estimación más acertada del tamaño y la distancia de un objeto de la que puede alcanzarse con la visión de un solo ojo.

vitamina: compuesto químico que debe estar presente en cantidades mínimas en la dieta para mantener la salud. El organismo la aprovecha junto con las enzimas en varias reacciones metabólicas.

xilema: tejido conductor de las plantas vasculares que transporta agua y minerales de las raíces a los brotes.

yema: sustancias con abundantes proteínas o lípidos contenidas en los óvulos, las cuales proporcionan nutrimentos al embrión.

yunque: es el segundo de los huesecillos del oído medio que unen la membrana timpánica con la ventana oval de la cóclea. Se llama también *incus*.

xigomiceto: hongo del filum Zygomycota que incluye especies que causan la putrefacción de los frutos y el moho del pan.

zigosporangio: estructura reproductiva fuerte y resistente producida por hongos del filum Zygomycota. Encierra núcleos diploides que sufren meiosis y dan lugar a esporas haploides.

zona afótica: región del océano a más de 200 metros de profundidad, donde no penetra la luz solar.

zona costera: región de las aguas costeras que es somera pero siempre está sumergida y puede dar sustento a plantas grandes o algas; incluye las bahías y los humedales costeros.

zona fótica: región del mar en que la luz es lo suficientemente intensa como para que se efectúe la fotosíntesis.

zona intermareal: zona de la costa marina que alternadamente se cubre de agua en la marea alta y queda descubierta al aire durante la marea baja.

zona limnética: parte de un lago en la que penetra suficiente luz para que se realice la fotosíntesis.

zona litoral: parte de un lago cerca de la orilla en la que el agua es somera y las plantas encuentran luz abundante, soporte en el suelo y nutrimentos adecuados.

zona pelúcida: capa transparente y acelular entre la corona radiada y el óvulo.

zona profunda: parte de un lago en que la luz es insuficiente para sostener la fotosíntesis.

zooplancton: protistas no fotosintéticos que abundan en entornos de agua marina y dulce.

Respuestas a preguntas selectas

Capítulo 1

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 1-1 El calentamiento de la atmósfera tendrá un efecto en toda la biosfera. También sería una respuesta apropiada la creciente población humana, cuyo consumo de energía es la causa del calentamiento de la atmósfera y cuya demanda de espacio y recursos causa una destrucción generalizada de los hábitats.

FIGURA 1-3 Aquí la negativa podría ser la respuesta, pero ten presente esta ilustración cuando leas la sección sobre endosimbiosis en el capítulo 17.

FIGURA 1-5 Es probable que los químicos antibacterianos que producen los hongos evolucionaran por el hecho de que mejoran la capacidad de estos hongos de competir con las bacterias por el acceso a recursos como alimento y espacio (al excluir a las bacterias de las zonas donde hay hongos).

FIGURA E1-1 El experimento de Redi demostró que los gusanos se debieron a algo que quedaba excluido por la cubierta de gasa, pero aún había la posibilidad de que algún agente, aparte de las moscas, produjera los gusanos. Un buen experimento de seguimiento incluiría una serie de sistemas cerrados con carne que fueran idénticos en todo, excepto en lo referente a la adición de un único elemento causal posible. Por decir, un frasco podría tener moscas, otro cucarachas, uno polvo u hollín, etc. Desde luego, habría un frasco de control que no llevaría ningún añadido.

Llena los espacios

1. átomo; célula; carbono, moléculas orgánicas; tejidos
2. teoría científica; hipótesis; método científico
3. de la evolución; selección natural
4. ácido desoxirribonucleico, ADN; genes
5. homeostasis; estímulos; energía, materiales; organizadas, complejas

Capítulo 2

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 2-2 Los átomos con capas externas que no son completamente inestables. Se estabilizan al llenar (o vaciar) la capa exterior. Salvo por el hidrógeno, los átomos de moléculas biológicas tienen capas externas estables cuando están llenos con ocho electrones.

FIGURA 2-4 Los radicales libres tienen átomos (por lo regular de oxígeno) con uno o más electrones sin aparear en la capa externa, lo que los vuelve muy inestables y hace que capten electrones de las moléculas cercanas para completar su capa exterior. Esto puede producir daños a las moléculas biológicas, incluso al ADN, que es crucial para el funcionamiento apropiado de las células.

FIGURA E2-2 Consulta la tabla 2-1 y compara la masa atómica del H_2 y el He (observa que la masa del H_2 sería el doble de la masa del H y, por tanto, tendría una masa atómica de 2). Como el H_2 es más ligero que el He, flotaría más fácilmente en el aire (que está compuesto principalmente de N_2 y O_2).

Llena los espacios

1. protones, neutrones; número atómico; electrones, capas electrónicas
2. ión; positivo, negativo; iónicos
3. isótopos; energía; radiactivos
4. inerte; reactivos; comparten
5. radicales libres; ADN; antioxidantes
6. polar; de hidrógeno; cohesión

Capítulo 3

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 3-7 En la hidrólisis de la sacarosa, los enlaces de la molécula del agua se rompen. Un átomo de hidrógeno del agua se enlaza al oxígeno de la glucosa (que antes se enlazó a las dos unidades) y el restante OH del agua se enlaza al carbono (que antes se enlazó al oxígeno) de la unidad de fructosa.

FIGURA 3-12 La enzima hidroliza el triglicérido en un glicerol y tres ácidos grasos, para lo cual consume tres moléculas de agua.

FIGURA 3-15 Como lípidos, los esteroides son solubles en la membrana celular lipídica y pueden atravesarla (lo mismo que la membrana nuclear) para actuar dentro de la célula. Otros tipos de hormonas (principalmente péptidos) no son solubles en lípidos y no atraviesan con facilidad la membrana celular.

FIGURA 3-20 La energía térmica puede romper los enlaces químicos, y los enlaces de hidrógeno que forman la estructura proteínica secundaria (y de nivel superior) son especialmente susceptibles al calor. Como las capacidades funcionales de las proteínas dependen de su forma, romper los enlaces de hidrógeno que controlan dicha forma altera su funcionamiento.

Llena los espacios

1. monómero, polímeros; polisacáridos; de hidrólisis; celulosa, almidón, glucógeno; sacarosa, lactosa, maltosa
2. aceite, cera; grasa; esteroides; colesterol; fosfolípido
3. por deshidratación, agua; aminoácidos; primaria; hélice, lámina plegada; lámina plegada; desnaturaliza
4. enlace doble (o enlace covalente doble); enlace de hidrógeno; enlace disulfuro; enlace de hidrógeno; enlace peptídico
5. azúcar ribosa o desoxirribosa, base, fosfato; el adenosín trifosfato (ATP); adenina, guanina, citosina, timina; ácido desoxirribonucleico (ADN), ácido ribonucleico (ARN); fosfato
6. material genético (ADN, ARN o ácidos nucleicos); CID; encefalitis espongiforme bovina (EEB); tembladera

Capítulo 4

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 4-4 De las cuatro estructuras indicadas. Sólo el ribosoma se encuentra en todas las principales formas de vida (es decir, se encuentra en las bacterias, arqueas y todas las eucariontes). Así, los ribosomas debieron estar presentes en el antepasado común de todos los seres vivos, y el núcleo, la mitocondria y los cloroplastos debieron surgir más tarde.

FIGURA 4-7 El líquido no subiría porque el batir de los flagelos lo dirigiría fuera de la membrana celular. El moco y las partículas atrapadas se acumularían en la tráquea.

FIGURA 4-9 Al formar cromosomas durante la división celular, el ADN puede repartirse uniformemente en las células hijas resultantes, de modo que cada una reciba una copia completa de la información genética.

FIGURA 4-14 Como las membranas son básicamente iguales, pueden fusionarse unas con otras. Esto permite a las moléculas de las vesículas transferirse de una estructura de la membrana (como el retículo endoplasmático) a otra (como el aparato de Golgi). El material puede exportarse de la célula cuando la vesícula se fusiona con la membrana plasmática.

Llena los espacios

1. fosfolípidos, proteínas; fosfolípido; proteína; proteína
2. citoesqueleto; microfilamentos, filamentos intermedios, microtúbulos; los microtúbulos
3. ribosomas; retículo endoplasmático; nucleolo; aparato de Golgi; pared celular; ARN mensajero
4. retículo endoplasmático rugoso; vesículas; al aparato de Golgi; el carbohidrato; plasmática
5. mitocondria; cloroplastos; pared celular; nucleoide; cilios; citoplasma
6. mitocondria, cloroplastos; dobles, ATP, ADN, tamaño

Capítulo 5

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 5-9 El agua destilada volvió hipotónica la solución para las células sanguíneas, de modo que entrará suficiente agua para estallar las frágiles membranas celulares.

FIGURA 5-10 La rígida pared celular de las células vegetales contrarresta la presión ejercida por el agua que entra por ósmosis, así que las células no estallan. Las células animales carecen de una pared celular, y cuando se colocan en una solución muy hipotónica, absorben agua por ósmosis hasta que la membrana estalla.

FIGURA 5-15 La exocitosis se vale de la energía celular, mientras que la difusión es pasiva. Además, los materiales salen por difusión a través de la membrana, en tanto que en la exocitosis los materiales se expulsan sin atravesar directamente la membrana plasmática. Por exocitosis se eliminan de la célula materiales que son demasiado grandes para atravesar por las membranas.

Llena los espacios

1. fosfolípidos; receptoras, de reconocimiento, enzimáticas, de unión, de transporte
2. selectivamente permeable; difusión; ósmosis; transporte activo
3. flexiones (o doblamientos o enlaces dobles); presión, temperatura
4. de canal, portadoras; simple; lípidos
5. transporte activo, endocitosis, exocitosis; el transporte activo
6. difusión simple; difusión simple; difusión facilitada (también puede moverse por transporte activo); difusión facilitada
7. endocitosis; sí; pinocitosis, fagocitosis; vesículas

Capítulo 6

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 6-6 Otras fuentes de energía que pueden superar la energía de activación son la energía mecánica (por ejemplo, agitar), la electricidad y la radiación.

FIGURA 6-10 No, las reacciones endergónicas no ocurren espontáneamente porque requieren un aporte de energía, haya o no un catalizador.

Llena los espacios

1. se crea, se destruye; cinética, potencial,
2. más, menos; organizada, entropía
3. activación; las capas electrónicas; el calor del movimiento de las moléculas
4. exergónicas; endergónicas; exergónica; endergónica; acopladas
5. adenosín trifosfato; portador de energía; adenosín difosfato; fosfato; energía
6. proteínas; la energía de activación; sitio activo; una forma; cargas eléctricas

Capítulo 7

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 7-9 No. Como el oxígeno se genera en las reacciones luminosas, estas burbujas no se formarían en la oscuridad.

FIGURA 7-11 La ruta C_4 es menos eficiente que la C_3; C_4 usa un ATP de más por cada molécula de CO_2 (para regenerar PEP del piruvato). Así, cuando abunda el CO_2 y la fotorrespiración no es un problema, las plantas C_3 producen carbohidratos con menor costo energético y superan a las plantas C_4.

Llena los espacios

1. estomas, oxígeno (O_2), dióxido de carbono (CO_2); pérdida de agua (evaporación); cloroplastos, del mesófilo; la vaina del haz vascular
2. rojo, azul, violeta; verde; carotenoides
3. el fotosistema II, clorofila *a*, un aceptor primario de electrones; cadena de transporte de electrones (CTE o CTE II); H+ (iones hidrógeno), quimiósmosis
4. agua (H_2O), dióxido de carbono (CO_2); fijación del carbono; rubisco, oxígeno
5. ambas; ambas, plantas C_4, plantas CAM
6. ATP, NADPH, Calvin; RuBP; G3P, glucosa

Capítulo 8

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 8-6 Sin oxígeno, la producción de ATP. El oxígeno es el aceptor final de la cadena de transporte de electrones. Si no está presente, los electrones no avanzan por la cadena y se detiene la producción de ATP por quimiósmosis.

FIGURA 8-10 En entornos con abundante oxígeno, las bacterias aeróbias prevalecerían, porque su respiración produce mucho más ATP por molécula de glucosa. Algunos anaerobios sobrevivirían, pero generarían mucho menos energía. En ambientes con poco oxígeno, las bacterias aerobias están limitadas por la escasez de oxígeno (salvo que puedan cambiar a fermentación) y los anaerobios prevalecen.

Llena los espacios

1. glucólisis, respiración celular; el citosol, mitocondria; la respiración celular
2. anaeróbicas; glucólisis, dos; NAD
3. etanol, dióxido de carbono; láctica, ácido láctico
4. eritropoyetina, glóbulos rojos, oxígeno; la respiración celular
5. matriz, al espacio intermembranoso, quimiósmosis; ATP sintasa
6. Krebs; ácido cítrico; dos; NADH, $FADH_2$

Capítulo 9

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 9-8 Si las cromátidas hermanas de un cromosoma duplicado no se separan, una célula hija no recibirá ninguna copia de ese cromosoma, mientras que la otra recibirá las dos copias.

FIGURA 9-15 Si un par de homólogos no se separa en la anafase I, una de las células hijas (y los gametos que vaya a producir) tendrán ambos homólogos y la otra célula hija (y los gametos) no tendrá ninguna copia del homólogo.

Llena los espacios

1. fusión binaria
2. mitótica, diferenciación
3. homólogos/cromosomas homólogos; autosomas; cromosomas sexuales
4. profase, metafase, anafase, telofase; citocinesis; en la telofase
5. cinetocoros; polares
6. cuatro; la meiosis I; gametos/espermatozoides y óvulos
7. profase; quiasma; el entrecruzamiento
8. la distribución de los homólogos; entrecruzamiento; la fusión de gametos

Capítulo 10

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 10-8 La mitad de los gametos que produce una planta *Pp* tienen el alelo *P* y la otra mitad el alelo *p*. Todos los gametos que produce una planta *pp* tendrán el alelo *p*. Por tanto, la mitad de los descendientes de una cruza *Pp* × *pp serán Pp* (morados) y la otra mitad de los descendientes serán *pp* (blancos), entonces todos los descendientes de la cruza de *PP* × *pp* serán *Pp* (morados). *Véase* la figura 10-9.

FIGURA 10-11 Una planta con semillas verdes rugosas tiene el genotipo *ssyy*. Una planta con semillas amarillas lisas puede ser *SSYY*, *SsYY*, *SSYy* o *SsYy*. Prepara los cuadrados de Punnett para ver si el genotipo de la planta amarilla lisa puede revelarse con una prueba de cruza.

FIGURA 10-12 Los cromosomas, no los genes individuales, se distribuyen independientemente durante la meiosis. Por tanto, si los genes del color y de la forma de la semilla estuvieran en el mismo cromosoma, se heredarían juntos y no se distribuirían de manera independiente.

FIGURA 10-24 Leopoldo, uno de los hijos de Victoria y Alberto, tenía hemofilia. Por ser hombre, debió heredar el cromosoma Y de Alberto. El cromosoma X, no el cromosoma Y, porta el gen de la coagulación de la sangre, así que Leopoldo debe haber heredado el alelo de la hemofilia de su madre, Victoria.

Llena los espacios

1. locus; alelos; mutaciones
2. genotipo; fenotipo; heterocigoto

3. por separado; en grupo; ligados
4. XY; XX; espermatozoide
5. ligados a los cromosomas sexuales
6. dominancia incompleta; codominancia; la herencia poligénica

Capítulo 11

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 11-5 Se necesita más energía para romper el par de bases C-G porque están unidas por tres enlaces de hidrógeno, a diferencia de los dos enlaces que unen A y T.

FIGURA E11-7 La ADN polimerasa siempre se mueve en dirección 3′ a 5′ en relación con la hebra paterna. Como las dos hebras de la doble hélice de ADN se orientan en direcciones opuestas (son antiparalelas), la dirección 5′ de una hebra lleva hacia la horquilla de replicación, mientras que la otra hebra se aleja. Por consiguiente, la ADN polimerasa debe moverse en direcciones opuestas en ambas hebras.

Llena los espacios

1. nucleótidos; azúcar (desoxirribosa), fosfato, base (no importa el orden)
2. fosfato, azúcar (no importa el orden); doble hélice
3. tiamina, citosina; complementarias
4. semiconservativa
5. ADN helicasa; ADN polimerasa; ADN ligasa
6. mutaciones; sustitución de nucleótidos, mutación puntual

Capítulo 12

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 12-3 La ARN polimerasa siempre va en dirección 3′ a 5′ en relación con la hebra molde. Como las dos hebras de ADN van en direcciones opuestas, si la otra hebra de ADN fuera la hebra molde, la ARN polimerasa debería ir en la dirección opuesta (es decir, de derecha a izquierda en esta ilustración).

FIGURA 12-4 Las células producen cantidades mayores de unas proteínas que de otras. Los ejemplos obvios comprenden las células que producen proteínas con función de anticuerpos los cuales se depositan en el torrente sanguíneo en vastas cantidades para que influyan en el funcionamiento de todo el cuerpo. Si una célula necesita producir más de ciertas proteínas, lo más probable es que sintetice más ARNm, que luego se traduce en esa proteína.

FIGURA 12-7 Agrupada en codones, la secuencia original de ARNm visible aquí es CGA AUG UAG UAA. Cambiar todas las G por U produciría la secuencia CUA AUC UAU UAA. Los dos cambios están en el primer codón (CGA a CUA) y el tercer codón (UAG a UAU). Consulta el código genético que se ilustra en la tabla 12-3. En primer lugar, CGA codifica arginina, mientras que CUA codifica leucina, así que el primer cambio G → U sustituiría leucina por arginina en la proteína. En segundo lugar, UAG es un codón de alto, pero UAU codifica tirosina. Por tanto, el segundo cambio G → U añadiría tirosina a la proteína en lugar de detener la traducción. El codón final de la ilustración, UAA, es un codón de alto, así que la nueva proteína terminaría con tirosina.

FIGURA E12-1 El moho sería capaz de crecer si se agregara al medio ornitina, citrulina o arginina.

Llena los espacios

1. transcripción; traducción; el ribosoma
2. ARN mensajero, ARN de transferencia, ARN ribosómico o ribosomal (no importa el orden)
3. tres; codón; anticodón
4. ADN polimerasa; molde promotor; señal de terminación
5. de inicio; de alto; de transferencia; peptídicos
6. puntual; por inserción; por supresión

Capítulo 13

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 13-3 El *Thermus aquaticus* vive en géiseres, y su ADN polimerasa evolucionó para ser eficiente a temperaturas elevadas. Es probable que la ADN polimerasa funcione más lentamente a temperaturas más altas y más bajas que el géiser donde vive *Thermus aquaticus*; 70 °C es lo más cercano a lo óptimo.

FIGURA 13-7 Como pasa con otros genes, cada persona tiene dos copias de cada gen de RCT, uno en cada par de cromosomas homólogos. Una persona puede ser homocigota (dos copias del mismo alelo) o heterocigota (una copia de cada uno de los dos alelos) para cada RCT. Las bandas del gel representan alelos individuales de un gen RCT; por tanto, una persona puede tener una banda (si es homocigota) o dos bandas (si es heterocigota). Si una persona es homocigota de un alelo RCT, tiene dos copias del mismo alelo. El ADN de ambos alelos (idénticos) se encuentra en el mismo lugar del gel y, por tanto, la banda (única) tendrá dos veces más ADN que cada una de las dos bandas de ADN de un heterocigoto. Cuanto más ADN, más brillante es la banda.

FIGURA 13-11 Un heterocigoto tiene un alelo normal de globulina y un alelo falciforme. Por consiguiente, MstII produciría dos bandas de ADN del alelo normal y una del alelo falciforme, lo que suma tres bandas de diferentes tamaños. La cantidad de ADN de cada banda de heterocigotos sería la mitad de los homocigotos, porque el ADN de aquellos contiene sólo una copia de cada tipo de alelo, mientras que el ADN homocigoto normal tiene dos copias del alelo normal y el ADN falciforme homocigoto tiene dos copias del alelo falciforme. Por tanto, las bandas de los heterocigotos deben ser de alrededor de la mitad de brillantes que las de homocigotos.

Llena los espacios

1. Los organismos genéticamente modificados/organismos transgénicos
2. La transformación; plásmidos
3. La reacción en cadena de la polimerasa
4. repeticiones cortas en tándem (RCT); a longitud o tamaño o número de repeticiones; perfil de ADN
5. electroforesis/electroforesis en gel; sonda de ADN, emparejamiento de bases/enlaces de hidrógeno

Capítulo 14

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 14-6 No. Las mutaciones, la fuente definitiva de la variación fenotípica en que actúa la selección natural, ocurren en todos los organismos, incluso en los que se reproducen asexualmente.

FIGURA 14-7 No. La evolución comprende cambios en los rasgos que no se revelan en la morfología, como en los aparatos orgánicos o en las vías metabólicas. Más en general, la evolución, en el sentido de cambios de la poza génica de una especie, es inevitable en todos los linajes; la evolución genética no necesariamente se refleja en cambios morfológicos.

FIGURA 14-9 Entre las posibilidades se pueden hallar cóccix (rabadilla), homólogo con rabadilla de gato (o cualquier tetrápodo); piel de gallina, homólogo con vellos eréctiles de un chimpancé (o cualquier mamífero; se usa para exhibiciones de agresividad y aislamiento); apéndice, homólogo con el ciego de un conejo (y otros mamíferos herbívoros; extensión del intestino delgado que se usa para almacenamiento); muela del juicio, homólogo con molares posteriores de un mono comedor de hojas (u otros mamíferos); músculos para mover las orejas (los músculos alrededor de las orejas que algunas personas pueden usar para moverlas), homólogo con músculos de un perro (y otros mamíferos) que permiten orientar la oreja hacia el sonido.

FIGURA 14-10 Análogo. La cola de los pájaros está hecha de plumas; la cola de los perros es de huesos, músculos y piel.

Llena los espacios

1. el ala, el brazo; análogas, convergente; vestigiales
2. antepasado común; aminoácidos, ATP
3. catastrofismo, uniformitarismo, antigua
4. evolución, mutaciones, ADN
5. selección natural, selección artificial
6. muchos rasgos son heredados, Gregorio Mendel

Capítulo 15

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 15-3 Las colonias sobrevivientes estarían en diferentes lugares de cada placa tratada y habría diferentes números de colonias en cada una (porque las mutaciones que se presentan debido a los antibióticos son imprevisibles, ya que dependen de las bacterias que interactuaron con el antibiótico, de modo que se produjeran las mutaciones). Otra

posibilidad sería que todas las colonias sobrevivieran (si el antibiótico siempre causa mutaciones en todas las colonias).

FIGURA 15-5 Para un locus con dos alelos, uno dominante y uno recesivo, hay dos posibles fenotipos. Un cruzamiento entre un heterocigoto y un homocigoto recesivo produciría descendencia con una probabilidad 50:50 de los dos fenotipos:

	B	***b***
b	*Bb* (negro)	*bb* (pardo)
b	*Bb* (negro)	*bb* (pardo)

FIGURA 15-6 El alelo *B* funcionaría aproximadamente como en la población de tamaño 4, con la frecuencia derivando a la fijación o pérdida en casi todos los casos. Pero, como la población es algo mayor, el alelo, en promedio, tardaría más tiempo (mayor número de generaciones) en llegar a la fijación o la pérdida. El periodo más largo de deriva también permitiría más inversiones de la dirección (por ejemplo, la frecuencia deriva hacia abajo, luego arriba y vuelve abajo, etc.) que en la población de tamaño 4.

FIGURA 15-7 Las mutaciones, inevitable y continuamente, agregan variedad a una población y, cuando la población se hace grande, se reducen los efectos contrarios de la deriva, que disminuyen la variedad. El resultado neto es un aumento de la diversidad genética.

FIGURA 15-11 Mayor para los machos. El éxito reproductivo de las hembras se limita al máximo tamaño de su camada, pero el éxito reproductivo potencial del macho sólo se limita por el número de hembras disponibles. Cuando los machos combaten por el acceso a las hembras, como en el caso de las ovejas cornudas, los machos más exitosos pueden fecundar a muchas hembras, mientras que los más fallidos podrían no fecundar a ninguna. Así, la diferencia entre los machos con mayor y menor éxito puede ser muy grande. En cambio, aun las hembras más exitosas pueden tener una sola camada por temporada de reproducción, lo cual no implica una diferencia muy grande en comparación con la hembra que no se reproduce.

FIGURA 15-13 Siempre hay límites a la selección direccional. Cuando un rasgo se hace más extremo, al final el costo de aumentarlo supera los beneficios (por ejemplo, el costo de obtener más comida supera el beneficio de tener un tamaño más grande) o puede ser físicamente imposible que el rasgo se haga más extremo (por ejemplo, la longitud de una extremidad tiene como límite la máxima dimensión que puede alcanzar un hueso sin romperse por su propio peso).

Llena los espacios

1. Principio de Hardy-Weinberg, en equilibrio, de los alelos; no
2. alelos; nucleótidos; mutaciones; homocigoto, heterocigoto
3. genotipo, fenotipos, los fenotipos
4. deriva génica; pequeñas; el cuello de botella poblacional, efecto fundador; cuello de botella poblacional; el efecto fundador
5. la misma especie; selección natural, coevolución; adaptaciones
6. reproductivo; ambiente

Capítulo 16

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 16-9 Las posibilidades son deriva continental; cambios climáticos (en particular el avance de los glaciares) que fragmentan el hábitat; formación de islas por la actividad volcánica o la elevación del nivel del mar; paso de organismos a islas (incluso "islas" de hábitats aislados, como lagos, cumbres, chimeneas del fondo del mar), y formación de barreras al movimiento (por ejemplo, nuevas cordilleras, desiertos, ríos). Estos procesos son bastante comunes y tienen una difusión amplia, de manera que dan cuenta de una multitud de eventos de especiación a lo largo de la historia.

FIGURA 16-10 La pregunta principal es si se cruzan las dos poblaciones que viven en dos especies de árboles (manzano y espino). Las pruebas podrían consistir en observación cuidadosa de las moscas en condiciones naturales, experimentos de laboratorio en los que moscas cautivas de los dos tipos tengan oportunidades de cruzarse, o la comparación genética para determinar el grado de flujo genético entre los dos tipos de moscas.

FIGURA 16-14 La selección natural no puede anticipar y ver que los únicos rasgos que evolucionen sean los que garantizan la supervivencia de la especie en conjunto; más bien lo único que asegura es la conservación de rasgos que ayudan a los individuos a sobrevivir y a reproducirse con más éxito que aquellos que no tienen ese rasgo. Entonces, si en una especie particular sobreviven individuos son muy especializados y se reproducen mejor que los que no lo son, el fenotipo de los especializados acabará por dominar, aun si pone a la especie en mayor riesgo de extinción.

Llena los espacios

1. poblaciones, independientemente; aislamiento reproductivo; asexualmente
2. aislamiento conductual; inviabilidad de los híbridos; aislamiento temporal; incompatibilidad de los gametos; incompatibilidad mecánica
3. se aíslan genéticamente, divergen; especiación alopátrica; deriva génica, selección natural
4. radiación adaptativa; hábitat (o medio ambiente)
5. pequeña, especializadas; la destrucción del hábitat

Capítulo 17

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 17-2 La presencia de oxígeno evitaría la acumulación de compuestos orgánicos al oxidarlos rápidamente o a sus precursores. Todos los experimentos de síntesis abiótica usaron "atmósferas" libres de oxígeno.

FIGURA 17-5 La secuencia de bacterias sería más parecida a la mitocondria vegetal, porque (como descendiente del antepasado inmediato de la mitocondria) la bacteria comparte con ésta un ancestro común más reciente que con el cloroplasto o el núcleo.

FIGURA 17-8 Muy probablemente por la competencia que implicó la aparición de las plantas con semilla, que no existían en la época los helechos y musgos alcanzaron gran tamaño. Cuando surgieron las plantas con semilla, su competencia acabó por eliminar otros tipos de plantas de muchos nichos ecológicos, al parecer incluso los nichos que favorecían la evolución de gran tamaño.

FIGURA 17-9 No. El saltarín del fango sólo demuestra la posibilidad de un paso intermedio hipotético en el escenario propuesto para el origen de los tetrápodos moradores de tierra firme. Pero la existencia de un ejemplo moderno de forma similar al intermediario hipotético no brinda información sobre la identidad real de esa forma intermedia.

FIGURA 17-11 En promedio, la tasa del surgimiento de nuevas especies es mayor que la tasa de extinción.

FIGURA 17-19 La hipótesis del reemplazo africano. Estos fósiles son los más antiguos que se han descubierto de seres humanos modernos, y su presencia en África indicaría que los seres humanos estaban en ese continente antes que en cualquier otra parte; si esto es verdad, significa que somos originarios de África.

FIGURA E17-1 713 millones de años (una proporción 1:1 significa que queda la mitad del uranio 235 original, así que ha transcurrido su vida media).

Llena los espacios

1. anaeróbico; fotosintetizar; venenoso (tóxico, nocivo), aeróbica (celular), energía
2. ARN (ácido ribonucleico), enzimas (catálisis), ribozimas
3. eucariontes; endosimbiótica; aeróbico; ADN (ácido desoxirribonucleico)
4. nado, húmedos; del polen
5. coníferas; el viento; frías, norte; flores, insectos; eficiente
6. artrópodos, exoesqueletos, la desecación
7. los reptiles, huevo; piel; pulmones

Capítulo 18

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA E18-4 Los hongos y los animales son monofiléticos, a diferencia de los protistas, los grandes monos, las plantas sin semilla y los procariontes (los descendientes del antepasado común más reciente de los protistas incluyen a los demás eucariontes; entre los grandes monos se encuentran los seres humanos; en los procariontes se incluyen los eucariontes; en las plantas sin semilla se incluyen las plantas con semilla).

Llena los espacios

1. taxonomía; sistemática; clado
2. género, especie; latín; mayúscula, cursiva
3. dominio, reino, filum, clase, orden, familia, género, especie; Archaea, Bacteria, Eukarya
4. anatomía, secuencia del ADN; se reproducen asexualmente; concepto de especie filogenética, filogenia (árbol evolutivo)
5. 1.5 millones, siete millones, 100 millones

Capítulo 19

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 19-4 Las estructuras protectoras, como las endosporas, tienen más probabilidades de evolucionar en ambientes en que la protección es más ventajosa. En comparación con otros ambientes en los que habitan las bacterias, los suelos son especialmente vulnerables a secarse, lo que puede ser fatal para las bacterias desprotegidas. Las bacterias que pudieran resistir largos periodos de sequía ganarían una ventaja evolutiva.

FIGURA 19-5 Las enzimas de bacterias que viven en ambientes cálidos son activas a temperaturas elevadas (temperaturas que normalmente desnaturalizan las enzimas en los organismos de ambientes más templados). Esta capacidad de funcionar a temperaturas elevadas hace a las enzimas útiles para reacciones en tubos de ensayo (como una RCP) que se ejecutan a temperaturas altas.

FIGURA 19-7 La principal ventaja es la eficiencia. En la fisión binaria cada organismo produce nuevos organismos, mientras que en la reproducción sexual sólo algunos organismos (por ejemplo, las hembras) tienen descendencia. De manera que el organismo promedio produce dos veces más descendientes por fisión que por reproducción sexual.

FIGURA 19-9 La concentración de nitrógeno aumentaría, porque se terminaría el mayor proceso que retira nitrógeno de la atmósfera, mientras que los procesos que agregan nitrógeno a ésta continuarían.

FIGURA 19-12 Los virus carecen de ribosomas y del resto de la "maquinaria" necesaria para sintetizar proteínas.

FIGURA 19-13 Muchos virus se replican al integrar su material genético al genoma de la célula huésped. Así, si los biotecnólogos logran insertar material genético extraño en tal virus, éste transferirá naturalmente los genes extraños a las células que infecte.

Llena los espacios

1. Las bacterias; paredes celulares; arqueas
2. más pequeño; de bastón, de espirales, esféricas
3. flagelos; biopelículas; endosporas
4. anaeróbicas; fotosintéticas
5. fisión binaria, conjugación
6. fijadoras del nitrógeno; celulosa
7. tuberculosis, cólera, peste bubónica, sífilis, gonorrea, neumonía, enfermedad de Lyme, etc.; carne, lácteos
8. ADN, ARN, proteína; huésped; bacteriófago

Capítulo 20

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 20-2 El sexo es la combinación de genomas de dos individuos diferentes. En plantas y animales, la mezcla de genomas ocurre únicamente durante la reproducción, pero en muchos protistas (y procariontes), el genoma se mezcla por conjugación y otros procesos que tienen lugar independientemente de la reproducción (que en muchos casos ocurre por simple división mitótica de las células).

FIGURA 20-7 Evolución convergente. Los mohos acuáticos y los hongos viven en entornos parecidos y adquieren los nutrimentos de la misma manera. Estas semejanzas ecológicas fomentaron la evolución de estructuras superficialmente parecidas, aunque la relación entre ambos es distante.

Llena los espacios

1. pseudópodos; saprófitos, parásitos
2. algas, protozoarios
3. endosimbiosis secundaria, protista fotosintético
4. diplomonadas (o excavado); kinetoplástido (o euglenozoo); apicomplejo (o alveolado)
5. moho acuático (o bien oomiceto o estramenópilo); amebozoo
6. dinoflagelados, diatomeas; son las algas verdes

Capítulo 21

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 21-5 Las briofitas no tienen lignina (que proporciona rigidez y soporte) ni células de conducción (que transportan materiales a partes distantes del cuerpo). Las células conductoras y los tallos rígidos parecen ser necesarios para tener una altura que sea más que la mínima.

FIGURA 21-7 Todas las estructuras que se muestran son esporofitos. En los helechos, colas de caballo y basidiomicetos, el gametofito es pequeño y poco notable.

FIGURA 21-9 Las adaptaciones más comunes son conchas duras de protección e incorporación de compuestos químicos tóxicos o de sabor desagradable.

FIGURA 21-12 Los dos tipos de polinización persisten en las angiospermas por el equilibrio de costos y beneficios y, por tanto, el sistema de polinización más adaptado varía de acuerdo con las circunstancias ecológicas de una especie.

Tipo de polinización	Ventajas	Desventajas
Viento	No depende de la presencia de animales; no hay inversión en néctar ni en flores vistosas; el polen se disemina a grandes distancias	Mayor inversión en polen, porque casi ninguno llega a un óvulo; mayor posibilidad de no fecundar un óvulo
Animales	Cada grano de polen tiene más posibilidades de llegar a un óvulo adecuado	Depende de que haya animales; debe invertir en néctar y flores vistosas

Llena los espacios

1. las algas verdes; plantas no vasculares, plantas vasculares; embriones, alternancia de generaciones
2. cutícula, estomas, el agua; células conductoras, lignina; al agua, a los nutrimentos
3. nadar al óvulo; semillas, polen; gimnospermas, angiospermas; atraen polinizadores; facilitan la dispersión de semillas
4. antoceras, hepáticas, musgos; licopodios, colas de caballo, helechos; las angiospermas

Capítulo 22

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 22-1 Su forma filamentosa ayuda al cuerpo del hongo a penetrar y a extenderse en sus fuentes de alimentos, y también es una forma que maximiza la proporción del área superficial respecto del volumen interior (maximiza el área disponible para absorber nutrimentos). La extrema delgadez de los filamentos asegura que ninguna célula esté demasiado lejos de la superficie donde se absorben los nutrimentos.

FIGURA 22-8 No. La fuente común de las dos hifas significa que las dos van a heredar el mismo tipo sexual. Las hifas deben ser de tipos diferentes con el fin de reproducirse sexualmente.

FIGURA 22-9 Haploide (aunque puede haber células diploides en los basidios ocultos en las láminas de estos mohos haploides).

FIGURA 22-19 En la naturaleza, las bacterias compiten con los hongos por el acceso a la comida y el espacio vital. Los químicos como los antibióticos que producen los hongos sirven como defensa en la competencia con las bacterias.

Llena los espacios

1. reproducción; esporas
2. el micelio, hifas, septos; quitina
3. mitótica, dos meiótica, cigoto, un
4. glomeromicetos; quitridiomicetos, basidiomicetos
5. los líquenes; las micorrizas; endófitos
6. madera (celulosa y lignina); levaduras; pie de atleta, dermatomicosis, infecciones vaginales, tiña, histoplasmosis, fiebre del valle (muchas respuestas posibles)

Capítulo 23

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 23-4 Las esponjas son "primitivas" únicamente en el sentido de que su linaje surgió pronto en la historia evolutiva de los animales y su plan orgánico es más bien simple. Pero el origen remoto y la simplicidad no determina la eficacia, y el plan del cuerpo de la esponja y su forma de vida están bien adaptados para una excelente supervivencia y reproducción en muchos hábitats.

FIGURA 23-6 (a) pólipo, (b) medusa, (c) pólipo, (d) medusa.

FIGURA 23-10 La solitaria no tiene intestinos y absorbe los nutrimientos por la superficie de su cuerpo. Su forma parecida a un listón maximiza el área superficial para la absorción y permite que el cuerpo se extienda a la mayor área posible del huésped (para estar en contacto con la mayor cantidad de nutrimentos).

FIGURA 23-11 Dos aperturas permiten el paso en un sentido de los alimentos por los intestinos. El movimiento en un sentido representa una digestión más eficaz que el movimiento en dos sentidos; los desechos digestivos de los que se extrajeron los nutrimentos se excretan rápidamente sin que tengan que recorrer el intestino en sentido contrario, y la comida se procesa más de prisa.

FIGURA 23-12 El agua pasa fácilmente por la epidermis húmeda de la sanguijuela. Cuando se disuelve una gran concentración de sal en la humedad del exterior del cuerpo, el agua sale por ósmosis rápidamente de la sanguijuela, la cual se deshidrata y muere.

Llena los espacios

1. tres, endodermo, mesodermo, ectodermo; dos, mesodermo
2. bilaterales; percepción del entorno, e ingerir alimentos; corporal, mesodermo
3. protostomía; deuterostomía, los equinodermos, los cordados
4. invertebrados, vertebrados; invertebrados; esponjas; organismos unicelulares; cnidarios; anélidos
5. bivalvos, gasterópodos, cefalópodos; artrópodos; insectos, arácnidos, crustáceos
6. anélidos, artrópodos (cordados también es correcto); circulatorio cerrado; circulatorio abierto; hemocele
7. moluscos, cnidarios, equinodermos, artrópodos (cordados también es correcto)

Capítulo 24

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 24-7 El cuerpo de un pez de agua dulce está inmerso en una solución hipotónica, así que el agua entra constantemente por ósmosis; el problema fisiológico estriba en deshacerse del exceso de agua. Para un pez de agua salada, el problema es el contrario: la solución del entorno es hipertónica, así que el agua sale del cuerpo; el problema fisiológico es retener suficiente agua.

FIGURA 24-9 Una ventaja es que adultos y jóvenes ocupan hábitats diferentes y, por tanto, no compiten unos con otros por los recursos (el niño ocupado por un individuo se expande durante su vida).

FIGURA 24-12 El vuelo es un rasgo muy costoso (consume mucha energía y requiere muchas estructuras especiales). En circunstancias en las que volar conlleva pocos beneficios, como en hábitats sin depredadores o el caso de especies de gran tamaño, la selección natural puede favorecer a los individuos que renuncian a la inversión en vuelo, de modo que la capacidad puede perderse.

Llena los espacios

1. hueco, dorsal; ano, notocordio
2. tunicados, lanceolados, mixinos (no importa el orden); cráneo; lampreas
3. peces pulmonados; cartílago; peces de aletas radiadas; mandíbula
4. mamíferos, anfibios, reptiles, anfibios
5. los monotremas, las salamandras, los murciélagos

Capítulo 25

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 25-1 Una posibilidad es que la variación necesaria para la selección nunca haya surgido (si los que no son miembros de la especie adquieren por casualidad la capacidad de distinguir a sus polluelos de los del cucú, la selección no tiene ninguna oportunidad de favorecer la conducta nueva). Otra posibilidad es que el costo del comportamiento sea relativamente bajo (si el parasitismo del cucú es raro, un padre que alimenta a cualquier polluelo que lo pida en su nido tiene, en promedio, más probabilidades de salir beneficiado que perjudicado).

FIGURA 25-7 Como el experimento de cruza de prueba muestra que las diferencias de orientación y dirección entre las dos poblaciones viene de diferencias genéticas, los pájaros de la población occidental deben orientarse al suroeste, independientemente del entorno en que se encuentren.

FIGURA 25-21 Si las hembras obtienen algún beneficio de sus parejas, éste es necesariamente de tipo genético (porque el macho no aporta beneficios materiales). Las aptitudes del macho pueden variar y, en la medida en que estas aptitudes están en posibilidad de pasar a la descendencia, las hembras se benefician al escoger a los machos más aptos. Si la aptitud de un macho se refleja en su capacidad de construir y decorar una enramada, las hembras se beneficiarán al preferir aparearse con machos que construyan enramadas especialmente buenas.

FIGURA 25-24 Los caninos forrajean básicamente por el olor; los monos son forrajeros visuales. Las modalidades de las señales sexuales tienen relación no sólo con la naturaleza de la información que hay que codificar, sino también con las tendencias sensoriales y la sensibilidad de la especie. Los sistemas de comunicación pueden evolucionar para sacar ventaja de los rasgos que la especie desarrolló para otras funciones.

Llena los espacios

1. genética, ambiente; estímulo; innatos
2. energía, depredadores, lesión; práctica, destrezas, sea adulto; cerebros, aprender
3. la habituación, repetido; impronta; periodo sensible
4. agresivo; exhibiciones simbólicas o rituales, lesionarse (herirse, dañarse); armas (como uñas y garras), más grandes
5. territorialidad (conducta territorial); aparearse, criar a los jóvenes, alimentarse, guardar los alimentos; el macho; de la misma especie
6. En cuanto a las feromonas, cualquiera de las siguientes ventajas es correcta: duradera, poco consumo de energía para producirla, particular de la especie, no atrae a los depredadores, puede comunicar mensajes a grandes distancias. Cualquiera de las siguientes desventajas es correcta: no puede comunicar cambios de información, comunica menos tipos de información. Para las demostraciones visuales, cualquiera de las siguientes ventajas es correcta: instantánea, puede cambiar rápidamente, es posible enviar muchos mensajes, es silenciosa. Cualquiera de las siguientes desventajas es correcta: hace notables a los animales para los depredadores, no es eficaz en la oscuridad ni en vegetación densa, requiere que el receptor esté dentro del alcance visual (cerca).

Capítulo 26

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 26-4 Muchas variables interactúan en forma compleja para producir ciclos poblacionales reales. Por ejemplo, el estado del tiempo afecta el suministro de alimentos de los lemmings y, por consiguiente, su capacidad de sobrevivir y reproducirse.

FIGURA 26-13 La emigración alivia la presión poblacional en una zona sobrepoblada al distribuir a los animales hacia nuevos hábitats que quizá tengan más recursos. La emigración humana dentro y fuera de los países suele estar motivada por el deseo o la necesidad de tener más recursos, aunque los factores sociales (como las guerras y las persecuciones religiosas y raciales) también impulsan la emigración. (Ésta es una pregunta subjetiva que puede llevar a discutir el grado al cual la sobrepoblación conduce a la emigración humana.)

FIGURA 26-16 Ésta es una pregunta subjetiva. Son posibles muchos escenarios con base en distintas premisas sobre el avance de la tecnología, los cambios en los índices de natalidad y mortalidad, y la resistencia de los ecosistemas que nos sostienen.

FIGURA 26-20 Cuando la fecundidad supera la FNR, hay más hijos que padres. Conforme los hijos adicionales maduran y procrean, esta generación más numerosa produce más hijos, y así sucesivamente.

FIGURA 26-21 Los índices de natalidad elevados en los países en desarrollo están sostenidos por las expectativas culturales, la falta de educación de salud y la falta de acceso a anticonceptivos. Los índices bajos

de natalidad en los países desarrollados son alentados por el acceso fácil a los anticonceptivos, el costo relativamente alto de criar hijos y el acceso a mayores oportunidades de carrera para las mujeres. (Los estudiantes deben estar en posición de ampliar o abundar en estos factores.)

FIGURA 26-22 El crecimiento demográfico estadounidense se encuentra en la fase "exponencial" de elevación rápida de la curva S. La estabilización requerirá una mezcla de reducción de las tasas de inmigración y de los índices de natalidad. Un aumento en los índices de mortalidad es menos probable, pero no puede descartarse por completo en un escenario futuro. (Se debe alentar a los estudiantes para que especulen sobre el momento y la justificación de diversos marcos temporales.)

Llena los espacios

1. Dos de los siguientes: congelación, sequía, inundación, incendio, tormentas, destrucción del hábitat; depredación y competencia
2. curvas de supervivencia; pérdida temprana; pérdida tardía
3. exponencial; no; curva J; no
4. capacidad de carga; logística, S
5. agrupada; uniforme; aleatoria
6. pirámide (triángulo); estable; piramidal (triangular)
7. nacimientos, inmigrantes, muertes, emigrantes; se reduce, se incrementa, se incrementa.

Capítulo 27

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 27-1 Como no evolucionaron en el hábitat en el que se introdujeron, las especies invasoras pueden ocupar un nicho casi idéntico al de la especie nativa; por ejemplo, los ostiones cebra compiten con otros ostiones de agua dulce o almejas. Una especie invasora próspera puede tener adaptaciones que le permitan superar a las especies nativas, como una mayor tasa de crecimiento o de reproducción. Además, es probable que todas las especies nativas tengan depredadores locales, mientras que la especie introducida tal vez no. La falta de depredadores ayudaría a la especie invasora a superar a la especie nativa si ocupan nichos muy parecidos.

FIGURA 27-3 Entre los ejemplos de coevolución de depredadores y presas están la vista aguda del halcón y la coloración de camuflaje de un ratón. El césped desarrolló sustancias de sílice duras en las hojas, y los animales de pastoreo tienen dientes que crecen a lo largo de toda su vida para evitar que se desgasten por completo con el césped abrasivo. Una polilla puede detectar las señales de ecolocación de un murciélago y volar erráticamente, mientras que el murciélago modifica la onda de ecolocación a una onda que la polilla no puede detectar. El algodoncillo desarrolló una toxina para disuadir a los depredadores, y las orugas de la mariposa monarca no son susceptibles a la toxina.

FIGURA 27-5 Aunque los científicos no han observado ejemplos de evolución en el momento en que ocurren, un escenario probable es que una mutación casual hiciera que algunos animales se parecieran más a su entorno que otros miembros de su especie. Al ser menos probable que los depredadores vieran y se comieran a estos animales, hubo una cantidad mayor de sobrevivencia y reproducción entre ellos, y pasaron su aspecto genéticamente determinado a su descendencia. En el curso de mucho tiempo, más mutaciones azarosas que acentuaron su parecido con el entorno redujeron la depredación, lo que repite la selección de los individuos que llevan ese rasgo.

FIGURA 27-12 Aunque las presas sabrosas han evolucionado para confundirse con su entorno, las especies de presas venenosas (como la oruga de la monarca, que acumula en su cuerpo toxinas del algodoncillo) con frecuencia muestran brillantes "colores de advertencia". Estos colores brillantes facilitan el hecho de que los depredadores aprendan a evitar a los animales que los llevan.

FIGURA 27-15 Los bosques en los que se suprimen los incendios se atiborran de árboles, que tienden a ser menos sanos porque compiten unos con otros por luz, nutrimentos y agua. Con los árboles en estas condiciones, un incendio arde más y se extiende más, lo que deja menos plantas y semillas vivas para volver a colonizar la zona y se lentifica la sucesión. Fuegos pequeños y más frecuentes despejan espacios dentro de un bosque que forman parches de sucesión localizada, lo que aumenta la variedad del hábitat para los animales e incrementa la diversidad de especies de plantas.

Llena los espacios

1. selección natural; coevolución; competencia, depredación, parasitismo, mutualismo
2. carnívoros, herbívoros; camuflaje; más grandes, abundancia (o número)
3. nichos; competencia entre especies; partición de recursos
4. coloración de advertencia; coloración de sobresalto; mimetismo batesiano; imitación agresiva
5. mutualismo; parasitismo; depredación; parasitismo; mutualismo; competencia
6. sucesión; sucesión primaria; sucesión secundaria; clímax; subclímax

Capítulo 28

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 28-2 Cualquiera que sea la energía utilizada, rige la Segunda Ley de la Termodinámica: cuando la energía se convierte de una forma en otra, la cantidad de energía útil disminuye. Buena parte de esta energía se libera como calor.

FIGURA 28-3 En tierra, la productividad elevada se basa en temperaturas óptimas para el crecimiento de las plantas, una larga temporada de cultivo y mucha humedad, como la que se encuentra en los bosques tropicales. La falta de agua limita la productividad del desierto. En los ecosistemas acuáticos, la productividad elevada se sostiene por la abundancia de nutrimentos y luz adecuada, como la que se encuentra en los estuarios. La falta de nutrimentos limita la productividad del mar abierto en la zona fótica.

FIGURA 28-5 Hay muchas posibilidades, entre los que se incluyen muchas combinaciones que no están unidas por flechas en la figura. Un ejemplo es: césped (productor) → grillo (consumidor primario) → alondra (consumidor secundario) → halcón (consumidor terciario). Otro es: césped (productor) → grillo (consumidor primario) → araña (consumidor secundario) → musaraña (consumidor terciario).

FIGURA 28-9 La necesidad de la humanidad de cultivar para alimentar a la creciente población ha llevado a la captura de nitrógeno mediante procedimientos industriales con el fin de utilizarlo como fertilizante. Además, los comederos a gran escala de más ganado generan enormes cantidades de desechos de nitrógeno. También se generan óxidos de nitrógeno cuando se queman combustibles fósiles en plantas de energía eléctrica, vehículos y fábricas, así como cuando se incendian los bosques. Entre las consecuencias está la fertilización excesiva de lagos y ríos, y la creación de zonas muertas en las aguas costeras que reciben nutrimentos excesivos que escurren de tierra. Otra consecuencia importante es la deposición ácida, en la que los óxidos de nitrógeno que se forman por la combustión producen ácido nítrico en la atmósfera; luego, este ácido se deposita en tierra o en agua.

Llena los espacios

1. luz solar, fotosíntesis; los nutrimentos, ciclos de nutrimentos/ciclos biogeoquímicos
2. autótrofos, productores; productividad primaria neta
3. niveles tróficos; cadena alimentaria o trófica; redes tróficas
4. 10; En la Segunda Ley de la Termodinámica
5. herbívoros, consumidores primarios; heterótrofos, consumidores; detritófagos; hongos, bacterias
6. bacterias fijadoras del nitrógeno, bacterias desnitrificantes; amoniaco, nitratos
7. atmósfera, mares; CO_2 (dióxido de carbono); caliza, combustibles fósiles

Capítulo 29

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 29-6 Ambientes bióticos y áridos, de tal forma que su evolución seleccionó cuerpos carnosos que acumularan agua. En cada caso, el área de las hojas se redujo para limitar la evaporación. Ambas plantas serían atractivas para los animales del desierto porque guardan agua; como resultado de esta presión depredatoria, las dos llevan espinas defensoras.

FIGURA 29-9 La mayoría de los nutrimentos de la selva tropical no se almacenan en el suelo. Con la temperatura y la humedad óptimas de los climas tropicales, las plantas hacen un uso tan eficiente de los nutrimentos que casi todos se almacenan en el cuerpo de las plantas y, en menor medida, en el cuerpo de los animales que sostienen.

FIGURA 29-17 La pradera de césped alto es vulnerable a dos invasiones principales. En primer lugar, si los seres humanos suprimen los incendios naturales, las lluvias copiosas hacen que el bosque se

extienda. Segundo, estos biomas son los suelos más fértiles del mundo y tienen excelentes condiciones de cultivo para la agricultura, que desplaza cada vez más a la vegetación nativa.

FIGURA 29-29 Los ecosistemas costeros tienen una abundancia de los dos factores limitantes para la vida en el agua: nutrimentos y luz para sostener a los organismos fotosintéticos. La proliferación que se da en el fondo de los mares o que proviene del escurrimiento de la tierra (o ambos) proporciona nutrimentos. Las aguas someras en estas zonas permiten que penetre suficiente luz para sostener a las plantas arraigadas y las algas ancladas, lo que a su vez suministra alimento y abrigo para un cúmulo de vida marina.

FIGURA 29-30 El blanqueamiento se refiere a la pérdida de algas simbióticas que habitan normalmente en los tejidos de los corales. Las algas (dinoflagelados) proporcionan a los corales compuestos energéticos que almacenan energía de la fotosíntesis. La pérdida de estas algas simbióticas puede acabar por matar a los corales. El blanqueamiento es una respuesta común al agua excesivamente caliente y, así, el calentamiento de la atmósfera puede contribuir a la muerte de los arrecifes de coral.

Llena los espacios

1. estaciones; trópicos; corrientes oceánicas/la presencia del mar; sombra pluvial
2. temperaturas apropiadas, agua líquida; luz, nutrimentos; las selvas tropicales; los arrecifes de coral
3. selva tropical, la selva; bosque caducifolio; pradera de césped alto; desierto; la sabana; tundra
4. zona litoral; fitoplancton; zooplancton; zona limnética, zona profunda; oligotróficos; eutróficos; los humedales
5. fitoplancton; bioluminiscencia; quimiosíntesis, sulfuro de hidrógeno; la presión alta

Capítulo 30

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 30-8 Todo organismo raro enfrenta una posibilidad grande de extinción en una reserva pequeña. Por ejemplo, los grandes carnívoros necesitan una población grande de presas para mantenerse (*véanse* las pirámides energéticas en el capítulo 28), las cuales a su vez necesitan una zona extensa de hábitat adecuado. Los herbívoros grandes tienden a ser raros por los mismos motivos; por ejemplo, se necesita una extensión muy grande para sostener a una población de elefantes. Un suceso fortuito (tormenta, incendio, enfermedad) puede llegar a matar a todos los miembros de esa población en una reserva pequeña.

FIGURA 30-11 Si se extingue una población en una de las reservas pequeñas, los miembros de las especies que se encuentran en reservas cercanas pueden moverse por el corredor y recolonizar la reserva que quedó vacante.

Llena los espacios

1. genética, de especies, de ecosistemas; diversidad genética
2. servicios del ecosistema; hay muchas respuestas posibles, como agua, madera, medicinas, formación del suelo, control de la erosión y las inundaciones, regulación del clima, recursos genéticos, recreación
3. la economía ecológica
4. destrucción del hábitat, sobreexplotación, especie invasora, contaminación, calentamiento de la atmósfera; la destrucción del hábitat
5. población mínima viable; fragmentación del hábitat; corredores de vida silvestre
6. sustentable

Capítulo 31

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 31-2 Si las terminaciones de los nervios sensibles al calor de los mamíferos dejaran de funcionar, el sistema nervioso no enviaría una señal al hipotálamo cuando el cuerpo llegara a la temperatura de ajuste. Por consiguiente, el hipotálamo enviaría señales continuas de "encendido" a los mecanismos orgánicos de generación y retención de calor, los que aumentarían de manera constante la temperatura del cuerpo indefinidamente (hasta que se agotaran las reservas de energía acumuladas o hasta que el animal muriera).

FIGURA 31-8 La sangre se considera una forma de tejido conectivo porque está compuesta principalmente por una matriz de líquido extracelular (plasma) en el que están suspendidas células y proteínas.

Llena los espacios

1. homeostasis; retroalimentación negativa
2. células, tejidos, órganos, sistemas orgánicos
3. conectivo; epitelial; conectivo; conectivo; epitelial; músculo; nervio; conectivo
4. exocrinas; endocrinas; hormonas
5. cardiaco; esquelético; cardiaco y esquelético; cardiaco y liso; liso; esquelético

Capítulo 32

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 32-4 Debido al aumento del tamaño del músculo inducido por el ejercicio, el corazón de los deportistas bien entrenados es más grande que el de personas sedentarias, así que bombea un mayor volumen de sangre con cada latido. Por esto, la demanda de oxígeno del cuerpo en reposo se cubre con una frecuencia cardiaca más lenta.

FIGURA 32-8 El hierro es un componente fundamental de la hemoglobina, que es necesaria para formar glóbulos rojos capaces de transportar oxígeno. Cuando los glóbulos mueren, su hierro se recicla para que se elaboren nuevos glóbulos. Sin embargo, el reciclaje del hierro en el cuerpo no es completamente eficiente, así que es necesario tomar hierro en la dieta para reemplazar la pérdida por excreción o hemorragia. De otro modo, mueren más glóbulos de los que se producen y se origina una anemia.

FIGURA 32-10 La hormona eritropoyetina estimula la producción de más glóbulos rojos. Estas células adicionales aumentan la capacidad de la sangre de llevar oxígeno a los músculos, y por tanto incrementa el tiempo que los músculos pueden trabajar sin cansarse, lo que ocurre cuando se agota su suministro de oxígeno y ya no pueden realizar la respiración celular para producir ATP.

FIGURA 32-16 Los principios de la difusión (*véanse* las páginas 82-83) establecen que las moléculas se mueven por gradientes de mayor a menor concentración. Como los tejidos por los que pasan los capilares consumen oxígeno, la concentración de oxígeno es mayor dentro de los capilares que fuera y el oxígeno se difunde por su gradiente de concentración del interior al exterior del capilar. Por el contrario, los tejidos producen dióxido de carbono, así que la concentración de éste es mayor fuera de los capilares que dentro, y el dióxido de carbono se difunde por su gradiente de concentración del exterior al interior del capilar.

Llena los espacios

1. aurícula derecha; ventrículo izquierdo; aurícula derecha; ventrículo derecho; ventrículo izquierdo
2. nódulo sinoauricular; células del músculo cardiaco, aurículas; auriculoventricular; haz AV (haz auriculoventricular); fibrilación
3. capilares; arterias; venas; vénulas; arteriolas; arterias
4. plaquetas; trombina; fibrinógeno, fibrina
5. plaquetas; leucocitos; eritrocitos; leucocitos; eritrocitos; leucocitos; eritrocitos
6. líquido extracelular, las paredes de los capilares sanguíneos; capilares linfáticos; válvulas de un sentido; bazo

Capítulo 33

Preguntas de las leyendas de las figuras

FIGURA 33-5 Como los jóvenes de muchas especies de anfibios respiran por agallas, y como jóvenes y adultos dependen de la respiración complementaria por la piel, casi todos los anfibios viven en hábitats húmedos, como marismas, pantanos, estanques y selvas tropicales.

FIGURA 33-10 Las células del cuerpo funcionan sólo dentro de ciertos límites de pH, de modo que el pH de la sangre debe controlarse estrictamente. Si entran iones hidrógeno junto con los iones bicarbonato al plasma, el pH (una función de la concentración de iones hidrógeno) del plasma se vuelve ácido.

FIGURA 33-11 Como cualquier músculo esquelético, el músculo del diafragma es más grande cuando se relaja que cuando se contrae. En reposo, el diafragma tiene una forma de domo superior en la cavidad torácica, lo que reduce la capacidad de ésta. La contracción de los

músculos del diafragma lo acortan, con el consecuente aplanamiento de la forma de domo y el incremento del volumen de la cavidad torácica.

Llena los espacios

1. la faringe; la epiglotis; tráquea, bronquios, brionquiolos, alveolos
2. capilares; hemoglobina; de bicarbonato; respiración celular
3. alveolos, alveolo, capilar unidos; dos; surfactante
4. diafragma, se expanda (también se acepta "se agrande"); pasivo, relajamiento, se relajen; del centro respiratorio, médula; dióxido de carbono
5. cáncer pulmonar, bronquitis crónica, asma; enfisema, infecciones del oído, asma, tos, resfriados, alergias, bronquitis (tres de estos siete).

Capítulo 34

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 34-5 Este alimento contiene relativamente poca grasa total y las grasas que están presentes son principalmente insaturadas; no hay grasas trans (*véase* la página 46 para más información sobre las clases de grasas). La comida tiene un porcentaje sustancial de las cantidades diarias recomendadas de diversas vitaminas y hierro. Sí, sería una buena contribución alimentaria a una dieta equilibrada, pero observa que no tiene ninguna proteína importante y contiene poca fibra.

FIGURA 34-10 Las aves muelen la comida con una molleja muscular que contiene pequeñas piedras afiladas que sustituyen a los dientes.

FIGURA 34-11 Como las poblaciones de microorganismos viven en la primera cámara del aparato digestivo de los rumiantes, muchos pasan a otras cámaras, donde se digieren y se convierten en fuente adicional de nutrimentos, sobre todo de los nutrimentos orgánicos que los microorganismos sintetizan pero que la vaca no puede elaborar u obtener de lo que come.

FIGURA 34-16 Tal vez hubiera habido otra forma de adaptación para alcanzar la superficie de absorción necesaria, quizá con un intestino mucho más grande y una cavidad correspondientemente mayor para albergarlo. Es cuestión de especular sobre otras características que permitieran hacer lugar a un intestino más grande (como elementos esqueléticos y musculares para sostenerlo).

Llena los espacios

1. energía, materias primas; vitaminas; minerales; esenciales
2. intracelular; una cavidad gastrovascular; tubular; celulosa
3. amilasa, almidón; proteína; pepsinógeno, pepsina; el intestino delgado
4. ingestión, digestión mecánica, digestión química, absorción, eliminación
5. faringe, digestivo, respiratorio; epiglotis, tragar; peristaltismo; músculos del esfínter
6. el duodeno; bicarbonato de sodio, quimo, carbohidratos, lípidos/grasas/aceites, proteínas
7. bilis/sales biliares, el hígado, la vesícula biliar; epiteliales; vaso quilífero; linfático

Capítulo 35

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 35-7 Si tomaras demasiada agua, habría un goteo en la osmolaridad de la sangre que sería detectado por los receptores del hipotálamo. La activación de esos receptores haría que se liberara menos hormona antidiurética de la hipófisis posterior. En los riñones, menos hormona antidiurética daría por resultado menos acuaporinas en la membrana de los túbulos distales y los conductos colectores, lo que los haría casi impermeables al agua. Esto conllevaría la producción de grandes cantidades de orina diluida hasta que se restituyera la osmolaridad normal.

Llena los espacios

1. nefridio; túbulos de Malpighi; protonefridio; el nefridio
2. corteza renal, médula renal, pelvis renal; uréteres, vejiga, uretra
3. glomérulo, cápsula de Bowman, túbulo proximal, asa de Henle, tubo distal
4. túbulo proximal; conducto colector; asa de Henle; médula
5. urea; H^+ (iones hidrógeno); NaCl (sal); agua
6. homeostasis; renina, angiotensina; eritropoyetina, glóbulos rojos
7. el hipotálamo, hipófisis posterior, antidiurética; del túbulo distal, del conducto colector, acuaporinas, concentrada

Capítulo 36

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 36-4 En casi todos los capilares hay pequeñas brechas entre las células que componen sus paredes (*véase* el capítulo 32). La respuesta inflamatoria agranda estas brechas, de modo que los leucocitos se mueven más fácilmente entre las células de las paredes capilares.

FIGURA 36-6 La combinación de componentes constantes y variables permite a un anticuerpo cumplir no sólo funciones únicas de una molécula de anticuerpo (es decir, reconocer y unirse a un antígeno específico), sino también funciones que son comunes a todos los anticuerpos de su clase (es decir, suscitar la respuesta adecuada para neutralizar al invasor, como al reforzar la fagocitosis). Las regiones variables proporcionan las propiedades únicas; las regiones constantes aportan las propiedades universales.

FIGURA 36-12 Las células citotóxicas se activan por antígenos en la superficie de la célula blanco. Las membranas plasmáticas de las células cancerosas llevan moléculas anormales distintivas que el sistema inmunitario no reconoce como "propias"; así, actúan como antígenos que estimulan la respuesta inmunitaria adquirida para suprimir dichas células cancerosas.

Llena los espacios

1. piel, digestivo, respiratorio, urogenital (no importa el orden)
2. fagocitos; células asesinas naturales; respuesta inflamatoria; fiebre
3. antígenos; anticuerpos, linfocitos T receptores (no importa el orden)
4. ligeras, pesadas (no importa el orden); variable, constante (no importa el orden); variables
5. humoral, células plasmáticas; mediada por células; citotóxicos; auxiliares; de memoria
6. vacuna
7. alergia; deficiencia inmune; enfermedad autoinmune

Capítulo 37

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 37-7 El enanismo se puede tratar mediante la administración de la hormona del crecimiento a los individuos afectados. En cambio, es mucho más difícil detener la producción de exceso de hormona (especialmente de una hormona de la hipófisis como la hormona del crecimiento). Es probable que la alteración de la hipófisis trastorne la liberación de muchas otras hormonas (algunos casos de gigantismo se deben a tumores de la hipófisis, los cuales se pueden tratar con cirugía).

FIGURA 37-11 Hay varias hipótesis posibles: (1) un tumor de la hipófisis causó la la división y aumento de las células que secretan la TSH, (2) un tumor en el hipotálamo causó la división y aumento de las células que secretan la TSH y (3) una dieta con insuficiencia de yodo hizo que la tiroides produjera muy poca tiroxina, de manera que se apagó el sistema de retroalimentación negativa que regula la liberación de la TSH.

FIGURA 37-12 Si los receptores no pueden unirse al glucagón, las células blanco, como las del hígado, no pueden responder al glucagón. Cuando las concentraciones de glucosa en la sangre son demasiado bajas, las células del hígado, así como otras células, no pueden convertir el glucagón en glucosa, de manera que las concentraciones de glucosa en sangre se mantienen bajas.

Llena los espacios

1. del sistema endocrino; células blanco, receptores
2. peptídicas, derivadas de aminoácidos, esteroides (no importa el orden); peptídicas, las derivadas de aminoácidos (no importa el orden); mensajeros secundarios; esteroides; cambios en la transcripción de los genes/síntesis del ARN mensajero
3. hipotálamo; células neurosecretoras, oxitocina, antidiurética (no importa el orden de las hormonas)
4. hormona adrenocorticotrópica, hormona folículo estimulante, hormona luteinizante, hormona del crecimiento, prolactina, hormona estimulante de la tiroides
5. insulina; diabetes mellitus; glucagón, glucógeno
6. testículos, testosterona; ovarios, estrógeno, progesterona
7. glucocorticoides, mineralocorticoides, testosterona (no importa el orden de las hormonas); norepinefrina, epinefrina (no importa el orden de las hormonas)

Capítulo 38

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 38-4 Con base en las evidencias, la toxina debe actuar en la parte postsináptica de la sinapsis mediante el bloqueo de los receptores de los neurotransmisores. Si la toxina actuó de tal forma que bloqueó la liberación de neurotransmisores de la neurona presináptica, entonces agregar neurotransmisores a la sinapsis generaría un potencial de acción postsináptico. Si la toxina actuó de tal manera que evitó la apertura de los canales de sodio, no habría sido posible estimular un potencial de acción en la neurona presináptica.

FIGURA 38-5 Las zonas sensibles tienen una mayor densidad de neuronas sensibles al tacto. Esto permitiría dos tipos de aumento de la sensibilidad: (1) la mayor densidad de los receptores significaría que tocar cualquier lugar de la zona sensible de la piel tendría más probabilidades de estimular por lo menos un receptor táctil y (2) una mayor densidad de receptores también significaría que un toque de cierta fuerza estimularía más neuronas. Así, el toque generaría más potenciales de acción en la zona sensible y se percibiría como un estímulo más fuerte.

FIGURA 38-10 Una médula espinal seccionada o dañada impide que la sensación del dolor se retransmita al cerebro, pero no interrumpe el circuito reflejo, que sólo requiere la transmisión en una parte pequeña de la médula.

Llena los espacios

1. neurona; dendrita; El cuerpo celular; axón; a la terminal sináptica
2. negativo; umbral; positiva
3. neurotransmisor; receptora; potencial excitatorio postsináptico; potencial inhibitorio postsináptico
4. El sistema nervioso somático; el sistema nervioso autónomo, simpática, parasimpática
5. cerebelo, puente de Varolio, médula (no importa el orden); el cerebelo
6. frontal, parietal, temporal, occipital (no importa el orden); occipital; frontal

Capítulo 39

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 39-10 En el caso de la miopía, la córnea está aplanada (menos convexa), lo que hace que los rayos luminosos converjan menos antes de llegar al cristalino. La hipermetropía, por su parte, se caracteriza por una reducción de los bordes de la córnea, por lo que la córnea tiene una forma más redonda y convexa que hace que los rayos converjan más antes de llegar al cristalino

FIGURA 39-11 No se percibe un hoyo en la visión porque (1) el punto ciego de ambos ojos no ve el mismo lugar del campo visual, así que uno de los ojos siempre alcanza a ver lo que para el otro ojo representa un "hoyo" en el campo visual, y (2) los ojos no dejan de moverse, así que ninguna parte del campo visual está en el punto ciego de ningún ojo mucho tiempo. El cerebro "rellena" la información visual faltante con lo que el ojo vio una fracción de segundo antes.

FIGURA 39-12 La percepción de la distancia es útil para muchas conductas, no sólo para la depredación. Los murciélagos frugívoros vuelan de día y la visión binocular es útil para evitar obstáculos como ramas. Los monos saltan entre las ramas y necesitan saber a qué distancia está la siguiente.

Llena los espacios

1. potencial del receptor; frecuencia
2. mecanorreceptores, fotorreceptores, quimiorreceptores
3. pabellón de la oreja, tímpano; martillo, yunque, estribo (no importa el orden); ventana oval; células pilosas
4. la córnea, el humor acuoso, iris; cristalino, humor vítreo; córnea, cristalino (no importa el orden)
5. bastones, conos (no importa el orden); bastones; conos, fóvea
6. dulce, salado, agrio, amargo, umami (no importa el orden); olfato/olfacción

Capítulo 40

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 40-2 El agua ayuda a sostener parte del peso del exoesqueleto. En el caso de los artrópodos terrestres, el peso de un exoesqueleto grueso requeriría un gasto mucho mayor de energía tan sólo para sostenerse, ya no se diga para moverse.

FIGURA 40-6 Un músculo muy estirado jala tanto los filamentos gruesos y delgados que no todas las cabezas de la miosina se sobreponen en un filamento delgado y, por tanto, no pueden unirse a la actina cuando comienza la contracción. Pocas cabezas de miosina para jalar los filamentos delgados generan menos fuerza de contracción que si todas las cabezas jalan sobre los filamentos delgados.

FIGURA 40-10 Dos razones: (1) el hueso compacto es mucho más pesado que el esponjoso, así que se requeriría mucha más energía para que un animal se sostuviera y se moviera, y (2) el hueso compacto, por ser prácticamente sólido, no dejaría espacio para la médula ósea, que es donde se producen las células de la sangre.

Llena los espacios

1. esqueleto hidrostático, endoesqueleto, exoesqueleto (no importa el orden), antagonistas
2. esquelético, cardiaco (no importa el orden); cardiaco, liso (no importa el orden); cardiaco, liso (no importa el orden)
3. fibra muscular; miofibrilos, sarcómeros, líneas Z
4. actina, miosina; ATP
5. uniones neuromusculares; túbulos T, del retículo sarcoplasmático
6. cartílago, hueso, ligamentos (no importa el orden); colágeno
7. bisagra, multiaxial; flexor, extensor

Capítulo 41

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 41-1 División mitótica.

FIGURA 41-3 La reproducción asexual produce descendientes que son genéticamente idénticos a la madre, con todos los genes de ella. Esto es una manera eficiente de que la madre maximice su número de genes en la población, pero no da oportunidades de que las células hijas tengan nuevos genotipos que favorezcan la supervivencia o la reproducción. Como en primavera y verano el tiempo es favorable y hay mucha comida, la selección natural no es muy fuerte, así que no existen grandes dificultades. Cuando llega el otoño, el tiempo y la comida se vuelven más problemáticos. La reproducción sexual produce una descendencia genéticamente variable, parte de la cual se adaptará mejor a las condiciones y será favorecida por la selección natural.

FIGURA 41-6 Los ritos de cortejo ayudan a asegurar que los animales se apareen con otros individuos de su propia especie. Estos ritos son mecanismos de aislamiento reproductivo que sirven para evitar un apareamiento híbrido potencialmente desventajoso. En algunas especies, las actividades del cortejo estimulan la ovulación.

FIGURA 41-13 La testosterona inhibe la liberación de GnRH y FSH. Sin FSH adecuada las células de Sertoli no son estimuladas y la espermatogénesis disminuye su velocidad o se detiene.

FIGURA 41-17 El estrógeno y la progesterona inhiben la producción de la hormona liberadora de gonadotrofina, la hormona folículo estimulante y la hormona luteinizante. Sin suficiente hormona folículo estimulante no se desarrollan los folículos. Aun si se desarrollara un folículo sin la hormona, éste no maduraría, no se completaría la meiosis I y no habría ovulación. Sin un ovocito secundario ovulado, no se produciría la fecundación ni el embarazo.

Llena los espacios

1. asexual; brote; la fisión
2. testículo, testosterona (también se acepta andrógeno); conductos seminíferos
3. núcleo, el acrosoma; mitocondrias
4. el epidídimo, el vaso deferente, vesículas seminales, próstata, glándula bulbouretral (no importa el orden de las glándulas), la uretra.
5. ovario; estrógeno, progesterona (el orden no es importante); ovocito secundario; el cuerpo polar; al oviducto/conducto uterino/trompa de Falopio; útero
6. el cuerpo lúteo, la gonadotropina coriónica

Capítulo 42

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 42-4 Probablemente nunca habría gemelos, porque aun la primera división celular durante la segmentación produciría células hijas con diferente destino en el desarrollo y el resultado de que cada célula hija sería capaz de dar lugar a algunas de las estructuras del adulto humano, pero no todas.

FIGURA 42-5 *Costillas:* los genes de la caja homeótica son activos en la secuencia cefalocaudal, de modo que el gen A podría estar activo en la región de la cabeza, el gen B en el torso, el gen C en la región pélvica, etc. Si, por ejemplo, el gen B origina la producción de costillas, entonces tal vez en las serpientes el gen B está activo desde el extremo del cuello (muy corto) hasta los segmentos de la cola.

Falta de piernas: un gen específico de la caja homeótica sería normalmente responsable de activar la producción de la extremidad completa (o por lo menos de su mayor parte). Una mutación grave (por ejemplo, un codón de termino prematuro) en este gen particular de la caja homeótica impediría la formación de la pierna.

FIGURA 42-8 El óvulo está rodeado por la zona pelúcida y la corona radiada (a través de la cual el espermatozoide debe penetrar para fecundar el óvulo). Sin embargo, es la capa externa del blastocito la que se une y se implanta en el útero. Por tanto, el blastocito debe salir de la zona pelúcida y la corona radiada en algún momento antes de la implantación.

FIGURA 42-13 Los monotremas, como los ornitorrincos, ponen huevos; los embriones no se nutren dentro de la madre. En los marsupiales, como los canguros, el embrión está alojado dentro de una placenta que lo separa de la sangre de la madre (y, por tanto, del ataque del sistema inmunitario de la madre), pero los nutrimentos no pueden atravesar el amnios. Sin embargo, los marsupiales producen solamente una estructura placentaria primitiva, una especie de saco vitelino grande, en vez de una verdadera placenta que permita el intercambio eficiente de nutrimentos, desechos y gases entre el embrión y la madre. Por tanto, la descendencia de los marsupiales nace con una gestación breve y en un estado mucho menos desarrollado que los hijos de mamíferos con placenta. El desarrollo continúa fuera del útero (dentro de una bolsa externa).

Llena los espacios

1. segmentación, la mórula; blástula; ectodermo, mesodermo, endodermo (no importa el orden)
2. el amnios, el corion; del cordón umbilical, el saco vitelino
3. células madre; masa celular interna
4. genes de la caja homeótica; factores de transcripción
5. prolactina; la oxitocina

Capítulo 43

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 43-7 La cebolla acumula nutrimentos que utilizará el tallo producido en el segundo año, después de lo cual la planta muere. Al final del segundo año, un bulbo de cebolla prácticamente no existiría.

FIGURA 43-9 No. En un clima uniformemente tibio y húmedo todo el día, el cámbium vascular se dividiría con el mismo ritmo todo el año y las células hijas del xilema secundario crecerían de la misma manera todo el año. Todas las células del xilema secundario tendrían el mismo tamaño y grosor de pared celular, y, por consiguiente, serían del mismo color.

FIGURA 43-19 El hongo adquiere carbohidratos de las raíces de la planta. Las células de la corteza reciben monosacáridos y los guardan (quizá los convierten en almidón). Por tanto, el hongo se beneficiaría más de una asociación estrecha con las células de la corteza. Estas células también pueden asimilar minerales, así que todos los minerales puestos a disposición por el hongo los tomaría la corteza.

FIGURA 43-23 Se requiere CO_2 para la fotosíntesis. Cuando se cierran los estomas, la fotosíntesis de la hoja se lentifica y eventualmente se detiene porque los estomas cerrados evitan que el CO_2 del aire entre en la hoja y llegue a las células del mesófilo, donde ocurre la fotosíntesis. Los estomas cerrados también reducen en gran medida la transpiración de la hoja. Como la transpiración da el impulso para el ascenso del agua por el xilema, lo que a su vez da la fuerza para que el agua entre por las raíces, cerrar los estomas disminuye la entrada de agua por las raíces.

Llena los espacios

1. meristemáticas; meristemo apical; meristemo lateral; meristemo apical; meristemo lateral
2. dérmico, fundamental, vascular (no importa el orden); el dérmico, el vascular; el fundamental
3. xilema, traqueidas, vasos (no importa el orden de las últimas dos respuestas); enlaces de hidrógeno; transpiración; los estomas
4. el floema; el elemento del conducto criboso, células acompañantes
5. cofia; vellos radicales, transporte activo, micorrizas

Capítulo 44

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 44-3 Tiempos de florecimiento diferentes reducen las oportunidades de autopolinización y, por consiguiente, la autofecundación, lo que daría lugar a una endocruza. Las plantas que no se endocruzan en muchos casos tienen descendientes más exitosos. Los individuos endocriados tienen más probabilidades de tener alelos homocigotos recesivos que perjudiquen el crecimiento y la reproducción de la planta.

FIGURA 44-6 Los pétalos de colores y los perfumes suaves se desarrollaron porque atraen a los polinizadores; de manera que no serían útiles para una planta polinizada por el viento, que no tiene necesidad de atraer polinizadores animales. Además, para producir pétalos, perfumes y néctar se necesita energía, así que no se esperaría que los tuvieran las plantas polinizadas por el viento.

FIGURA 44-15 Cuando el néctar está en la base de una flor tubular larga, es accesible para los colibríes (que tienen pico y lengua largos), pero no para los insectos y otros animales pequeños que podrían tomarlo. Una flor cuyo néctar es inaccesible para los insectos es más probable que tenga néctar disponible para un colibrí que la visite; así, es más probable que los colibríes aprendan a repetir la visita a esta especie de flor, de modo que se polinice y se reproduzca.

FIGURA 44-18 *Pista:* ¿cómo vuelan las frutas del maple? ¿Vuelan más con o sin alas? ¿El viento las hace volar más lejos? En tal caso, ¿qué efecto tienen las alas en la distancia de vuelo en un día ventoso?

FIGURA 44-19 El agua fluye siguiendo la gravedad. Por tanto, las frutas flotantes se mueven corriente abajo. Una especie que aproveche el agua como medio de diseminación se moverá en ese sentido generación tras generación, hasta que el hábitat más común sea la costa. Desde luego, ahí es donde se encuentran los cocos.

Llena los espacios

1. alternancia de generaciones; esporofito; división meiótica; gametofito
2. el polen, las anteras; el estigma, del estilo; el integumento
3. el cigoto; endospermo; cotiledones
4. ovario; óvulo; integumento
5. germinación; la raíz; coleóptilo; torcimiento/gancho

Capítulo 45

Preguntas de las leyendas de figura

FIGURA 45-7 La auxina agregada reemplazará la auxina producida normalmente por el meristema apical de la punta intacta del brote, así que persistiría el dominio apical. Se inhibiría que los brotes laterales dieran ramas.

FIGURA 45-10 Los jitomates maduros se dañan en el embarque. Bloquear la producción de etileno evitaría que maduraran. Se puede provocar la maduración de los jitomates ya que llegan al mercado mediante la exposición de éstos a etileno.

Llena los espacios

1. inhibe; dominio apical; estimula; el fototropismo positivo
2. giberelina; la división, el alargamiento
3. etileno; la capa de abscisión; la maduración, (mencionar dos; cualesquiera de las siguientes son correctas, pero esta lista tomada del texto no es exhaustiva) plátanos, manzanas, peras, tomates o aguacates
4. el meristemo apical de la raíz; inhibe, estimula, ramas/brotes
5. ácido abscícico; dominio

Créditos fotográficos

Fotografías de contenido detallado: p. v: Tischenko Irina/ Shutterstock; p. vi: Victoria Alexandrova/Shutterstock; p. vii: Dr. Jeremy Burgess/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; p. viii: Imagen cortesía de Indigo® Instruments: http://www.indigo.com; p. ix: Photos. com; p. x: Photos.com; p. xi: Allen Blake Sheldon/Allen Blake Sheldon Nature Photography; p. xii: Roland Birke/Peter Arnold, Inc.; p. xiii: Meppu/ iStockphoto.com; p. xiv: David Fleetham/Alamy Images; p. xv: Andy Sands/Nature Picture Library; p. xvi: Jan Martin Will/Shutterstock; p. xvii: Dr. David M. Phillips/Visuals Unlimited/Getty Images; p. xviii: Michael Durham/Minden Pictures; p. xix: James Cavallini/Photo Researchers, Inc.; p. xx: Dennis Kunkel/Phototake NYC; p. xxi: H. Stanley Johnson/Purestock/ SuperStock p. xxii: John Cancalosi/Photolibrary.com

Inicio de unidad: Unidad 1: Dr. Dennis Kunkel/Visuals Unlimited/ Corbis; Unidad 2: Glowimages; Unidad 3: Glowimages; Unidad 4: Glowimages; Unidad 5: Glowimages; Unidad 6: Purestock/Getty Images

Capítulo 1 inicial: WHO/Christopher Black; detalle: Frederick A. Murphy/ Centers for Disease Control; 1-2: Dr. Martha Powell/Visuals Unlimited/ Corbis; 1-3: Hunter Cole; 1-5: Dr. Jack Bostrack/Visuals Unlimited/Corbis; 1-6: Frank Cucinotta/NASA; 1-7: Eva Kröcher/Wikimedia Commons; 1-8: Glowimages; 1-9: Glowimages; E1-3: Frans Lanting/Corbis; E1-3 detalle: Unclesam/Fotolia; E1-4: Frank Vassen/Wikimedia Commons

Capítulo 2 inicial: Underwood & Underwood/Corbis; 2-4: Ester Inbar/ Wikimedia Commons; 2-5c: Piotr Sosnowski/Wikimedia Commons; 2-8a: Joe McDonald/Corbis; 2-8b: Teresa y Gerald Audesirk; 2-10: Mallory Morrison/Corbis; 2-13a: Comstock Images/Jupiter Unlimited; 2-13b: Glowimages; E2-1c: Warren Grant/National Institute of Health; E2-2: Nationaal Archief/Wikimedia Commons; E2-3: Don Mason/Brand X Pictures/Jupiter Images – PictureArts Corporation/Brand X Pictures Royalty Free; E2-3 detalle: iStockphoto.com

Capítulo 3 inicial: gordondix/iStockphoto.com; 3-8a: Dennis Kunkel Microscopy, Inc./Visuals Unlimited/Corbis; 3-9a: Mike Norton/Shutterstock; 3-9b: Wikimedia Commons; 3-9c: Rapper Ouriço/Wikimedia Commons; 3-10: Mark Jones/Latinstock/Minden Pictures/Minden Pictures; 3-11a: Sylvie Bouchard/Fotolia; 3-11b: Tischenko Irina/Shutterstock; 3-16a: Wikimedia Commons; 3-16b: Gabriela Schaufelberger/iStockphoto.com; 3-16c: Xiaodong Ye/iStockphoto.com; E3-1: M. Carmen Gutiérrez H. y José Huerta C., Pearson México; E3-2: Zephyr/Science Photo Library; E3-3: Coka/Fotolia

Capítulo 4 inicial: © 2006 Advanced Tissue Sciences, a Division of Advanced BioHealing (Ciencia de tejidos avanzados, una división de Biocuración avanzada); detalle: © 2006 Advanced Tissue Sciences, a Division of Advanced BioHealing (Ciencia de tejidos avanzados, una división de Biocuración avanzada); 4-5b: Molecular Probes, Inc.; 4-6: Louisa Howard, Michael Binder/Wikimedia Commons; 4-7a: NIBSC/Science Photo Library; 4-7b: Dennis Kunkel Microscopy, Inc./Visuals Unlimited/Corbis; 4-8b: Dr. Elena Kiseleva/SPL/Photo Researchers, Inc.; 4-9: Lester V. Bergman/Corbis; 4-10: Oscar L. Miller, Jr., University of Virginia; 4-11b: Dr. Gopal Murti/ Visuals Unlimited/Corbis; 4-12: Louisa Howard/Wikimedia Commons; 4-16: The Keith R. Porter Endowment for Cell Biology (Fundación para la Biología Celular Keith R. Porter); 4-17: Eye of Science/Science Photo Library; 4-18: Dr. Jeremy Burgess/Science Photo Library; 4-19b: CDC/ Rob Weyant/ Wikimedia Commons; 4-19c: Dennis Kunkel Microscopy, Inc./Visuals Unlimited/Corbis; 4-19d: Latinstock/Photoresearchers/Photoresearchers; 4-19e: "MET mostrando las membranas de los tilacoides de la cepa CCMEE 5410". No se observaron ficobilisomas (Bar, 100nm). Tomado del PNAS 01/18/05; Vol 102 (3) p. 852, figura 2A por Scott R. Miller, et al. Copyright © 2005 National Academy of Sciences, U.S.A. (Academia Nacional de Ciencias de Estados Unidos); 4-20: Sam Ogden/Science Photo Library; E4-1aT: Plate XI, Micrografía por Robert Hooke 1665 Proyecto Gütemberg; E4-1aB: Wikimedia Commons; E4-1bT: Jeroen Rouwkema/Wikimedia Commons; E4-1bB: Wikimedia Commons; E4-1c: Cortesía de DOE's Pacific Northwest National L/Pacific Northwest National Laboratory; E4-2a: Wikimedia Commons; E4-2b: Steve Gschmeissner/ Science Photo Library; E4-2c: Latinstock/Photoresearchers; E4-2d: National Library of Medicine (Biblioteca Nacional de Medicina de Estados Unidos)

Capítulo 5 inicial: Leonard Gertz/Corbis; detalle: Wikimedia Commons; 5-9a: Joseph Kurantsin-Mills, The George Washington University Medical Center; 5-9b: Joseph Kurantsin-Mills, The George Washington University Medical Center; 5-9c: Joseph Kurantsin-Mills, The George Washington University Medical Center; 5-10a:Glowimages; 5-10b: Glowimages; 5-12b: BCC Microimaging, Corp. Reproducida con permiso.; 5-13b1: M.M. Perry and A.B. Gilbert, Journal of Cell Science, 39:257-272 (1979). © 1979 The Company of Biologists Limited.; 5-13b2: M.M. Perry and A.B. Gilbert, Journal of Cell Science, 39:257-272 (1979). © 1979 The Company of Biologists Limited.; 5-13b3: M.M. Perry and A.B. Gilbert, Journal of Cell Science, 39:257-272 (1979). © 1979 The Company of Biologists Limited.; 5-13b4: M.M. Perry and A.B. Gilbert, Journal of Cell Science, 39:257-272 (1979). © 1979 The Company of Biologists Limited.; 5-14b: Visuals Unlimited/Corbis; 5-14c: Dennis Kunkel Microscopy, Inc./Visuals Unlimited/Corbis; 5-15: L. A. Hufnagel, "Ultrastructural Aspects of Chemoreception in Ciliated Protists (Ciliophora)" ["Aspectos ultraestructurales de quimiorrecepción en protistas ciliados (Ciliophora)"], Journal of Electron Microscopy Technique, 1991. Micrografía realizada por Jurgen Bohmer y Linda Hufnagel, University of Rhode Island.; 5-19a: American College of Physicians; 5-19b: Cortesía de Justin Schwarts, www.rattlesnakebite.org; E5-1: Victoria Alexandrova/Shutterstock; E5-2: Stephen J. Boitano/Getty Images; E5-3a: Reproducido con permiso de: Water permeability of aquaporin-I (AQPI) expressed in Xenous oocytes ["Permeabilidad en agua de la acuoforina-I (AQPI) encontrada en Xenous oocytes"]. Figura 3, parte D, de Trends in Biochemical Science, 1994, Oct; 19(10):421-5 by Chrispeels MJ y Agre P. Copyright © 1994 by Elsevier Science Ltd. Cortesía de G.M. Preston

Capítulo 6 inicial: Wikimedia Commons; 6-1: Angell Williams/Wikimedia Commons; E6-1: Glowimages; UN6-1: Nevit Dilmen/Wikimedia Commons

Capítulo 7 inicial: Jim Zuckerman/Corbis; 7-1a: Nikolay Okhitin/ Shutterstock; 7-1c: Kristian Peters/Wikimedia Commons; 7-2a: Dr. Jeremy Burgess/Science Photo Library; 7-2b: Dr. Jeremy Burgess/ Science Photo Library; 7-5: Teresa y Gerald Audesirk; 7-9: Getty Images Latin America/ Photo Researchers; E7-1: Marcelo R. Zak/Wikimedia Commons

Capítulo 8 inicial: Tim de Waele/Corbis; 8-10: Julian Rovagnati/ Shutterstock; E8-3: Glowimages; E8-4: Gordon Swanson/Shutterstock

Capítulo 9 inicial: Seoul National University/Getty Images; 9-2a: David Scharf/Science Photo Library; 9-2b: Latinstock/Photo Researchers, Inc.; 9-2c: Wikimedia Commons; 9-2d: Teresa y Gerald Audesirk; 9-4: Science Photo Library; 9-6: CNRI/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; 9-8a: Roy van Heesbeen/ Wikimedia Commons; 9-8b: Roy van Heesbeen/ Wikimedia Commons; 9-8c: Wikimedia Commons; 9-8d: Roy van Heesbeen/Wikimedia Commons; 9-8e: Roy van Heesbeen/ Wikimedia Commons; 9-8f: Roy van Heesbeen/Wikimedia Commons; 9-8g: Lothar Schermelleh/Wikimedia Commons; 9-8h: Dr. Torsten Wittmann/Science Photo Library; E9-1: Fotografía cortesía de The Roslin Institute.

Capítulo 10 inicial: Ronald C. Modra/Sports Illustrated/Getty Images; 10-2: William Bateson/ Wikimedia Commons; 10-15: Biophoto Associate/ Science Photo Library; 10-19b: Getty Images Latin America /National Geographic RM; 10-20: Wikimedia Commons; 10-22a: Wikimedia Commons; 10-22b: Jeremy Voisey/ iStockphoto.com; 10-23a: Power and syred/ Science Photo Library; 10-23b: Jackie Lewin, Royal Free Hospital/ Science Photo Library; 10-24: Bettmann/Corbis; 10-26a: CNRI/Science Photo Library; 10-26b: Philidor/Fotolia E10-1: Wikimedia Commons; E10-2a: Dr. Gladden Willis/Visuals Unlimited/Corbis; E10-2b: Biophoto Associate/Science Photo Library

Capítulo 11 inicial: Wikimedia Commons; 11-4a: Science Photo Library; 11-4b: Wikimedia Commons; 11-4c: Jenifer Glynn/National Library of Medicine; 11-5c: Visuals Unlimited/Corbis; 11-9: Stuart Isett/Polaris Images; E11-3: National Cancer Institute (Instituto Nacional del Cáncer, Estados Unidos); E11-7: Dr. Gopal Murti/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

Capítulo 12 inicial: Tony Barson/Wireimages/Getty Images; 12-4: Oscar L. Miller, Jr., University of Virginia; 12-5b: de Hamkalo y Miller, Microscopía electrónica del material genético, figura 6a, p. 379. Reproducida con permiso de la Annual Review of Biochemistry, Volumen 42, © 1973 por Annual Reviews, Inc.; 12-11: de la figura 3A (superior): Nature Genetics, Vol. 30, páginas 167-174 de los autores: Xist RNA, Anton Wutz, Theodore P. Rasmussen y Rudolf Jaenisch, figura 3. "Analysis of expression and localization of mutated Xist RNAs" ("Análisis de la expresión y localización

de ARNs Xist mutados").; 12-12: Photos.com; 12-13: Bongarts/Getty Images; E12-2: Richard Jorgensen; E12-3: Howard W. Jones, Jr., M.D., Eastern Virginia Medical School; E12-4a: Cortesía de International Registry of Werner Syndrome (Registro Internacional de Síndrome de Werner), http://www.wernersyndrome.org; E12-4b: Cortesía de International Registry of Werner Syndrome (Registro Internacional de Síndrome de Werner), http://www.wernersyndrome.org

Capítulo 13 inicial: J. Vespa/WireImage; 13-1a: Dr. Gopal Murti/Science Photo Library; 13-7: Dr. Margaret Kline, National Institute of Standards and Technology (Instituto Nacional de Estándares y Tecnología); 13-8: Monsanto Company ; 13-13: Cortesía de Promega Corporation; 13-15: Uli Holz/The Innocence Project (Proyecto Inocencia) www.innocenceproject.org; E13-1: Janet Chapple, autora de "Yellowstone Treasures: The Traveler's Companion to the National Park" ("Tesoros de Yellowstone: Compañero del Viajero del Parque Nacional"); E13-2: Photos.com; E13-3: Cortesía de Syngenta; E13-4: Latinstock/Photoresearchers/Photoresearchers.

Capítulo 14 inicial: Wikimedia Commons; 14-4a: Scott Orr/iStockphoto.com; 14-4b: Wikimedia Commons. Colección de la Universiteit Utrecht; 14-4c: Wikimedia Commons. Museo de Canterbury en Christchurch, New Zealand; 14-6: Wikimedia Commons. Colección del Museo della Specola; 14-10a: Michael Apel/Wikimedia Commons; 14-10b: Glowimages; 14-11a: Clouds Hill Imaging Ltd./Corbis; 14-11b: Education Images/UIG; 14-11c: Ed Uthman, MD/ Wikimedia Commons; 14-13a: JohnPitcher/ iStockphoto.com; 14-13b: Cortesía de Timothy O'Keefe; 14-14: Cortesía de Sean Earnshaw y Anne Magurran/University of St. Andrews, Escocia; 14-15: Jacob Robertson/Wikimedia Commons; 14-16: Wikimedia Commons; E14-1: Richard Leakey, Roger Lewin/ ArtMechanic/ Wikimedia Commons; E14-2: Anthony Bannister/Gallo Images/Corbis; E14-3: Gilles Gonthier/Wikimedia Commons

Capítulo 15 inicial: Janice Haney Carr/Wikimedia Commons. Centers for Disease Control and Prevention's Public Health Image Library (Biblioteca Pública de Imágenes de la Salud de los Centros para el Control y la Prevención de las Enfermedades); 15-4: Beatriz Moisset/Wikimedia Commons; 15-7b: PureStockX; 15-8a: G. Baujat, M. Le Merrer. Síndrome de Ellis-Van Creveld. Orphanet Journal of Rare Diseases/Wikimedia Commons; 15-8b: G. Baujat, M. Le Merrer. Síndrome Ellis-Van Creveld. Orphanet Journal of Rare Diseases/Wikimedia Commons; 15-9: D. Gordon, E. Robertson/Wikimedia Commons; 15-10a: Brocken Inaglory/Wikimedia Commons; 15-10b: Gunnari/Fotolia; 15-11: Latinstock/Minden Pictures; 15-12: Sophie-Laure Raphael/Fotolia; 15-14: Dr. Thomas B. Smith/ Center for Tropical Research (Centro de Investigaciones Tropicales)/UCLA Institute of the Environment (Instituto del Medio Ambiente); E15-1: Wikimedia Commons

Capítulo 16 inicial: Claro Cortes IV/Reuters Limited; 16-1a: Jerry Friedman/ Wikimedia Commons; 16-1b: Wikimedia Commons; 16-2a: Wikimedia Commons; 16-2b: Wikimedia Commons; 16-3a: Allyson Mathis/Wikimedia Commons; 16-3b: Sally King/Wikimedia Commons; 16-4: Michael y Patricia Fogden/Corbis; 16-5a: Andrew Curtis/Wikimedia Commons; 16-5b: Hey Paul/Wikimedia Commons; 16-6: Andrea Lawardi/Wikimedia Commons; 16-7a: de la revista: Nature 2003, 425:679, figura 1a, "Single-gene speciation by left-right reversal" ("Especiación de un solo gen mediante la inversión izquierda-derecha"). Autores: Rei Ueshima y Takahiro Asami; 16-7b: de la revista: Nature 2003, 425:679, figuras 1b y c, "Single-gene speciation by left-right reversal" ("Especiación de un solo gen mediante la inversión izquierda-derecha"). Autores: Rei Ueshima y Takahiro Asami."Mirror-image species and copulation in snails" ("Imagen en espejo de las especies y la cópula en los caracoles"); 16-7c: de la revista: Nature 2003, 425:679, figuras 1b y c, "Single-gene speciation by left-right reversal" ("Especiación de un solo gen mediante la inversión izquierda-derecha"). Autores: Rei Ueshima y Takahiro Asami."Mirror-image species and copulation in snails" ("Imagen en espejo de las especies y la cópula en los caracoles"); 16-8: Wikimedia Commons; 16-12a: Lee/Wikimedia Commons; 16-12b: Art Medeiros/Wikimedia Commons; 16-12c: Forest y Kim Starr/Wikimedia Commons; 16-12d: Forest y Kim Starr/Wikimedia Commons; 16-13: Tom McHugh/Getty Images Latin America/Photo Researchers; 16-14: Hollingsworth, J y K/Wikimedia Commons; E16-1: Mileniusz Spanowiez/WCS; E16-2: Martin Harvey/Corbis.

Capítulo 17 inicial: Glowimages y Javier Trueba/MSF/Science Photo Library; 17-4: Christian Jegou Publiphoto Diffusion/Science Photo Library; 17-6: Bob Blaylock/Wikimedia Commons; 17-7a: Natural History Museum, London (Museo de Historia Natural, Londres)/ Science Photo Library; 17-7b: Peter Halasz/Wikimedia Commons; 17-7c: Yves Grau/iStockphoto.com; 17-7d: Wikimedia Commons; 17-8: Latinstock/Akg-Images; 17-9: Wikimedia Commons; 17-10: Chris Butler/Science Photo Library; 17-13a: Wikimedia Commons; 17-13b: Olivier Lejade/Wikimedia Commons; 17-13c: Wikimedia Commons; 17-14: Michel Brunet/M.P.F.T.; 17-15: Michel Brunet/M.P.F.T.; 17-17: David Frayer, Dept of Anthropology, University of Kansas (Departamento de Antropología de la Universidad de Kansas); 17-18: The Gallery Collection/Corbis

Capítulo 18 inicial: Wikimedia Commons; 18-1a: Ken Thomas/Wikimedia Commons; 18-1b: Nancy Nehring/iStockphoto.com; 18-1c: Elaine R. Wilson/Wikimedia Commons; 18-3a: Richard S. Houbrick/Wikimedia Commons; 18-3b: Dr. Greg Rouse, Department of Invertebrate Zoology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (Departamento de Zoología de Invertebrados, Museo Nacional de Historia Natural, Institución Smithsoniana); 18-3c: Dartmouth College/Wikimedia Commons; 18-5a: CNRI/Science Photo Library; 18-5b: Reimpreso con permiso de Springer-Verlag de W.J. Jones, J.A. Leigh, F. Mayer, C.R. Woese, y R.S. Wolfe, Methanococcus jannaschii sp. nov., "An extremely thermophilic methanogen from a submarine hydrothermal vent" ("Un metanógeno muy termofílico de una fuente hidrotermal submarina"). Archives of Microbiology 136:254-261 (1983). © 1983 por Springer-Verlag GmbH y Co KG. Imagen cortesía de W. Jack Jones.; 18-8: Wikimedia Commons

Capítulo 19 inicial: Wikimedia Commons; 19-1a: Dennis Kunkel Microscopy, Inc./Visuals Unlimited/Corbis; 19-1b: Wikimedia Commons; 19-1c: Wikimedia Commons; 19-2a: Karl O. Stetter, University of Regensburg, Alemania; 19-3: Eye of Science/Science Photo Library; 19-4: Visuals Unlimited/Corbis; 19-5: Meppu/iStockphoto.com; 19-6: Wikimedia Commons; 19-7: David Scharf/Peter Arnold, Inc.; 19-8: Dennis Kunkel Microscopy, Inc./Visuals Unlimited/Corbis; 19-9a: Frank Vincentz/Wikimedia Commons; 19-9b: Steve Gschmeissner/Science Photo Library; 19-11a: Eye of Science/Science Photo Library; 19-11b: Dept. of Microbiology, Biozentrum (Departamento de Microbiología, Biocentro)/Science Photo Library; 19-11c: Wikimedia Commons; 19-11d: Cynthia Goldsmith/ Dr. Erskine. L. Palmer, Dr. M. L. Martin/Wikimedia Commons. Centers for Disease Control and Prevention's Public Health Image Library (Biblioteca Pública de Imágenes de la Salud de los Centros para el Control y la Prevención de las Enfermedades); 19-13: Eye of Science/Science Photo Library; 19-14: Em Unit, CVL, Weybridge/Science Photo Library; E19-1: Jack Puccio/iStockphoto.com

Capítulo 20 inicial: Alexis Rosenfeld/Science Photo Library; 20-1: Glowimages; 20-2a: Latinstock/Photoresearchers; 20-2b: Wim van Egmond/Visuals Unlimited/Corbis; 20-3: P. M. Motta y F. M. Magliocca/Science Photo Library; 20-4: Latinstock/Photoresearchers/Photoresearchers; 20-6: Dr. Myron G. Schultz/ Wikimedia Commons. Centers for Disease Control and Prevention's Public Health Image Library (Biblioteca Pública de Imágenes de la Salud de los Centros para el Control y la Prevención de las Enfermedades); 20-7: William Merrill, Penn State University; 20-8: Prof. Gordon T. Taylor/Wikimedia Commons; 20-9a: Anne Burgess/ Wikimedia Commons; 20-9b: Wikimedia Commons; 20-10: Visuals Unlimited/Corbis; 20-11: Andy Beecroft/Wikimedia Commons; 20-14: Eye of Science/Science Photo Library; 20-15a: Power y Syred/Science Photo Library; 20-15b: Manfred Kage/Science Photo Library; 20-16: Dennis Kunkel Microscopy, Inc./ Visuals Unlimited/Corbis; 20-17a:Glowimages; 20-17b: Wikimedia Commons; 20-18 detalle: Wikimedia Commons; 20-19: Wikimedia Commons; 20-20a: Wikimedia Commons; 20-20b: H. Krisp/Wikimedia Commons

Capítulo 21 inicial: Steve Cornish/Wikimedia Commons; 21-2: Wikimedia Commons; 21-3: Andre Seale/Robert Harding Specialist Stock/Corbis; 21-5a: Wikimedia Commons; 21-5b: Wikimedia Commons; 21-5c: Arnstein Rønning/Wikimedia Commons; 21-5d: Bob Jenkins/Wikimedia Commons; 21-6: Lairich Rig/Wikimedia Commons; 21-7a: Miika Silfverberg/Wikimedia Commons; 21-7b: Cortesía de Milton Rand; 21-7c: Glowimages; 21-7d: Stephen Sommerhalter/Wikimedia Commons; 21-8: Wikimedia Commons; 21-9b: Brian Jackson/iStockphoto.com; 21-9c: Khoroshunova Olga/Shutterstock; 21-10a: Kurt Stüber/Wikimedia Commons; 21-10b: Teresa y Gerald Audesirk; 21-10c: Wikimedia Commons; 21-10d: Glowimages; 21-11T: Wikimedia Commons; 21-11B: Wikimedia Commons; 21-12a: Christian Fischer/Wikimedia Commons; 21-12b: Wikimedia Commons; 21-12b detalle: Tatiana Gerus/Wikimedia Commons; 21-12c: Glowimages; 21-12d: Wikimedia Commons.

Capítulo 22 inicial: Wikimedia Commons; 22-1a: Wikimedia Commons; 22-1b: Wikimedia Commons; 22-2: Carolina Biological/Visuals Unlimited/Corbis; 22-3a: Latinstock/Photoresearchers; 22-3b: Carolina Biological/Visuals Unlimited/Corbis; 22-5: Thomas J. Volk, TomVolkFungi.net; 22-6T: Latinstock/Photoresearchers; 22-6B: Dr. James Richardson/Visuals Unlimited/Corbis; 22-7: Mark Brundrett; 22-8: Power y Syred/Science Photo Library; 22-9a: Wikimedia Commons; 22-9b: Lee Collins/Wikimedia Commons; 22-9c: Arthur Chapman/Wikimedia Commons; 22-10: Darrell Hensley, Ph.D., University of Tennessee, Entomology & Plant Pathology (Entomología y Patología de plantas de la Universidad de Tennessee; 22-11: Power y Syred/Science Photo Library; 22-12a: Roger Griffith/Wikimedia Commons; 22-12b: Wikimedia Commons; 22-14a: Keith Hall/Wikimedia Commons; 22-14b: Richard Bartz/Wikimedia Commons; 22-15: Visuals Unlimited/Corbis; 22-16: Wikimedia Commons; 22-17a:

Stan Campbell/Wikimedia Commons; 22-17b: Hugh Sturrock/University of Edingurgh; 22-18: Wikimedia Commons; 22-19: Teresa y Gerald Audesirk; 22-20: K. Korlevi/Wikimedia Commons; E22-1: Wikimedia Commons.

Capítulo 23 inicial: Getty Images Latin America/National Geographic RM; 23-4a: Matthew Hoelscher; 23-4b: Nick Hobgood/Wikimedia Commons; 23-4c: Nick Hobgood/ Wikimedia Commons; 23-6a: Glowimages; 23-6b: Glowimages; 23-6c: Wikimedia Commons; 23-6d: Wikimedia Commons; 23-8a: Wikimedia Commons; 23-9a: Alan R. Walker/Wikimedia Commons; 23-9b: Eduard Solá/Wikimedia Commons; 23-9c: Dr. Wolfgang Seifarth; 23-10L: Wikimedia Commons; 23-10R: Wikimedia Commons; 23-12a: Wikimedia Commons; 23-12b: Peter Batson/Image Quest Marine; 23-12c: Wikimedia Commons; 23-14a: Wikimedia Commons; 23-14b: Wikimedia Commons; 23-15a: Wikimedia Commons; 23-15b: Wikimedia Commons; 23-16a: Albert Kok/ Wikimedia Commons; 23-16b: Dan Hershman/Wikimedia Commons; 23-16c: Hans Hillewaert/Wikimedia Commons; 23-17: Glowimages; 23-18: Wikimedia Commons; 23-20: Dennis Kunkel Microscopy, Inc./ Visuals Unlimited/Corbis; 23-21a: Wikimedia Commons; 23-21b: Hans Hillewaert/Wikimedia Commons; 23-21c: Mario Sarto/Wikimedia Commons; 23-21d: Dean Evangelista/Shutterstock; 23-22a: Audrey Snider-Bell/Shutterstock; 23-22b: Glowimages; 23-22c: Teresa y Gerald Audesirk; 23-23a: Eric Guinther/Wikimedia Commons; 23-23b: Wikimedia Commons; 23-24a: Hajime Watanabe/Wikimedia Commons; 23-24b: Wikimedia Commons; 23-24c: Linda Tanner/Wikimedia Commons; 23-24d: Brocken Inaglory/Wikimedia Commons; 23-25: Dr. José Francisco Gutiérrez Hernández; 23-26a: Wikimedia Commons; 23-26b: Reproducido con permiso de Howard Shiang, D.V.M., Journal of the American Veterinary Medical Association, 163:981, Oct. 1973.; 23-27a: Teresa y Gerald Audesirk; 23-27b: Glowimages; 23-27c: Glowimages; 23-28b: M. Buschmann/ Wikimedia Commons; 23-29: Chip Clark/Wikimedia Commons; E23-1: Volker Steger/Science Photo Library.

Capítulo 24 inicial: Peter Scoones/Science Photo Library; 24-2: Ed Uthman, MD/ Wikimedia Commons; 24-3a: Hans Hillewaert/Wikimedia Commons; 24-3b: Parent Géry/Wikimedia Commons; 24-4: Latinstock/ Tom McHugh/Photoresearchers; 24-5: Wikimedia Commons; 24-5 detalle: the Great Lakes Image Collection/Wikimedia Commons; 24-6a: Wikimedia Commons; 24-6b: Wikimedia Commons; 24-7a: Latinstock/Minden Pictures; 24-7b: Laszlo Ilyes/Wikimedia Commons; 24-7c: Wikimedia Commons; 24-8a: Wikimedia Commons; 24-8b: Alan Root/Survival Anglia/OSF/Photolibrary.Com; 24-9a: Glowimages; 24-9b: Glowimages; 24-9c: Joe McDonald/Corbis; 24-9d: Wikimedia Commons; 24-10a: Wikimedia Commons; 24-10b: Wikimedia Commons; 24-10c: Wikimedia Commons; 24-11: Martin Harvey/Corbis; 24-12a: OBXbchcmbr/ iStockphoto.com; 24-12b: Kevin Schafer/Corbis; 24-12c: Glowimages; 24-13: Wikimedia Commons; 24-14a: Wikimedia Commons; 24-14b: Allan Whittome/Wikimedia Commons; 24-15a: Wikimedia Commons; 24-15b: Latinstock/Minden Pictures; 24-15c: Wayne McLean/Wikimedia Commons; 24-16a: Jason Isley-Scubazoo/Science Faction/Corbis; 24-16b: Wikimedia Commons; 24-16c: Wikimedia Commons; 24-16d: Glowimages; E24-1: Andrew C./Wikimedia Commons

Capítulo 25 inicial: Paul Cush/Wikimedia Commons; detalle: Mikkel Houmøller/ Wikimedia Commons; 25-1a: Latinstock/Minden Pictures; 25-1b: Per Harald Olsen/Wikimedia Commons; 25-3a: Latinstock/ Photoresearchers; 25-3b: Latinstock/Photoresearchers; 25-3c: The U.S. Army (Armada de Estados Unidos)/Wikimedia Commons; 25-3d: Axel Bührmann/ Wikimedia Commons; 25-4: Wikimedia Commons; 25-6: Science Photo Library 25-8: DLILLC/Corbis; 25-9: Fotografía de Joanna M. Setchell, de un mandril hembra alojada en el Centre Internationale de Recherches Medicales (Centro Internacional de Investigaciones Médicas), Franceville, Gabon.; 25-10: Alberta P./Wikimedia Commons; 25-11: Wikimedia Commons; 25-12: L. Shyamal/Wikimedia Commons; 25-13a: Tom Adams/ Wikimedia Commons; 25-13b: Nevit Dilmen/Wikimedia Commons; 25-14a: Nevit Dilmen/Wikimedia Commons; 25-14b: Richard Herrmann; 25-15: Getty Images Latin America/Dorling Kindersley; 25-16: Kim Keating/Wikimedia Commons; 25-17: Karl Ammann/ Corbis; 25-18: Wikimedia Commons; 25-20: John Anderson/Alamy Images; 25-21a: Latinstock/Minden Pictures; 25-21b: Jason Corriveau/Wikimedia Commons; 25-22: Federico Cisnetti/Wikimedia Commons; 25-24a: Underwatercolor; 25-24b: Teresa y Gerald Audesirk; 25-25a: Glowimages; 25-25b: Glowimages; 25-25c: Wikimedia Commons; 25-26: Wayne Lynch/ All Canada Photos/Corbis; 25-28: Neil Bromhall/Science Photo Library; 25-29: Wikimedia Commons; 25-30: William P. Fifer, New York State Psychiatric Insitute, (Instituto Psiquiátrico del Estado de Nueva York), Columbia University; 25-31: Reproducido con permiso de la revista Animal Behaviour (Comportamiento Animal), "Low-, normal-, high- and perfect-symmetry versions of a male face" ("Baja, normal, alta y perfecta simetría de un rostro masculino"). De la figura 1, p. 235, 202, 64, 233-238 por los autores Koehler N, Rhodes, G, y Simmons L.W. Copyright © 2006 por Elsevier Science Ltd. Imagen cortesía de Animal Behavior.; E25-1: Wikimedia Commons

Capítulo 26 inicial: Wikimedia Commons; 26-10a: Robert Pickett/ Corbis; 26-10b: Daniel J. Cox/Corbis; 26-12a: Emilia Venturato/Wikimedia Commons; 26-12b: Latinstock/Photoresearchers; 26-13: Frans Lemmens/ Corbis; 26-14a: Glowimages; 26-14b: Wikimedia Commons; 26-14c: Forest & Kim Starr/ Wikimedia Commons; E26-1: Florida Fish and Wildlife Conservation Commission's Fish and Wildlife Research Institute (Conservación de la pesca y la vida silvestre de la Comisión y el Instituto de investigación de vida silvestre de Florida); E26-2: Bettmann/Corbis; E26-2 detalle: Wikimedia Commons

Capítulo 27 inicial: David Wong; 27-3a: Rémi Bigonneau/Wikimedia Commons; 27-3b: Latinstock/Minden Pictures; 27-3c: Mike Atkins/ Wikimedia Commons; 27-4a: Wikimedia Commons; 27-4b: Wikimedia Commons; 27-5a: Wikimedia Commons; 27-5b: Wikimedia Commons; 27-5c: Wikimedia Commons; 27-5d: Wikimedia Commons; 27-6a: Glowimages; 27-6b: Charles V. Angelo/Latinstock/Photo Researchers, Inc.; 27-7: Wikimedia Commons; 27-8a: Wikimedia Commons; 27-8b: Wikimedia Commons; 27-9aL: Goran Cakmazovic/ Shutterstock; 27-9aR: Matt Darby/Wikimedia Commons; 27-9bL: Wikimedia Commons; 27-9bR: Glenn Bartolotti/Wikimedia Commons; 27-10a: Felipe Gómez/ Wikimedia Commons; 27-10b: Jörg Hempel/Wikimedia Commons; 27-10c: Derek Ramsey/ Wikimedia Commons; 27-11a: Lukas Jonaitis/Wikimedia Commons; 27-11b: T. Hoffmeister/B. Roitberg; 27-12a: Latinstock/Minden Pictures; 27-12b: Derek Ramsey/Wikimedia Commons; 27-13a: Teresa Audesirk; 27-13b: Wikimedia Commons; 27-14a: Lee Prince/Shutterstock; 27-14b: Tish1/Shutterstock; 27-15aL: J. D. Griggs/Wikimedia Commons; 27-15aR: Steffen Foerster/Shutterstock; 27-15bL: Roger Ressmeyer/Corbis; 27-15bR: Darrell Gulin/Corbis; 27-15cL: Raymond German/Corbis; 27-15cR: Wikimedia Commons ; 27-18a: Wikimedia Commons; 27-18b: Wikimedia Commons; 27-19: Dave Brenner/University of Michigan Sea Grant Program (Programa de Becas Marítimas de la Universidad de Michigan); E27-1a: Wikimedia Commons; E27-1b: Scott Ehardt/Wikimedia Commons; E27-1c: Wikimedia Commons; E27-2: Stephen P. Yanoviak

Capítulo 28 inicial: Shutterstock; 28-11: Brocken Inaglory/Wikimedia Commons; 28-12: Nino Barbieri/Wikimedia Commons; 28-13: Latinstock/ Photoresearchers; 28-17a: W.O. Field, 1941/U.S. Geological Survey, Denver; 28-17b: Bruce Molnia, 2004/U.S. Geological Survey, Denver (Servicio Geológico de Denver, Estados Unidos); E28-1: Frans Lanting/Corbis; E28-2: Jan Martin Will/Shutterstock

Capítulo 29 inicial: Wikimedia Commons; detalle: Tomasz Zajaczkowski/ iStockphoto; 29-6a: Teresa y Gerald Audesirk; 29-6b: Jose Mesa/ Wikimedia Commons; 29-9BL: Wikimedia Commons; 29-9TL: Martín Javier Battiti/ Wikimedia Commons; 29-9M: Eric Chan/Wikimedia Commons; 29-9R: Glowimages; 29-10: Latinstock/Photoresearchers; 29-11M: Erik Kolstad/ iStockphoto.com; 29-11L: EcoPrint/Shutterstock; 29-11BR: Federico Rizzato/ Fotolia; 29-11TR: Dirk Freder/iStockphoto.com; 29-12: Latinstock/Album/ africanpictures/Akg-Images; 29-13a: Vladimir Wrangel/Shutterstock; 29-13b:Daniel Mayer/Wikimedia Commons; 29-13c: Wikimedia Commons; 29-14: Wikimedia Commons; 29-15: Latinstock/ Photoresearchers; 29-16: Maja Trochimczyk/Wikimedia Commons; 29-17: Glowimages; 29-18M:Glowimages; 29-18L: Olivierl/Dreamstime; 29-18BR: Eric Gevaert/Shutterstock; 29-18TR: James C. Leupold/Wikimedia Commons; 29-19: Teresa y Gerald Audesirk; 29-20M: Aleksander Bolbot/ Shutterstock; 29-20L: Paul Tessier/iStockphoto.com; 29-20BR: Greg Okimi/iStockphoto.com; 29-20TR: Francis Bosse/iStockphoto.com; 29-21M: Wikimedia Commons; 29-21BL: Photos.com; 29-21TL: Jon Meier/iStockphoto.com; 21R: Wikimedia Commons; 29-22M: Wikimedia Commons; 29-22B: Latinstock/Photoresearchers; 29-22T: Wikimedia Commons; 29-23: Glowimages; 29-24M: U.S. Fish and Wildlife Service (Servicio de pesca y vida silvestre de Estados Unidos)/Wikimedia Commons; 29-24L: Jon Nickles; 29-24BR: Stuart Westmorland/Corbis; 29-24TR: Dmitry Deshevykh/iStockphoto.com; 29-26: Christian Fischer/Wikimedia Commons; 29-29: Lee Feldstein/iStockphoto.com; 29-30M: Glowimages; 29-30BL: Jens Petersen/Wikimedia Commons; 29-30TL: Dennis Sabo/ iStockphoto.com; 29-30R: Nick Hobgood/Wikimedia Commons; 29-31M: Aldo Ottaviani/iStockphoto.com; 29-31L: Antoine Taveneaux/Wikimedia Commons; 29-31BR: Wikimedia Commons; 29-31TR: Prof. Gordon T. Taylor, Stony Brook University/Wikimedia Commons; 29-32M: Dr. Craig R. Smith/Wikimedia Commons; 29-32BL: Robert C. Vrijenhoek, Shannon B. Johnson y Greg W. Rouse/Wikimedia Commons; 29-32TL: Latinstock/ Photoresearchers; 29-32R: Latinstock/Minden Pictures; 29-33M: University of Washington; NOAA/OAR/OER/Wikimedia Commons; 29-33 detalle: Reproducida con permiso from Waren, A. Bengston, S., Goffredi, S. K. y Van Dover, C. L. 203. A hot-vent gastropod with iron sulfide dermal sclerites (Un gasterópodo con escleritos de sulfuro de hierro en las chimeneas hidrotermales). Science, 32, p. 107. Cortesía del Dr. Michel

Segonzac/Ifremer, France. Copyright 203 American Association for the Advancement of Science; 29-34M: Wikimedia Commons; 29-34 detalle: Shutterstock; E29-1: NASA/Goddard Space Flight Center

Capítulo 30 inicial: Frans Lanting/Corbis; 30-2: Cortesía de Missouri Department of Transportation (Departamento del Transporte de Missouri); 30-3a: Martin Strmko/iStockphoto.com; 30-3b: Wikimedia Commons; 30-3c: Wikimedia Commons; 30-4: Julian Colton/Wikimedia Commons; 30-7a: Wikimedia Commons; 30-7b: Earth Sciences & Image Analysis Lab (Laboratorio de ciencias de la Tierra y análisis de imagen)/ NASA/Johnson Space Center (Centro Espacial Johnson); 30-8: © Bruno Locatelli; 30-9a: Jason Selong; 30-9b: Nigel Pavitt/JAI/Corbis; 30-10a: Rémi Bigonneau/Wikimedia Commons; 30-10b: Wikimedia Commons; 30-10c: Samuel Chow/Wikimedia Commons; 30-11UN: Wikimedia Commons; 30-12a: Eric York/Grand Canyon National Park (Parque Nacional del Gran Cañón); 30-12b: (2003) California State Parks (Parques del estado de California); 30-15a: Dr. George Naderman, Former Extension Soil Specialist (especialista retirado de extensión del suelo), College of Agriculture and Life Sciences (Colegio de agricultura y ciencias de la vida), NC State University (Universidad Estatal de Carolina del Norte); 30-15b: Dr. George Naderman, Former Extension Soil Specialist (especialista retirado de extensión del suelo), College of Agriculture and Life Sciences (Colegio de agricultura y ciencias de la vida), NC State University (Universidad Estatal de Carolina del Norte),; E30-1a: South Florida Water Management District (Administración del agua del distrito del sur de Florida); E30-1b: South Florida Water Management District (Administración del agua del distrito del sur de Florida); UN30-1: Tom y Pat Leeson/Photo Researchers, Inc. E30-3a: Ben Aveling/Wikimedia Commons; E30-3b: M. Carmen Gutiérrez H. y José Huerta C., Pearson México; E30-4M: Wikimedia Commons; E30-4 detalle: Foto de Eric Larsen, cortesía de Bill Ripple/OSU http://www.cof.orst.edu/wolves

Capítulo 31 inicial: Al Messerschmidt/Getty Images; 31-1a: Tom McHugh/Getty Images Latin America/Photo Researchers, Inc.; 31-1b: kwan tse/Shutterstock; 31-1c: Ivan Cholakov Gostock-dot-ne/ Shutterstock; 31-5a: Getty Images Latin America/Photo Researchers; 31-5b: Wikimedia Commons; 31-5c: Pearson Science; 31-6: Wikimedia Commons; 31-7: Nina Zanetti/Pearson Science; 31-8: National Cancer Institute (Instituto Nacional del Cáncer, Estados Unidos)/Science Photo Library; 31-9a: Department of Histology, Jagiellonian University Medical College (Departamento de Histología del Colegio Médico de la Universidad Jagiellonian)/ Wikimedia Commons; 31-9b: Dr. S. Girod, Anton Becker/Wikimedia Commons; 31-9c: Wikimedia Commons; 31-10a: Bernhard Götze y Michael Kiebler, MPI para el desarrollo de la biología, Tübingen, Alemania; 31-10b: Jurjen Broeke/ Wikipedia

Capítulo 32 inicial: Rudy Archuleta/Redux Pictures; 32-8a: Power and syred/Science Photo Library; 32-8b: Carolina Biological/Visuals Unlimited/ Corbis; 32-8c: Kenneth Kaushansky, M.D., University of California, San Diego Department of Medicine (Departamento de Medicina de la Universidad de California); 32-11: Dr. David Phillips/Visuals Unlimited/ Corbis; 32-13: Science Photo Library; 32-16: Dr. John D. Cunningham/ Visuals Unlimited/Corbis; 32-20: John D. Cunningham/Visuals Unlimited/ Getty Images; 32-21: World Health Organization (Organización Mundial de la Salud)/Image Library, Special Programme for Research and Training in Tropical Diseases (Programa especial para la investigación y la capacitación de enfermedades tropicales)/Fotografía de Chandran

Capítulo 33 inicial: Glowimages; 33-1a: Stephen Childs/Wikimedia Commons; 33-1b: Glowimages; 33-1c:Glowimages; 33-3: Steve Lonhart/ MBNMS/Wikimedia Commons; 33-4b: Dr. Keith Wheeler/Science Photo Library; 33-5a: Glowimages; 33-5b: Glowimages; 33-5c: Mark Kostich/ iStockphoto.com; 33-6c: Hans-Rainer Duncker, University of Giessen, Alemania; E33-3a: Science Photo Library; E33-3b Science Photo Library; E33-3c: Bill Travis, M.D./National Cancer Institute (Instituto Nacional del Cáncer)

Capítulo 34 inicial: Lester Cohen/WireImage/Getty Images; 34-1: Ansgar Walk/Wikimedia Commons; 34-2: Howard Brinton/General Board of Global Ministries (Junta General de Ministerios Globales); 34-3: Pascale Delchevalerie/Medecins Sans Frontiers (Médicos sin Fronteras); 34-4: Wikimedia Commons; 34-5: M. Carmen Gutiérrez H. y José Huerta C., Pearson México; 34-6a: Dennis Sabo/Shutterstock; 34-7a: Carolina Biological/Visuals Unlimited/Corbis; 34-18: Gary Roberts/Rex Features USA Ltd.; E34-2: Latinstock/Dr. E. Walker/Science Photo Library/SPL DC.

Capítulo 35 inicial: Susan Watts/New York Daily News Archive, vía Getty Images; 35-8: Latinstock/Minden Pictures; 35-10,1; 35-10,2; 35-10,3; 35-10,4; 35-10,5; 35-10,6; 35-10,7; 35-10,8: Susan Watts/New York Daily News Archive (archivo del Diario de Noticias de Nueva York), vía Getty Images; E35-1: Anna Frodesiak/Wikimedia Commons

Capítulo 36 inicial: Bettmann/Corbis; 36-1: David Scharf/Peter Arnold, Inc.; 36-2: Juergen Berger/Science Photo Library, Inc; 36-3a: NIBSC/Science Photo Library; 36-3b: Prof. S.H.E. Kaufmann & Dr. J.R. Golecki/Science Photo Library; 36-12: Dr. Andrejs Liepins/Science Photo Library; 36-16a: NIAID/NIH/Wikimedia Commons; 36-16b: Carl Henderson/Wikimedia Commons; E36-1: Cynthia Goldsmith/ Wikimedia Commons; E36-2: Bettmann/Corbis

Capítulo 37 inicial: Thomas Faivre-Duboz/Wikimedia Commons; 37-4: Wikimedia Commons; 37-7: Imagen cortesía de RINGLING BROS. AND BARNUM & BAILEY® THE GREATEST SHOW ON EARTH®.; 37-10: Dr. J.S.Bhandari, India/Wikimedia Commons; 37-14: Cortesía de The Jackson Laboratory, Bar Harbor, Maine; E37-1: 2008 Novocell; E37-2: Sheila Murphy/Biological Resources Division, U.S. Geological Survey (División de Recursos Biológicos, Servicio Geológico de Estados Unidos)

Capítulo 38 inicial: Francesco Hayez/Wikimedia Commons; inicial, detalle: Michael R. Jeffords; 38-3: Dennis Kunkel Microscopy, Inc./Visuals Unlimited/Corbis; 38-15: Patrick Landmann/Science Photo Library; E38-3: Wikimedia Commons; E38-5a: Dr. José Francisco Gutiérrez Hernández; E38-5b: Dr. José Francisco Gutiérrez Hernández.

Capítulo 39 inicial: Advanced Bionics LLC; detalle a: Jennifer Thorpe; detalle b: Samantha Brilling/Advanced Bionics LLC (Biónica avanzada); 39-5aL: Micrografías electrónicas de barrido cortesía del Dr. Robert S. Preston y el Prof. Joseph E. Hawkins, Kresge Hearing Research Institute, University of Michigan Medical School (Instituto de Investigación en Auditiva, Facultad de Medicina de la Universidad de Michigan); 39-5aR: Micrografías electrónicas de barrido cortesía del Dr. Robert S. Preston y el Prof. Joseph E. Hawkins, Kresge Hearing Research Institute, University of Michigan Medical School (Instituto de Investigación en Auditiva, Facultad de Medicina de la Universidad de Michigan).; 39-7a: Dennis Kunkel Microscopy, Inc./Visuals Unlimited/Corbis; 39-8a: Gerry Audesirk/ Teresa y Gerald Audesirk; 39-8b: Gerry Audesirk/Teresa y Gerald Audesirk; 39-11: Susan Eichorst/Teresa y Gerald Audesirk; 39-12a: Francois Etienne du Plessis/Shutterstock; 39-12b: Sekernas/Dreamstime; 39-15: Advanced Bionics LLC

Capítulo 40 inicial: Richard Giles/Wikimedia Commons; inicial R: Elizabeth Kreutz/NewSport/Corbis; 40-2: Mary Hollinger, NODC Biologist/ National Oceanic and Atmospheric Administration (NODC Biólogo/ Administración Nacional Oceánica y Atmosférica); 40-9: Tissuepix/Science Photo Library; 40-10L: Wayne Schaefer, University of Washington; 40-10R: Wikimedia Commons; E40-1a: Steve Gschmeissner/Science Photo Library; E40-1b: Dr. James Heilman/ Wikimedia Commons

Capítulo 41 inicial: Wikimedia Commons; 41-1: Shane Anderson/ Wikimedia Commons; 41-2: Wikimedia Commons; 41-3: Wikimedia Commons; 41-4: Wikimedia Commons; 41-5: Marty Snyderman/Visuals Unlimited/Corbis; 41-6: Wikimedia Commons; 41-7: Michael & Patricia Fogden/Corbis; 41-8: isgaby/iStockphoto.com; 41-16L: Wikimedia Commons; 41-19a: Wikimedia Commons; 41-19b: Francis Leroy, Biocosmos/Science Photo Library; 41-21: Wikimedia Commons; E41-1a: Dr. Linda Stannard, UCT/ Science Photo Library; E41-1b: Eye of Science/ Science Photo Library; E41-2: ekem/Cortesía, Programa RWJMS IVF/ Wikipedia, ; E41-3: Eugene Ermolovich (CRMI)/ Wikimedia Commons

Capítulo 42 inicial: 2006 Tucson Citizen; inicialB: 2006 Tucson Citizen; 42-1a: Scott Robinson/Wikimedia Commons; 42-1b: Doug Lemke/ Shutterstock; 42-2a: Latinstock/Minden Pictures; 42-2b: Wikimedia Commons; 42-2c: Outdoorsman/Dreamstime; 42-6b: Clouds Hill Imaging Ltd./Corbis; 42-9: Ed Uthman, MD/Wikimedia Commons; 42-10: Wikimedia Commons; 42-15: Glowimages; E42-4: Sterling K. Clarren, M.D., Children's Hospital & Regional Medical Center, University of Washington School of Medicine

Capítulo 43 inicial: Glowimages; 43-3a: George Wilder/Visuals Unlimited/Corbis; 43-3b: Wikimedia Commons; 43-3c: George Wilder/Visuals Unlimited/Corbis; 43-4R: Dr. Richard Kessel & Dr. Gene Shih/Visuals Unlimited/Corbis; 43-5B: Latinstock/Photoresearchers; 43-5T: Wikimedia Commons; 43-7a: Wikimedia Commons; 43-7b: Shutterstock; 43-7c: Photos.com; 43-7d: Wikimedia Commons; 43-8T: Wikimedia Commons; 43-9a: Wikimedia Commons; 43-9b: Greg Dale/National Geographic Society/Corbis; 43-10a: Kenneth Sponsler/Shutterstock; 43-10b: Bob Burkhardt/Wikimedia Commons; 43-11a: Bernard Gagnon/Wikipedia; 43-11b: Wikimedia Commons; 43-11c: Wikimedia Commons; 43-11d: Wikimedia Commons; 43-12a: Wikimedia Commons; 43-12b: Stefan Diller/Science Photo Library; 43-13T: Wikimedia Commons; 43-13B: Wikimedia Commons; 43-14: Teresa y Gerald Audesirk; 43-15: Teresa y Gerald Audesirk; 43-16: Wikimedia Commons; 43-18: Noah Elhardt/Wikimedia Commons; 43-19a: Dr. Merton Brown/Visuals Unlimited/Corbis; 43-19b: R. Roncadori/Visuals Unlimited; 43-20: Wikimedia Commons; 43-22a: Alex Costa/Wikimedia Commons; 43-22b: Wikimedia Commons; 43-24a: Martin H. Zimmermann, Harvard Forest, Harvard University; 43-24b: Martin H.

Zimmermann, Harvard Forest, Harvard University; E43-1: David Evers/ Wikimedia Commons

Capítulo 44 inicial: Lothar Grünz/Wikimedia Commons; 44-2b: Heather Audesirk; 44-3: Teresa y Gerald Audesirk; 44-5: William Crochot/ Wikimedia Commons; 44-6: Teresa y Gerald Audesirk; 44-9L: David Rhodes/Purdue University, Department of Horticulture and Landscape Architecture (Departamento de Horticultura y Arquitectura del Paisaje de la Universidad de Purdue); 44-9R: Terry Audesirk; 44-12: Teresa y Gerald Audesirk; 44-13: Wikimedia Commons; 44-14a: Guérin Nicolas/ Wikimedia Commons; 44-14b: Guérin Nicolas/Wikimedia Commons; 44-15a: Steve Berardi/Wikimedia Commons; 44-15b: Latinstock/Minden Pictures; 44-16: Claude Nuridsany y Marie/Science Photo Library; 44-17a: Howard F. Schwartz/Wikimedia Commons; 44-17b: Wikimedia Commons; 44-18a: Teresa y Gerald Audesirk; 44-18b: Wikimedia Commons; 44-19: Teresa y Gerald Audesirk; 44-20: Matt Reinbold/ Wikimedia Commons; 44-21: Latinstock/Minden Pictures; 44-22a: Wikimedia Commons; 44-22b: Marc Gibernau (CNRS-France). Tomado de la revista: Science News. Vol. 164, No. 24 Diciembre 13, 2003, p. 379; E44-1: Wikimedia Commons; E44-1detalle: David Scharf/Science Photo Library; E44-2: Wikimedia Commons; E44-3a: Wikimedia Commons; E44-3b: Wikimedia Commons.

Capítulo 45 inicial: Glowimages; 45-1: Wikimedia Commons; 45-2c: M. Carmen Gutiérrez H. y José Huerta C., Pearson México; 45-2d:J. J. Harrison/ Wikimedia Commons; 45-3: Wikimedia Commons; 45-4T: Michael L. Evans; 45-4B: Wikimedia Commons; 45-5: Wikimedia Commons; 45-6: Visuals Unlimited/Corbis; 45-10: Fotografía de Stephen Vasquez y Matthew Fidelibus; 45-11: Wikimedia Commons; 45-12: Biodisc/Visuals Unlimited/ Corbis; 45-14a: Wikimedia Commons; 45-14b: Wikimedia Commons; 45-15: Rosa Kracík/Wikimedia Commons; 45-16: H. Zell/ Wikimedia Commons; 45-16 detalle: George Bernard/Science Photo Library; 45-17: Stefano Zucchinali/Wikimedia Commons; E45-1: Daniel K. Carpenter/ United States Army (Armada de Estados Unidos)/Wikimedia Commons

Índice

A
Abalonas, 309
Abejas, 438, 518, 877-878
Abejas melíferas, 44, 472, 481-482, 874, 877-878
Abert, ardilla, 306
Aborto, 809
Abrigo, plantas y, 388
Absorción, 661
Acacia de tres puntas, 849
Ácaro araña, 896
Ácaros, 439, 874, 896
Accidentes terrestres y clima, 554-557
Aceites, 43-44, 45, 657
Acelomados, 423
Aceptores primarios de electrones, 117-119
Acetil CoA, 132-134
Acetilcolina, 739
Acetilcolinesterasa, 108
Ácido, 30-32
Ácido abscísico, 860, 886, 887, 895
Ácido ascórbico, 660
Ácido aspártico, 41, 48, 223
Ácido desoxirribonucleico (ADN). *Véase también* biotecnología
  biotecnología en la agricultura, 248-251
  células haploides, producción de, 161-166
  ciclo celular, 148, 149-159
  ciencia forense, 244-248, 252
  codificación de la información, 207-208
  como prueba en los tribunales, 240, 246, 248, 261
  conjugación, 360
  descubrimiento del, 201-203
  detección prenatal, 258-259
  electroforesis de gel, 246-247
  estructura del, 203, 206-207
  estudio de caso, músculos, mutaciones y miostatina, 200, 208, 209, 215
  evolución y, 278, 320-321, 325
  generalidades, 10, 51-52, 61, 65-66
  mutaciones en el, 213, 214, 229-231
  nucleoide, 73-74
  Proyecto Genoma Humano, 251-252, 256, 260, 346
  reacción en la cadena de la polimerasa, 244-245
  recombinaciones, 241-244
  regulación genética, 231-235
  replicación, 209-213
  síntesis de proteínas, 218-229
  sistemas de clasificación, 345, 346
  virus, 363-365, 366
Ácido fólico, 658
Ácido gamma amino butírico (GABA), 739
Ácido glutámico, 48, 223
Ácido graso esencial, 658
Ácido málico, 123-124
Ácido pantoténico, 660
Ácido ribonucleico (ARN)
  evolución y, 320-321
  generalidades, 52, 61
  síntesis de proteínas, 218-229
  transcripción y traslación, 220-225
  virus, 363-365, 366
Ácido salicílico, 897
Ácidos grasos, 43-44, 45, 78-81
Ácidos grasos insaturados, 44, 45
Ácidos grasos saturados, 43-44, 45
Ácidos grasos trans, 46
Acrosoma, 798
Actina, 47, 778
Actinista, 448, 450, 453
Actinopterygii, 448, 450, 452–453
Acuaporina, 84-85, 86, 683
Acuífero, 541
Adams, Richard, 156
Adaptación
  artrópodos, 436-437
  aves, 457-458
  generalidades, 10-11
  interacciones de depredador y presa, 515-521
  nicho ecológico y, 513-514
  reptiles, 456-457
  riñones de vertebrados, 686-687
  selección natural y, 281, 297-299
  vertebrados, 450
Adenina, 51, 52, 146, 203, 206-207, 209-213
Adenosín difosfato (ADP), 102, 130, 135
Adenosín monofosfato cíclico (AMPc), 51, 716
Adenosín trifosfato (ATP)
  ciclo de Calvin, 114-115, 120-122
  ciclo de Krebs, 132-134
  cilios y flagelos, 64
  contracción muscular, 779-783
  estructura del, 51
  fermentación, 136-138
  glucosa, degradación de la, 129-130
  homeostasis y, 605
  mitocondria, 71
  reacciones luminosas, 117-119
  ruta C_4, 123
  transporte activo, 88-89
Adhesión, 29
Adicción, 750
Aditivos alimenticios, 41
Aditivos de alimentos, 41
ADN helicasa, 209-210
ADN ligasa, 211-212
ADN recombinante, 241
ADN. *Véase* ácido desoxirribonucleico (ADN)
ADN polimerasa, 209-212, 213, 223-225, 244-245
ADP (adenosín difosfato), 102, 130, 135
Aeróbico, organismo, 325, 359-360
Afidios, 437, 794, 860
Afloramiento, 573
África, 313, 336, 590
Agar, 382
Agathidium bushi, 305
Agathidium cheneyi, 305
Agra scharzeneggeri, 305
Agre, Peter, 86
Agresión, 473-474, 475
Agricultura
  biotecnología en la, 238-251, 255-256
  comunidades subclimáticas, 528
Agricultura orgánica, 596-597
Agrobacterium tumefaciens, 250
Agua. *Véase también* homeostasis; riñones
  composición del cuerpo, 660
  desiertos, 562-564
  distribución, 569-577
  ecosistemas y, 558-569
  formación de la orina, 682-683, 684-685
  membranas celulares, 84
  necesidades de las plantas, 852
  ósmosis, 85-87
  precipitación, 568-569
  propiedades químicas, 28-33
  sangre, 626-627
  sobrecarga de nitrógeno y fósforo, 544-545
  transporte de las plantas, 843, 854
Agua dulce, ecosistemas de, 569-572
Aguas someras, 667
Ahinahina, 314
Aislamiento conductual, 308, 309
Aislamiento ecológico, 307, 309, 311-312
Aislamiento en el tiempo, 307-308, 309
Aislamiento geográfico, 306-307, 309, 310-311
Aislamiento reproductivo, 304, 306-309
Aislamiento temporal (en el tiempo), 307-308, 309
Álamos, 593
Alanina, 223
Alantoides, 817, 818
Albinismo, 190
Albúmina, 47, 51, 627
Albura, 847
Alce, 594
Alcohol, 686, 813, 826, 829, 831
Alcohol deshidrogenasa, 108
Aldosterona, 729
Alelos
  combinación de, 162
  definición, 174-175
  dominancia incompleta, 186
  dominantes y recesivos, 177-178
  evolución, 282-287
  flujo genético, 289-293, 295
  genotipos, ventajas de los, 295-297
  múltiples, 186-187
  mutaciones, 159, 288
  Proyecto del Genoma Humano, 251-252
  recesivos, 189-190
  trastornos genéticos, 189-196
  vinculados, 182-184
Alelos dominantes, 177-178, 191, 285-287
Alelos híbridos, 308, 309, 310
Alelos recesivos, 177-178, 285-287
Alergia, 705, 707-709, 869
Alfafetoproteína, 258
Alfalfa, 854
Algas
  ciclo de vida, 168
  ciclos de auge y escasez, 493
  evolución de las, 326
  generalidades, 372, 373
  pardas, algas marinas, 376, 377
  mutualismo, 523
  rojas, 382
  verdes, 372, 382, 412-413
Algas calcáreas, 388-389
Algas marinas, 370, 376, 379, 382, 383
Algas pardas, 372, 376, 377
Algas rojas, 372, 382
Algas verdes, 372, 382, 412-413
Algodón, 256
Alimentos genéticamente modificados, 249, 256
Alimentos, hongos y, 416-417
All Species Foundation, 315
Alloway, J.L., 202
Almacenamiento de alimentos en las plantas, 841-842
Almacenamiento de las grasas, 137
Almejas, 422, 427
Almidón, 41, 122, 656-657
Alomicetos, 407
Alosaurio, 270
Altamira, españa, 337
Alternancia de generaciones, 386, 387, 866-867
Altibajos, ciclos demográficos de, 492, 494
Altman, Sidney, 321
Altruismo, 481
Alumbramiento, 827-829
Álvarez, Luis, 332
Alvarez, Walter, 332
Alveolados, 372, 376-379
Alveolos, 646-648
Amamantamiento, 723

Amanita, 417
Amaryllis, 868
Ambientes extremosos, 359
Ambrosía, 869
Ameba, 90, 91, 152, 380
Amebozoos, 372, 380-382
Amibas lobosas, 372, 380
Amígdalas, 698, 749
Amilasa, 104, 665
Aminoácidos, 47-48, 222-223, 658
Amniocentesis, 258
Amnios, 455, 817-818
Amoniaco, 361, 543, 679
Amonitas, 327
Amorphophallus titanum, 865, 871, 878, 882
Amortiguadores, 32
AMPc (adenosín monofosfato cíclico), 51, 716
Ampolla, 442
Anaerobios, 359-360
Anafase, 151, 152-155, 164, 165
Anamitas, montes, Vietnam, 361
Anatomía animal
  defensa contra enfermedades
    cáncer, 708-709
    defensas no específicas, 693, 694-697
    disfunción del sistema inmunitario, 705, 707-709
    generalidades, 692-694
    inmunidad, 703-705
    inmunidad humoral, 701–703
    inmunidad mediada por células, 703
    respuesta inmunitaria, 698-701
    sistema inmunitario de adaptación, 697-698
    tratamiento médico, 705
  desarrollo
    control del, 818-822
    directo e indirecto, 814-815
    envejecimiento, 830-831
    humano, 822-830
    principios del, 814
    procesos del, 815-818
  estudio de caso
    adelgazar hasta morir, 655, 657, 668, 673
    bacterias "come carne", 691, 695, 703, 710
    circulación, 619, 623, 628, 637
    crianza de un rinoceronte, 792, 796, 802, 810
    esteroides anabólicos, 713, 717, 726, 730
    músculos, 774, 778, 783, 789
    oído, 758, 759, 770
    síndrome de alcoholismo fetal, 813, 826, 831
    sistema nervioso, 733, 741, 752, 755
    tabaquismo, 640, 650, 653
    trasplante de riñón, 676, 683, 687
  nutrición y digestión
    generalidades de la digestión, 661-664
    seres humanos, 665-672
    requerimientos nutricionales, 656-661
  organización del cuerpo, 608-616
  reproducción
    fecundidad, 806-809
    generalidades, 793-796
    seres humanos, 796-806
  respiración
    evolución de la, 641-645
    generalidades, 641
    seres humanos, 645-653
  sentidos
    dolor, 769-770
    estímulos mecánicos, 761-762
    oído, 762-765
    quimiorreceptores, 768-769
    sistema nervioso y, 759-761
    vista, 765-768
  sistema circulatorio
    corazón de los vertebrados, 622-626
    generalidades, 620-621
    sistema linfático y, 635-637
    vasos sanguíneos, 629-634
  sistema endocrino
    comunicación celular, 714-715
    estructuras y funciones de los mamíferos, 719-730
    hormonas animales, 715-719
  sistema musculoesquelético
    contracción muscular, 779-783
    esqueleto de los vertebrados, 783-787
    generalidades, 775-777
    movimiento esquelético, 787-788
    músculos cardiaco y liso, 783
    músculos vertebrales, 777-779
  sistema nervioso
    células nerviosas, 734-735
    estructura y funciones, 743-755
    flujo de información por el, 741-742
    organización del, 742
    transmisión de señales, 735-741
  sistema urinario
    funcionamiento del, 678-679
    generalidades, 677
    homeostasis y, 683, 686-688
    invertebrados, 677-678
    orina, 682-683
    partes del, 679-682
Anatomía comparada, 275-277
Anatomía de las plantas
  células y tejidos, 840-843
  comunicación de las plantas, 896-899
  controles del ciclo de vida, 887-895
  crecimiento, 839-840
  dispersión de las semillas, 880-881
  estudio de caso
    color de las hojas, 836, 844, 862
    plantas depredadoras, 885, 897, 898-899
    plantas que dan flores, 865, 871, 878, 882
  flores, 868-873
  frutos y semillas, 873, 875-876
  generalidades de la reproducción, 866-867
  hojas, 843-845
  hormonas, 886-887
  organización, 837-839
  polinizadores y, 877-880
  raíces, 849-852
  tallos, 845-849
  transporte de azúcares, 860-861
  transporte de nutrimentos, 852-855
Anatomía y fisiología de las plantas
  adquisición de nutrimentos, 852-855
  células y tejidos, 840-843
  comunicación entre las plantas, 896-899
  controles del ciclo de vida, 887-895
  diseminación de las semillas, 880-881
  estudio de caso
    color de las hojas, 836, 844, 862
    plantas depredadoras, 885, 897, 898-899
    plantas que dan flores, 865, 871, 878, 882
  flores, 868-873
  frutos y semillas, 873, 875-876
  hojas, 843-845
  hormonas, 886-887
  organización del cuerpo, 837-839
  polinizadores y, 877-880
  procesos de crecimiento, 839-840
  raíces, 849-852
  reproducción, generalidades, 866-867
  tallos, 845-849
  transpiración, 855-860
  transporte de los azúcares, 860-861
Anatomía, sistemática y, 344-345
Andersson, Malte, 5, 6-7
Andrógeno, 726
Anélidos, 422, 424, 427, 430-432
Anemia de células falciformes, 51, 190-191, 252, 253, 256, 259, 260, 300
Anemia de Fanconi, 260
Anémona de manchas rojas, 427
Anémonas, 426
Anémonas abombadas, 422, 429
Anémonas de mar, 426-429, 661
Anfibio, 329-330, 448, 450, 453-457, 643-644, 815-817
  desarrollo, 819
Angina, 632
Angioplastia, 633
Angiospermas, 390, 398-400
  flores, 868-873
  reproducción, 866-867
  tejidos vasculares, 842
Angiotensina, 686, 729
Anillos anuales de los árboles, 847, 848
Animales hermafrodíticos, 430
Animales sésiles, 423
Animales sociales, 480-483
Animalia, 14. *Véase también* invertebrados; vertebrados; nombres específicos de animales
  biotecnología en la agricultura, 255-256
  clasificación, 347
  clonación, 156-157
  evolución de los, 326-331
  medicinas de origen, 251
  poliploides, 312-313
  procariontes y nutrición, 361
Anófeles, 379
Anolis, 471
Anolis sagrei, 280
Anorexia, 655, 657, 668, 673
Antera, 399-400, 868
Anteridio, 391
Antibióticos, 227, 281, 296-297, 365, 416, 705
Anticodón, 223
Anticoncepción, 806-809
Anticuerpos, 47, 68-69, 250-251, 254, 698-705
Antígenos, 698-701
Antioxidantes, 24-25, 26
Antoceras, 390-391
Antocianina, 836
Ántrax, 355, 358, 362, 367, 368
Aorta, 623, 630
Aparato de Golgi, 60, 61, 62, 68
Aparato digestivo tubular, 662, 663
Aparato reproductivo, 616
Aparato respiratorio
  celacantos y peces pulmonados, 453
  estudio de caso, tabaquismo, 640, 650, 653
  evolución del, 641-645
  generalidades, 616, 641
  reptiles, 455
  seres humanos, 645-653
  tejidos epiteliales, 608-611
Aparato vestibular, 764-765
Apéndice, 436, 450
Apéndices pareados, 450
Apicomplexa, 372, 379
Apoplejía, 632
Aprendizaje, 753, 755
Aprendizaje intuitivo, 468
Aprendizaje por prueba y error, 466-468, 467
Aptostichu stephencolberti, 305
Aquifex, 357
Arácnidos, 422, 427, 439
Araña de los rincones, 77, 81, 94
Arañas, 47, 48-49, 77, 81, 94, 439, 519, 762
Árboles, 840
Archaea
  clasificación de las, 437, 350, 356-357
  flagelos, 357-358
  generalidades, 14, 15, 62
  supervivencia y reproducción, 357-360
Architeuthis, 420, 435, 443
Arcilla, 320
Ardillas, 281
Ardipithecus ramidus, 334, 335
Área superficial y volumen, 91
Arginina, 223
Aristelliger, 300
Armas biológicas, 355, 358, 362, 367, 368
Armilaria, 403, 411, 414, 418
Armillaria ostoyae, 403, 411, 414, 418
ARN (ácido ribonucleico)

evolución y, 320-321
generalidades, 52, 61
síntesis de proteínas, 218-229
virus, 363-365, 366
ARN de transferencia (ARNt), 218-229
ARN mensajero (ARNm), 66, 218-229
ARN ribosomal (ARNr), 218-229
ARNm (ARN mensajero), 66, 218-229
ARNr (ARN ribosómico), 218-229
ARNt (ARN de transferencia), 218-229
Arqueogonios, 391
Arqueoptérix, 458
Arroz, 256-257
Arroz dorado, 257
Arsénico, 108
Arteria femoral, 630
Arteria pulmonar, 622, 623, 630
Arteria renal, 680
Arterias, 622, 629-634, 633, 680. *Véase también* sistema circulatorio
Arteriola, 614, 629-634
Arthrobotrys, 405
Articulación en bisagra, 788
Articulación neuromuscular, 781
Articulaciones, 776, 787-788
Artitis reumatoide, 707-709
Artrópodos, 327, 329, 422, 427, 436-440, 620, 765, 776
Asa de Henle, 680, 683, 684-685
Asclepias, 879
Asclepias tuberosa, 398
Asco, 411
Ascomiceto, 410-412
Ascomicetos, 406-407, 410-412, 414
Ascosporas, 411
Asimiento de potencia, 334
Asimiento de precisión, 334
Asma, 650
Asparagina, 223
Aspartame, 41
Aspergillus, 415
Aspergillus niger, 159
Astrocitos, 613
Aterosclerosis, 632
Atletas, refuerzos del rendimiento, 127-134, 138, 139, 713, 717, 726, 730
Atmósfera, 387
Átomos, 2, 3, 21-28
ATP (adenosín trifosfato)
ciclo de Calvin, 114-115, 120-122
ciclo de Krebs, 132-134
cilios y flagelos, 64
contracción muscular, 779-783
degradación de la glucosa, 129-130
energía celular y, 101-102, 128-130
estructura del, 51
fermentación, 136-138
homeostasis y, 605
mitocondria, 71
reacciones luminosas, 117-119
ruta C_4, 123
transporte activo, 88-89
ATP sintasa, 103, 119
ATPasa, 103
Atrapamoscas, 844, 885, 897, 898-899
Aurículas, 622-626
Australopiteco, 334-336
Autofecundación, 176, 871
Autosomas, 151, 184-185, 195-196. *Véase también* cromosomas
Autótrofos, 16, 534-535
Auxinas, 886-893, 895
Ave del Paraíso, 308, 477
Aves. *Véase también* nombres específicos de aves
comportamiento de dominio, 474-475
delimitación territorial, 476
distribución de las, 499-500
evolución, 330-331, 448
fragmentación del hábitat, 588
generalidades, 457-458
halcones, 515
impronta, 469
migración de las, 469-470, 578
sistema digestivo, 663, 664
sistema respiratorio, 644-645
vida social, 481
Avery, Oswald, 202
Avestruz, 457-458
Aviar, virus de la influenza, 1, 14, 16, 17, 706
Avispa de los higos, 307
Avispa de mar, 427, 429
Avispas, 438, 896
Axón, 613, 735
Azúcares, 38-43, 121-122, 656-657, 860-861. *Véase también* glucosa
Azufre , 22, 28, 545, 852
Azulejo montañés, 343
Azulejo occidental, 343
Azulejo oriental, 343
Azulejos (aves), 343

B

Babosas de mar, 433
Babuinos, 289, 473, 474
Bacillus anthracis, 355, 358, 362, 367, 368
Bacillus thuringiensis, 249, 256
Bacilos, 73
Bacterias
armas biológicas, 355, 358, 362, 367, 368
clasificación de las, 14, 15, 347, 350, 356-357
en los ecosistemas, 537-538
estudio de caso, bacterias "come carne", 691, 695, 703, 710
fijación del nitrógeno, 361, 543, 855
flagelos, 357-358
fotosíntesis, 74
generalidades, 62
humanos y, 360-363
infección de transmisión sexual, 804-805
mutualismo y, 523
nutrición animal y, 361
pared celular, 73
placenta y, 829
resistencia a los antibióticos, 284, 288, 296, 301
supervivencia y reproducción, 147-148, 357-360
transformación, 242-243
Bacterias bastoniformes, 357
Bacterias del azufre, 359-360
Bacterias desnitrificantes, 542
Bacterias esféricas, 357
Bacterias espirales, 357
Bacterias gramnegativas, 356
Bacterias grampositivas, 356
Bacterias patógenas, 362-363, 692
Bacteriófago, 204-205, 364, 365
Bálano, 514
Ballenas, 274, 276, 460, 576
Ballenas asesinas, 523
Banda de Caspary, 851, 852-854
Baobab, 848, 849
Barr, Murray, 235
Barrera hematoencefálica, 744
Bases, 30-32
Basidio, 410
Basidiomiceto, 406-407, 409-410, 414, 417
Basidiomicetos, 410
Basidiosporas, 410
Basófilos, 627
Bastones, 766-768
Bazo, 637, 698
Beadle, George, 220
Beauveria, 415
Belgian Blue, toro, 200, 208, 209, 215
Bernard, Claude, 605
Bicarbonato (HCO_3^-), 684-685
Bifenol A, 590
Bifosfoglicerato (1,3), 131
Big Bend, Parque Nacional, 595-596
Bilis, 45, 668
Biocapacidad, 587
Biocombustibles, 122, 124
Biodegradables, materiales, 539
Biodiversidad
amenazas a la, 587-591
bosque pluvioso, 559
conservación de la, 591-593
generalidades de la biología conservacionista, 582
importancia de la, 12, 582-586
medición de la, 586-587
número de especies, 351-352
sostenibilidad, 595-598
Bioimpronta, 75
Biología de la conservación
amenazas a la biodiversidad, 587-591
conservación de la biodiversidad, 591-593
generalidades, 582
importancia de la biodiversidad, 582-586
medición de la biodiversidad, 586-587
sustentabilidad, 595-598
Biología, niveles de estudio, 2-4
Bioluminiscencia, 576
Biomas, 528, 559
Biomasa, 538
Biopelícula, 358
Biopelículas mucilaginosas, 358
Bioquímica, evolución y, 278
Biorremedio, 362
Biosfera, 2, 3, 489. *Véase también* Ecosistemas
Biotecnología
ADN recombinante natural, 241-244
clonación, 156-157
definición, 241
diagnóstico y tratamiento médico, 252-255
en agricultura, 248-251
en la ciencia forense, 224-248
estudio de caso, 240 246, 248, 261
ética y, 255-256, 260
genoma humano, 251-252
Biotina, 660
Bivalvos, 433, 435
Blastocito, 822
Blastoporo, 816
Blástula, 815
Blaustein, Andrew, 457
Boca, 661, 665-666
Bocio, 724
Bolt, Usain, 774, 778, 783, 789
Bomba de sodio potasio, 738-739
Boro, 852
Borrelia, 357
Borrelia burgdorferi, 362
Bosque caduco templado, 565-566
Bosque de algas marinas, 376, 377, 573
Bosque, ecosistema del, 546, 565-566, 583, 858
Bosque húmedo templado, 566, 567
Bosque pluvial del Amazonas, 560-561, 858
Bosque septentrional de coníferas, 566-567
Bosques caducos, 562, 565-566
Bosques caducos tropicales, 562
Bosques de arbustos, 562
Bosques tropicales de arbustos, 562
Botulismo, 362
Boysen-Jensen, Peter, 890
Branquias, 447, 642-643, 646-647
Briofitas, 389-391
Brock, Thomas, 245, 261
Bronquiolos, 646
Bronquios, 646
Brote terminal, de las plantas, 845, 846
Brotes laterales, de las plantas, 845, 846
Bueyes almizcleros, 481
Buffon, conde de, 268
Búho, 768
Bulbos de narciso, 844
Bulimia, 655, 657, 668, 673
Bunga bangkai, 865, 871, 878, 882
Byers, John, 480

C

Caballito de mar, 452, 816
Caballos, 747
Cabeza de la miosina, 779
Cabeza, de los invertebrados, 423
Cabras, 251
Cacao, 553, 561, 575, 577, 578
Cacilianos, 454. *Véase también* anfibios
Cactus, 563, 568-569, 844, 848
Cadena trófica marina, 536
Cadena trófica terrestre, 536
Cadenas de polipéptidos, 47, 48
Cadenas de transporte de electrones, 117-119, 132-134, 136-138
Cadenas tróficas, 535-537
Café, 553, 561, 575, 577, 578
Caja de Skinner, 466-467
Calabazas, 870
Calamar, 427, 435
Calamar gigante, 420, 435, 443
Calcio (Ca), 22, 659, 684-685, 725, 852
Calcitonina, 725
Calentamiento de la atmósfera
  biocombustibles, 124
  biodiversidad, 591
  bosques pluviosos tropicales, 560-561
  carbono y, 545-549
  efectos humanos, 615
  especiación alopátrica, 311
  evolución, 281
  extinciones en masa, 331-332
Caliza, 542
Callicebus aureipalatii, 305
Calor, 100-101
Calor de vaporización, 32-33
Calor en los ecosistemas, 538-539
Calor específico, 32
Calorías, 656-657
Calostro, 830
Cambio climático, 311, 331-332, 591
Cámbium, 840, 846
Cámbium de corcho, 846-847
Cámbrico, periodo, 323, 327, 331
Campesinos, 581
Campylobacter, 363
Camuflaje, 516-517
Canal auditivo, 762-765
Canales semicirculares, 764
Cáncer, 160-161, 365, 708-709
Candida albicans, 415
Cangrejo hermitaño, 440
Canis lupus, 279
Cannon, Walter, 605
Capa de abscición, 895
Capa electrónica, 22-28
Capacidad de carga, 494-496, 502-503, 504, 505
Capibara, 461
Capilares
  cutáneos, 614
  estructura y función, 629-634
  linfáticos, 635-637
Capital ecológico, 587
Cápsula de Bowman, 680, 684-685
Capullos, 47
Caracoles, 308, 442, 427, 473, 605, 816
Caracoles terrestres, 473
Características sexuales, 236-237
Carbohidratos, 38-43, 79, 656-657
Carbón, 388
Carbonilo, grupo, 38
Carbono (C), 22, 28, 37-38, 852
Carboxílico, grupo, 43-44, 45, 47-48
Carboxilo, grupo, 38
Cardiomiopatía dilatada, 619, 623, 628, 637
Caribú, 80
Caries, 358-362
Cariotipo, 150, 258-259
Carnero cimarrón, 475
Carnívoros, 514-521, 535, 662-663, 664. *Véase también* Depredación
Carotenoides, pigmentos, 844
Carótida, 630
Carpelo, 868
Carragenano, 382
Cartílago, 448, 450, 611-612, 785
Caseína, 47
Catalizadores, 103
Caudados, 820
Caulerpa taxifolia, 370, 379, 383
Causalidad natural, 4
Cavidad gastrovascular, 429, 661
Cavidades corporales, 423, 424
Cebollas, 844
Cech, Thomas, 321
Cefalización, 423
Cefalocordados, 447, 448
Cefalópodos, 435
Cefalosporina, 416
Ceguera al color, 185, 768
Ceguera al verde y al rojo, 185
Celacantos, 446, 448, 450, 451, 453, 461
Celoma, 423
Celomados, 423, 430-432
Célula acompañante, de las plantas, 843
Célula ameboide, 426
Célula asesina natural, 694, 695
Célula B de memoria, 702, 703-705
Célula de membrana
  estructura, 78-82
  intercambio de, 69-70
  movimiento a través de la, 82-92
Célula madre adulta, 826, 827
Célula madre de la microspora, 870-871
Célula madre embrionaria (CME), 826, 827
Célula T de memoria, 703-705
Células
  atributos básicos, 56-57, 60-62
  ciclo celular, 146-147, 158-161, 373
  definición, 2, 3
  división, 64, 145-148, 373
  fuentes de energía, 128-130, 136-138
  metabolismo, 105-109
  plantas, 840-843
  radicales libres y, 24-25
  teoría celular, 11, 56
  transporte de energía, 101-102
Células B, 694, 697-698, 701-703
Células blanco, hormonas y, 714
Células collar, 426
Células de isleta, páncreas, 725-726
Células de la vaina del haz vascular, 113, 114
Células de Sertoli, 797
Células del tubo, 871
Células dendríticas, 694-695
Células en empalizada, 844
Células epiteliales, 425-426
Células esponjosas, 844
Células ganglionares, 767
Células generativas, 871
Células gliales, 613, 734-735
Células guardianes, 844
Células hijas, 145-148
Células intersticiales, 797
Células madre, 146-147, 255, 627, 826, 827
Células meristemáticas, 839-840, 849, 887
Células nerviosas, 613, 734-735
Células neurosecretoras, 720-721
Células pilosas del oído, 762-765
Células plasmáticas, 702
Células poro, 426
Células procariontes
  características de las, 15, 72-74
  ciclo celular, 148, 158-159
  evolución de las, 322-324
  generalidades, 62
  regulación de los genes, 231-232
  síntesis del ARNm, 225
Células punzantes, 428-429
Células T, 694, 697-701, 703
Células T auxiliares, 703
Células T citotóxicas, 703
Células T reguladoras, 701
Celulosa, 41, 63, 122, 656-657
Cenozoica, era, 323
Centeno, 415
Centers for Disease Control and Prevention (CDCP, Centros para el Control y Prevención de las Enfermedades), 363
Centríolos, 60, 62, 64
Centro de reacción, de los fotosistemas, 117-119
Centro respiratorio, en el cerebro, 652
Centro Smithsoniano de Aves Migratorias, 578
Centrómeros, 150, 153
Cephalotes atratus, 522
Cera, 39, 43-44, 45
Cerebelo, 748, 749
Cerebro, 334, 339, 450, 613, 652, 743-744, 747-749, 754
Cerveza, 416-417
Cérvix, 608, 800, 801
Chaparral, 564
Chara, 388
Chargaff, Erwin, 203
Chase, Martha, 203, 204
Chauvet, France, 337
Chícharos, 854, 875, 876
Chicxulub, cráter de, 332
Chimpancés, 342, 345, 346, 352, 474-475
Chironex fleckeri, 429
Chlamydomonas, 168
Chlorella, 326
Chocolate, 553, 561, 575, 577, 578
Chondrichthyes, 448, 451-452
Choque poblacional, 494
Chthamalus, 514
Cianobacterias, 359-360, 412-413
Cianuro, 135
Cicadas, 395-396
Ciclinas, 160-161
Ciclo cardiaco, 623-624
Ciclo de Calvin, 114-115, 120-124
Ciclo de Krebs, 132-134
Ciclo del ácido cítrico, 132-134
Ciclo del agua, 540-541
Ciclo del carbono, 541-542, 545-549
Ciclo hidrológico, 540-541
Ciclo poblacional, 497-498
Ciclos biogeoquímicos, 540
Ciclosporina, 416
Ciempiés, 439-440
Ciencia forense, biotecnología y, 244-248, 252
Cigarros, 649, 829
Ciliados, 372, 379
Cilindro vascular, de las raíces de las plantas, 851, 852-854
Cilio, 62, 64-65, 609, 693, 694-697
Cinasas dependientes de la ciclina, 158, 160-161
Cinetocoro, 153
Cirugía de liga gástrica, 671
Cisteína, 47, 48, 223
Citocina, 254, 698
Citocinas, 886, 887, 891-893
Citocinesis, 151, 152, 153-154
Citocromo, 278
Citoesqueleto, 60, 61, 62, 63-64
Citoplasma, 11, 60, 61, 67-70, 73-74
Citosina, 51, 52, 146, 203, 206-207, 209-213
Citrato, 132-134
Clados, 344, 348-349
Clamidia, 804
Clarkia biloba, 310
Clarkia lingulata, 310
Clase, 14, 344
Claviceps purpurea, 415
Clima, 554-557, 583
Clítoris, 803
Clivaje del cigoto, 815

Clones, clonación, 144, 156-157, 159, 170, 249-250, 333, 810
Cloro (Cl), 22, 659, 684-685, 852
Clorofila, 71-72, 359-360, 386, 843-845, 895. *Véase también* fotosíntesis
Clorofila *a*, 116
Clorofluorocarbonos (CFC), 555
Cloroplastos
  evolución de los, 325-326
  generalidades, 61, 62, 70-72
  protistas, 371, 373
  reacciones luminosas, 113-117
Clostridium botulinum, 362
Clostridium tetani, 362
Cnidaria, 422, 424, 426-429, 661, 793
Cnidocitos, 428-429
Coágulos, 46
Cobre (Cu), 852
Cochinilla, 440
Cóclea, 762-765
Coco, 880
Cocodrilos, 448, 456-457
Cocos, 73
CODIS (Sistema Indicador de ADN Combinado), 248
Codominancia, 186
Codón, 223
Codón de inicio, 223
Codón de terminación, 223, 227, 229
Coenzima *a*, 132
Coenzimas, 104, 658
Coevolución, 298, 512, 515-521, 877-880
Cofia radicular, 850
Cohesión, 28-29, 856
Cola de caballo, 392-393
Cola post-anal, 447
Colágeno, 611-612
Cole, Hunter, 5
Colecistocinina, 672
Colénquima, 840, 841, 842
Coleóptilos, 875
Cólera, 362
Colesterol, 45, 46, 57, 632, 716
Colibrí de cuello rojo, 606
Colibríes, 457-458, 606, 878-879
Colon, 672
Coloración, 279-280, 308, 517
Coloración de advertencia, 517
Coloración de sobresalto, 519
Columna, 450. *Véase también* vértebras
Columna vertebral, 450
Combustible fósil, 542
Combustible, plantas y, 388
Competencia
  comunidades y, 512
  control de poblaciones y, 498-499
  evolución y, 298
  extinción y, 313-315
  generalidades, 473-476
  interespecífica, 498-499, 513, 514
  intraespecífica, 498-499, 514
  nichos ecológicos y, 512-514
Competencia interespecífica, 498-499, 513, 514. *Véase también* Competencia
Competencia intraespecífica, 498-499, 514
Competencia por combate, 498-499
Complejo B, vitamina, 660
Complejo mayor de histocompatibilidad (MHC), 701
Complemento, 698
Comportamiento animal
  apareamiento, 308, 476-479
  competencia, 473-476
  comportamiento humano, 483-485
  comunicación, 470-473
  evolución del, 339
  formación de sociedades y, 480-483
  innato *versus* aprendido, 465-470
  juego, 479-480
  sexo e imitación, 464, 485-486
  sexo y simetría, 464, 485-486
Comportamiento antagonista, 473-474
Comportamiento innato, 465-470
Compuestos, 24-28
Compuestos químicos de las esponjas, 426
Comunicación
  agresión, 473-474
  celular, 92-93
  conducta de apareamiento, 477-479
  delimitación del territorio, 476
  métodos de, 470-473
  plantas, 896-899
Comunicación química, 819
Comunicación visual, 470-471, 473-474, 477-479
Comunidad de chimeneas hidrotermales, 576-577
  Comunidades. *Véase también* ecosistemas; poblaciones
  calentamiento de la atmósfera y, 548-549
  competencia y, 512-514
  definición, 2, 3
  especie clave, 523-524
  importancia de las, 512
  interacciones entre depredador y presa, 514-521
  mejillones, estudio de caso, 511, 514, 515, 529
  mutualismo, 522-523
  parasitismo, 521-522
  sucesión, 524-528
  tamaño, cambios en el, 489-492
Comunidades climáticas, 524, 527-528
Comunidades subclimáticas, 524, 528
Conchas, 432-435
Conclusiones, en el método científico, 5
Condicionamiento, 466-468
Condicionamiento operante, 466-468
Condrocitos, 785
Conducta aprendida, 465-470
Conducta de apareamiento, 295, 475-479
Conducta intuitiva, 483. *Véase también* Comportamiento animal
Conducta sexual, 464, 476-479, 485-486
Conducto auditivo, 762-765
Conducto colector, 681
Conducto urinario, 800
Conejos, 476
Coníferas, 328, 390, 396, 397-398, 866-867
Conjugación, 360
Connell, John, 496, 514
Conos, 766-768
Consejo de Cuidado del Mar (MSC), 575
Conservación de la energía, 99
Conservación natural, 593
Consumidor primario, 535
Consumidores en los ecosistemas, 535
Consumidores secundarios, 535
Consumidores terciarios, 535
Continentes, clima y, 557
  control del, 818-822
Control natal, 808
Controles, en los experimentos, 5
Convolución, 751
Coprolitos, 331
Copulación, 795, 803
Coral, 313, 426-429, 573-575, 795
Corazón, 46, 453, 620-626, 719-720, 729, 783
Corcho, 846, 847
Cordados
  anfibios, 453-455
  celacantos, 453
  clados de, 447-450
  generalidades, 422, 443, 447
  lampreas, 451
  mamíferos, 459-461
  peces cartilaginosos, 451-452
  peces de aletas radiales, 452-453
  peces pulmonados, 453
  reptiles, 455-458
Cordados ectotérmicos, 450, 468
Cordillera mosquera, 304-305
Cordón umbilical, 824
Cordyceps, 415
Corion, 817-818, 822
Córnea, 765-768
Cornezuelo, 415-416
Coroide, 765-766
Corona radiada, 804
Corpúsculo de Meissner, 761-762
Corpúsculo de Pacini, 761-762
Corpúsculo de Ruffini, 761-762
Corredores de vida silvestre, 592-593
Correns, Carl, 181
Corrientes de agua, 569-571
Corrientes de aire, 555-556
Corrientes oceánicas, 556-557
Corteza, 848
Corteza adrenal, 727
Corteza cerebral, 749, 751
Corteza renal, 680
Corteza, vegetal, 847, 851
Cortisol, 727
Cotiledóneas, 839, 875, 877
Courtney-Latimer, Majorie, 446, 451, 461
Coyote, 481
Cráneo, 448, 450
Craniado, 448-450
Crecimiento, 13, 146-147
Crecimiento exponencial, poblaciones de, 490-492, 494
Crecimiento logístico de una población, 494-496
Crecimiento primario, de las plantas, 839-840
Crecimiento secundario, de las plantas, 840
Crestas, 71
Cretácico, periodo, 323, 328, 330, 331
Cretinismo, 723
Cría. *Véase* Reproducción
Cría controlada, 279
Cría selectiva, 241
Crick, Francis, 8, 206, 222
Cristalino, del ojo, 765-766
Cro-Magnon, 337-338
Cromátidas, 150
Cromatina, 60, 61, 65-66
Cromio, 659
Cromistas, 372, 375-376
Cromosoma X, 184-185, 192-195, 235. *Véase también* Cromosomas
Cromosoma Y, 184-185, 192-195. *Véase también* Cromosomas
Cromosomas. *Véase también* Genes/genética
  alelos dominantes y recesivos, 177-178
  células haploides, producción de, 161-166
  ciclo celular, control del, 158-159
  ciclo de las células eucariontes, 149-159
  cromosomas sexuales, 184-185
  división celular, 146-148, 152-155
  generalidades, 10, 51-52, 62, 65-66
  herencia, 182-184
  mutaciones, 159, 162
  poliploide, 312-313
Cromosomas homólogos, 150-151, 161-166, 168-169
Cromosomas sexuales, 151, 184-185, 191-195, 235, 236-237
Crustáceos, 422, 427, 440
Cruza de prueba, 180
Cruzamiento, 163, 164, 169
Ctenóforos, 422, 429
Cuaternario, periodo del Cenozoico, 323
Cucarachas, 280, 762
Cucú, 466
Cuello de botella poblacional, 292-293
Cuerdas vocales, 645
Cuernos, 47
Cuerpo basal, 60, 64
Cuerpo calloso, 751
Cuerpo celular de las neuronas, 734-735
Cuerpo de Barr, 235
Cuerpo en floración, 380

Cuerpo lúteo, 800, 822
Cuerpo polar, 800
Cultivo de tejidos, 74
Cultivo, aparato digestivo, 662, 663, 664
Cultivos
  agricultura sustentable, 583-584, 596-598
  biotecnología y, 248-251, 255-256
  comunidades de subclimas y, 528
  hongos y, 414
Cultivos transgénicos, 248-249, 255-256
Cultivos transgénicos resistentes a insecticidas, 249, 255-256
Currucas, 513-514
Curva en *J*, 491
Curva en *S*, 495
Curvas y tablas de supervivencia, 500-501
Cutícula, 113, 114, 389, 841, 844
Cuvier, Georges, 269, 303

D

Danza de las abejas, 482
Daphnia longispina, 11
Darwin, Charles
  crecimiento demográfico, 492
  estudios de lombrices, 431-432
  fototropismo, 890
  repartición de recursos, 514
  selección natural, 279, 298-300
  teoría de la evolución, 267, 271-274
Datación por carbono, 324
DDT, 590
De cerca
  árbol filogenético, 348-349
  branquias, intercambio a contracorriente, 646-647
  cáncer, ciclo celular y, 160-161
  crecimiento demográfico logístico, 495
  fosfolípidos, 80
  nefronas y formación de orina, 684-685
  partes y replicación del ADN, 210-211
  principio de Hardy-Weinberg, 288
  proteínas y textura del pelo, 50
  reacciones de la matriz de la mitocondria, 133
  señales eléctricas de las neuronas, 738
  transmisión sináptica, 740
De Vries, Hugo, 181
Defensa no específica de las enfermedades, 693, 694-697
Deficiencia inmunitaria combinada grave (DICG), 255, 707-709
Deforestación, 546
Demografía, definición, 501
Dendritas, 613, 734-735
Densidad, crecimiento poblacional y, 496-498, 499
Deposición ácida (lluvia ácida), 545
Depósito de nutrimentos, 540
Depredación
  comunidades y, 512
  evolución y, 298, 325, 327-328
  depredadores clave, 594
  interacciones entre depredador y presa, 514-521
  vista y, 768
Depredadores clave, 594
Deriva continental, 332
Dermis, 614-615
Desarrollo animal
  envejecimiento, 830-831
Desarrollo directo en animales, 814-815, 816
Desarrollo indirecto, animales, 814-815
Desertificación, 563-564
Deshidratación, 686
Desierto de Chihuahua, reserva de biosfera, 595-596
Desiertos, 562-564, 568-569
Desmosomas, 92
Desove, 794
Desoxirribosa, 40
Detección por ultrasonido, 258
Detritófagos, 537-538
Deuterostomo, desarrollo del, 422, 423-424, 447
Devónico, periodo, 323, 328, 331
Día Internacional de la Diversidad Biológica de la ONU, 591
Diabetes, 254, 725-726, 727
Diablos de tasmania, 459-461
Diamond, Jared, 508
Diatomeas, 372, 376
Dicotiledóneas, 839, 845, 846, 849, 875, 876, 877
Dictyostelium, 381-382
Dientes, 662-663
Diferenciación de las células, 146-147, 839-840
Difusión, 82-83, 642
Difusión facilitada, 83, 84-87
Difusión simple, 83, 84-87
Digestión
  bacterias y, 361
  celular, 69
  estudio de caso, dieta hasta la muerte, 655, 657, 668, 673
  generalidades, 616, 661-664
  grasas, 45
  proteínas, 679
  seres humanos, 665-672
  sistema endocrino, 719-720, 729
  tejido epitelial, 608-611
Digestión extracelular, 661
Digestión intracelular, 661-662
Digestión mecánica, 661, 665-666
Digestión química, 661, 665-666
Dinoflagelados, 372, 376-377, 493, 573-574
Dinosaurios, 112, 115, 122, 125, 330
Dióxido de carbono (CO_2), 120-122, 322, 545-549. *Véase también* Sistema respiratorio
Diploides, células, 150, 151, 167
Diplomonados, 372, 374
Dipnoide, 448, 450, 453
  directo e indirecto, 814-815
Dirofilarias, 441
Disacáridos, 39, 40-41
Disco embrionario, 823
Discos intercalados, 623
Disolvente, 29, 82
Distribución agrupada de las poblaciones, 499-500
Distribución aleatoria, de las poblaciones, 500
Distribución espacial de las poblaciones, 499-500
Distribución localizada, 314
Distribución uniforme de las poblaciones, 499-500
Distrofia muscular, 191-192, 194-195
Doble capa fosfolípida, 56-57, 60, 78-81
Dobzhansky, Theodosius, 9
Dolly, oveja clonada, 156
Dolor de espalda, 276
Dominancia incompleta, 186
Dominio apical, 892
Dominio, exhibición de, 474-475
Dominios, 14, 15, 344, 346-350
Dopaje de la sangre, 127-134, 138, 139
Dopamina, 739
Dragón de Komodo, 456
Drogas, 107-109, 829
Drosophila, 819
Duela hepática, 430
Duodeno, 668
Duplicación semiconservativa, 213
Duramen, 847

E

Ébola, virus del, 1, 14, 16, 17, 368
Ecdisona, 719
Ecdizoanos, 422, 424
Ecolocación, 461
Ecología, 489
Economía de la ecología, 584-586
Economía ecológica, 584-586
Ecosistemas. *Véase también* Poblaciones
  calentamiento de la atmósfera, 548-549
  clima, factores que influyen en el, 554-557
  competencia y, 512-514
  comunidades, importancia de las, 512
  conservar, 592-593
  definición, 2, 3
  distribución del agua, 569-577
  diversidad, 582
  especie clave, 523-524
  estudio de caso, aves y granos, 553, 561, 575, 577, 578
  estudio de caso, mejillones, 511, 514, 515, 529
  estudio de caso, salmón, 532, 538, 543, 550
  Everglades, 585
  flujo de energía, 533-539
  flujo de nutrimentos, 533, 540-544
  interacción humana, 544-549
  interacciones entre depredador y presa, 514-521
  mutualismo, 522-523
  parasitismo, 521-522
  plantas y, 386-388
  sucesión, 524-528
  tamaño, cambios en el, 489-492
  vida terrestre, distribución de la, 558-568
  vida, requisitos para la, 557-558
Ecosistemas acuáticos, 544-545, 569-577
Ecosistemas costeros, 573
Ecosistemas de agua marina, 572-577
Ecosistemas marinos, 572-577
Ecoturismo,
Ectodermo, 422, 816, 584
Ectotermo, 606-608
Ecuador, 554-555
Efecto fundador, 293, 295
Efecto invernadero, 546
Efectores, 742
Ehrlich, Anne, 12
Ehrlich, Paul, 12
Eibl-Eibesfeldt, Ireanäus, 484
Eiseley, Loren, 28
Eje terrestre, 554-555
Ejercicio, 615
Electroforesis, 246-247
Electroforesis en gel, 246-247
Electrones, 21, 22-23, 102, 132-134
Elefante africano, 351
Elefante de la india, 351
Elefantes, 351, 471, 523-524
Elefantiasis, 636
Elemento del tubo criboso, 843
Elemento vaso, 842
Elementos, definición de, 2, 21
Elevación, temperatura y, 557
Eliminación, 661
Embrión, 794, 817-818, 824-825
Emigración, 489
Enartrosis, 788
Encefalopatía espongiforme bovina (EEB), 36, 48, 52, 367
Endocitosis, 83, 87-90
Endocitosis mediada por el receptor, 90
Endodermis, 851
Endodermo, 422, 816
Endoesqueleto, 441-442, 776-777
Endofitas, 414
Endogamia, 295
Endometrio, 800
Endorfinas, 739
Endosimbiosis, 373
Endosimbiosis secundaria, 373
Endospermo, 873, 877
Endosporas, 358-359
Endotermos, 606-608
Energía. *Véase también* ATP (adenosín trifosfato); Temperatura
  adquisición de la, 13, 14, 16
  biocombustibles, 124
  carbohidratos y grasas, 656-657
  células y, 61

ciclo de Calvin, 120-122
conservación de la, 599
contracción muscular, 779-783
degradación de la glucosa, 135-136
electrones y, 23, 102
estudio de caso, extinción de los dinosaurios, 112, 115, 122, 125
evolución y, 319, 326
fermentación, 136-138
fijación del carbono, rutas alternativas, 122-124
flujo de energía celular, 97, 99, 105, 109
flujo de los ecosistemas, 533
fuente de, para las células, 128-130
generalidades, 113-115
glucógeno, 41
metabolismo celular, 105-109
mitocondria, 71
reacciones enzimáticas, 103-104
reacciones luminosas, 116-120
reacciones químicas, 100-101
tejido adiposo, 612, 615
tipos de, 98-100
transporte activo, 87-92
transporte celular de, 101-102
transporte de la membrana celular, 83
Energía cinética, 98, 101. *Véase también* Energía
Energía de activación, 100-101, 103, 104
Energía de trabajo, 98. *Véase también* Energía
Energía eléctrica, 319
Energía potencial, 98. *Véase también* Energía
Energía química, 98, 99, 100-101, 101-102. *Véase también* Energía
Energía solar
ciclo de Calvin, 120-122
entropía y, 99-100
estudio de caso, dinosaurios en extinción, 112, 115, 122, 125
fijación del dióxido de carbono, rutas alternativas, 122-124
generalidades, 113-115
reacciones luminosas, 116-120
Energía solar. *Véase también* Fotosíntesis
Enfermedad. *Véase también* Bacterias; Parásitos; Virus
bacterias, 362-363
cáncer, 708-709
defensas, generalidades, 692-694
disfunción del sistema inmunitario, 705, 707-709
estudio de caso, bacterias carnívoras, 691, 695, 703, 710
hongos, 415
infección de transmisión sexual, 804-805
inmunidad, 703-705
inmunidad humoral, 701-703
inmunidad mediada por células, 703
respuesta inmunitaria, 698-701
tratamiento médico, 705
virus, 365, 367
Enfermedad adquirida por alimentos, 363
Enfermedad autoinmunitaria, 707-709
Enfermedad de Creutzfeld-Jakob, 36, 48, 52, 367
Enfermedad de Huntington, 191
Enfermedad de las vacas locas, 36, 48, 52, 367
Enfermedad de Lyme, 362
Enfermedad de transmisión sexual (ETS), 362, 804-805
Enfermedad del desgaste crónico, 52
Enfermedad del olmo holandés, 414
Enfermedad del sueño, 375
Enfermedad infecciosa nueva, 692
Enlace covalente no polar, 26, 27, 28
Enlace covalente polar, 26, 27, 28
Enlace de disulfuro, 47, 50
Enlace químico, 23, 25, 28
Enlaces con la vida diaria
alimentos falsos, 41
bacterias, 74
colección de musgos, 417
divergencia genética humana, 347
fermentación y comida, 139
gambusinos, comportamiento animal, 472
hidrógeno como combustible, 25
placas de vanidad biológica, 305
utilidad de la biología, 16
vida sustentable, 599
Enlaces covalentes, 26, 27
Enlaces de hidrógeno, 856
Enlaces de los genes, 182-184
Enlaces iónicos, 25-27
Enredadera, 849
Entorno abiótico, 297-298
Entropía, 99
Envejecimiento, 25, 236-237, 505-506, 507, 830-831
Envoltura nuclear, 60, 61, 62, 65
Enzima
ADN polimerasa, 244-245
amilasa, 104
ATP sintasa, 103, 119
ATPasa, 103
ciclo celular, control del, 158-159
de ADN recombinante, 254
de hongos, 414
fosfolipasas, 94
generalidades, 38, 45-51
membrana celular, 82
pepsina, 104
procariontes, 73-74
reacciones endergónicas, 103-104
regulación de, 105-109
replicación del ADN, 209-212
restricción, 250, 252
ribosoma, 321
síntesis de proteínas, 223-225
Enzimas de restricción, 250, 252
Enzimas digestivas, 38, 104
Eosinófilos, 627
Ephedra, 396
Epicotiledóneas, 875
Epidermis, 113, 114, 436, 614-615, 840, 841, 846, 847
Epidídimo, 796-797, 799
Epiglotis, 645, 666
Epinefrina, 729
Epitelio estratificado, 609, 614-615. *Véase también* Tejidos epiteliales
Epitelio simple, 609. *Véase también,* Tejido epitelial
Epstein, R., 468
Equidnas, 459
Equilibrio ácido base, 30-32, 108-109. *Véase también* Homeostasis
Equilibrio, conservación del, 764-765
Equinodermos, 422, 427, 441-443
Equisetos, 393
Eritrocito, 612, 626-628
Eritropoyetina (EPO), 127, 628, 686, 729
Erizo de mar, 308-309, 422, 427, 442, 523
Erk David, 81
Erosión, 583
Erupciones volcánicas, 332
Escala del pH, 30-32, 108-109. *Véase también* Homeostasis
Escalas, 47, 455
Escalera de la naturaleza, 267-268
Escalopas, 434
Escarabajo de la papa, 438
Escarabajos, 437, 438, 878
Escarabajos bombarderos, 438, 521
Escherichia coli, 148, 232, 242, 357, 360, 363, 628
Esclera, 766
Esclerénquima, 840, 841, 842, 843
Esclerosis múltiple, 707-709
Escorpiones, 439
Escroto, 796-797
Esfínter, músculos del, 667
Esfínter pilórico, 667
Esfínteres precapilares, 634
Esófago, 662, 666
Espacio intermembranoso de la mitocondria, 132
Espadas plateadas, 313, 314
Especiación alopátrica, 310-311
Especiación simpática, 310, 311-313
Especie. *Véase también* biología de la conservación
aislamiento reproductivo, 306-309
conteo de, 313
definición de, 2, 3, 304-306
diversidad, 582
especiación, 309
estudio de caso, especies nuevas, 303, 315
extinción, 313-315, 586-587
formación de especies nuevas, 309-313
número de, 351-352
taxonomía, 343-346, 351
Especie amenazada, 586-587
Especie biológica, concepto de, 304. *Véase también* Especies
Especie vulnerable, 586-587
Especies clave, 523-524, 586, 594
Especies en peligro, 586-587
Especies en peligro crítico, 586-587
Especies híbridas, 308-309, 310
Especies invasoras
biodiversidad, 590
crecimiento de las, 492, 494
estudio de caso, ostiones cebra, 511, 514, 515, 529
interacciones en las comunidades, 520
palomillas moteadas, 498-499
Espermátidas, 797
Espermatocitos primarios, 797
Espermatocitos secundarios, 797
Espermatóforo, 795
Espermatogénesis, 797
Espermatogonio, 797
Espermatozoide
animales, 793-794
ciclo celular, 147-148, 151
evolución y, 328, 330
plantas, 391, 394, 867, 868
seres humanos, 796-797, 803
Espículas, 426
Espina bífida, 258, 259
Espinosos, 475-476, 477-478
Espiráculos, 643
Espirilos, 72
Espirogira, 382
Esponjas, 327, 421, 424-426, 642, 661-662
Esponjistatina, 426
Esporangio, 394, 407-408
Esporas, 866-867
ascomicetos, 410-411
badisiosporas, 410
endosporas bacterianas, 358-359
enfermedades que causan, 415
generaciones alternadas, 167
helechos, 394
hongos, 405-406
plantas, 386
quitridas, 407
zigomicetos, 407-408
Esporofita, 386, 866-867, 869
Esporozoarios, 379
Esqueleto, 775-777, 779-783, 787-788
Esqueleto apendicular, 784
Esqueleto axial, 784
Esqueleto hidrostático, 430, 432, 775
Esquistosoma, 430
Estambre, 868
Estanques, 527
Estatolitos, 890
Esterilización, 806
Esteroides, 39, 44-45, 713, 717, 726, 730, 778
Esteroides anabólicos, 713, 717, 726, 730, 778
Estigma, 399-400, 868
Estilo, de las flores, 868
Estímulos, respuesta a los, 13
Estómago, 665, 666, 667, 669

Estomas, 113, 114, 389, 844, 857-860
Estrada, Alejandro, 874
Estradiol, 45
Estramenópilos (cromistas), 372, 375-376
Estrellas de mar, 422, 427, 442, 523
Estrés, 726-727
Estribo, 762-765
Estrógeno, 45, 234-235, 716, 726, 796, 822, 826-827
Estromas, 71, 113, 114, 115, 120-124
Estructura cuaternaria de las proteínas, 50-51
  estructura de la, 78-82
  intercambio de la, 69-70
  movimiento a través de la, 82-92
Estructura primaria, de proteínas, 48-49, 104
Estructura secundaria, de las proteínas, 48-49, 104
Estructura terciaria, de las proteínas, 48-49, 104
Estructuras análogas, 277
Estructuras sensoriales, 450, 456
Estructuras vestigiales, 276
Estuarios, 535, 573
Estudio de caso
  adelgazar hasta morir, 655, 657, 668, 673
  aplastados por el hielo, 20
  armas biológicas, 355, 358, 362, 367, 368
  bacterias "come carne", 691, 695, 703, 710
  biotecnología, evidencias del ADN, 240, 246, 248, 261
  calamar gigante, 420, 435, 443
  celacantos, 446, 451, 461
  circulación, 619, 623, 628, 637
  clonación, 144, 159, 170
  color de las hojas, 862
  crianza de un rinoceronte, 792, 796, 802, 810
  deportistas, refuerzo del rendimiento, 127-134, 138, 139
  ecosistemas, 553, 561, 575, 577, 578
  energía liberada, 97, 99, 105, 109
  especie invasora, 370, 379, 383
  especies nuevas, 303, 315
  esteroides anabólicos, 713, 717, 726, 730
  evolución de las poblaciones, 284, 288, 296, 301
  evolución humana, 317, 340
  fibrosis quística, 217, 227, 231, 236
  fotosíntesis, extinción de los dinosaurios, 112, 115, 122, 125
  homeostasis animal, 604, 608, 612, 615
  hongos de miel, 403, 411, 414, 418
  Isla de Pascua, 488, 495, 502, 508
  lirio hediondo, 385, 389, 400, 401
  mariposa monarca, 581, 595, 600
  mejillones, 511, 514, 515, 529
  muelas del juicio, evolución de las, 266, 278, 282
  músculos de deportistas, 774, 778, 783, 789
  músculos, mutaciones y miostatina, 200, 208, 209, 215
  oídos biónicos, 758, 759, 770
  plantas depredadoras, 885, 897, 898-899
  plantas que dan flores, 865, 871, 878, 882
  proteínas sorprendentes, 36, 48, 52
  refacciones para el organismo humano, 55, 60, 67, 74-75
  salmón, 532, 538, 543, 550
  sexo y simetría, 464, 485-486
  síndrome de alcoholismo fetal, 813, 826, 831
  síndrome de Marfan, 173, 180, 189, 196
  sistema nervioso, 733, 741, 752, 755
  tabaquismo, 640, 650, 653
  veneno, 77, 81, 94
  VIH/sida, orígenes del, 342, 346, 352
  virus, 1, 14, 16, 17
Estudios de gemelos, 485
Etanol, 108, 129, 138
Ética
  atletas, refuerzos del rendimiento, 139
  biotecnología, 255-256, 260
  extinción de las especies, 294
  investigación viral, 17
  pruebas animales, 75
  pruebas genéticas prenatales, 196
Etileno, 886, 887
Etiquetas de los alimentos, 46, 659-660
Etología, 468
Eucalipto, 398
Eucariontes, células
  ciclo celular, 158-159, 165-167
  clasificación, 15
  degradación de la glucosa, 135-136
  evolución de los, 325
  generalidades, 62-72
  regulación genética, 232-235
  reproducción, 149-159
  reproducción sexual, causas de la, 159, 162
  respiración celular, 130-136
  síntesis de ARNm, 225, 226
Euforbio, 389
Euglena, 375
Euglenozoos, 372, 374-375
Eukarya, 14, 15, 350
Euplotes, 373
Evaluación del Ecosistema Millennium, 583
Everglades, 585
Evolución
  adaptaciones terrestres, 328-331
  altruismo, vida social y, 481
  aparato respiratorio, 641-645
  árbol filogenético, 348-349
  aves, 457-458
  causas de la, 287-297
  coevolución, 298, 512, 515-521
  conducta de apareamiento, 476-479
  corazón de los vertebrados, 622
  cordados, 448
  estudio de caso, muelas del juicio, 266, 278, 282
  poblaciones, 284, 288, 296, 301
  evidencias de la, 275-278
  extinción, 313-315, 331-333
  formación de nuevas especies, 309-313
  generalidades, 9-11
  genes y, 285-287
  genética molecular y, 346
  historia del estudio, 318-322
  interacciones entre depredador y presa, 515-521
  invertebrados, 421-424
  mamíferos, 459
  micorrizas, 413
  organismos multicelulares, 326-328
  organismos primitivos, 322-326
  peces, 453
  plantas, 388-389, 400
  plantas que dan flores, 399
  poblaciones y, 279-281
  primeras ideas sobre la, 267-271
  repartición de los recursos, 513-514
  reproducción de las plantas, 866-867, 877-880
    reptiles, 456
    resistencia a los antibióticos, 296-297
    selección natural, 271-274, 297-300
    seres humanos, 317, 333-339, 340
    taxonomía y, 344
Evolución convergente, 277
Evolución prebiótica, 319
Excavados, 372, 374
Excreción, 677-678. *Véase también* Aparato urinario
Exocitosis, 60, 83, 87-89, 90, 91
Exoesqueleto, 44, 328, 329, 436, 776
Exones, 226
Experiencia y aprendizaje, 468
Experimento de Miller-Urey, 319, 320
Experimentos, 5, 6-7
Experimentos de Hershey-Chase, 205
Extinción, 269-271, 310, 313-315, 331-333, 586-587. *Véase también* Biología de la conservación
Extinción de fondo, 586-587
Extinción en masa, 331, 586-587
Exxon Valdez, 362

F

Factor de crecimiento de la epidermis, 158-159
Factores de coagulación, 254
$FADH_2$ (flavina adenina dinucleótido), 102, 132, 134
Fagocitos, 695
Fagocitosis, 90, 91
Faláceas, 410
Familia, 14, 344
Fant, Josh, 615
Faringe, 645, 665, 666
Fármacos antivirales, 365, 367
Fascitis necrotizante, 362
Fechación radiométrica, 324
Fecundación, 871-873. *Véase también* Reproducción
Fecundación entre especies, 308-309
Fecundación externa, 794
Fecundación *in vitro*, 807
Fecundación interna, 795
Fecundidad, nivel de reemplazo, 503-504, 506, 508
Fenilalanina, 41, 48, 106, 223
Fenilcetonuria, 106
Fenotipos
  dominancia incompleta, 186
  entorno, expresión de los genes y, 187
  evolución y, 285-287
  generalidades, 178-182
  herencia poligenética, 187
  pleiotropía, 187
  selección natural y, 297-299
  trastornos genéticos, 189-196
Fermentación, 129, 130, 136-138, 417
Fermentación alcohólica, 137, 138
Fermentación láctica, 137-138
Feromonas, 472-473, 476, 479, 482, 484-485
Fertilidad, 806-809
Fertilidad al nivel del reemplazo (FNR), 503
Fertilización cruzada, 176
Fertilización doble, 873
Fertilización, plantas que dan flores, 399-400
Feto, 824, 825
Fibras de Purkinje, 625-626
Fibrilación cardiaca, 626
Fibrina, 629
Fibrinógeno, 627, 629
Fiebre, 604, 608, 612, 615, 695-697
Fiebre del valle, 415
Fijación del carbono, 120-122, 122-124. *Véase también* Fotosíntesis
Fijación del nitrógeno, 855, 856
Filamento, 868
Filamentos delgados musculares, 778, 780
Filamentos gruesos musculares, 778, 780
Filamentos intermedios, 63-64
Filodendro, 865, 882
Filogenia, 344-345, 348-349, 351
Filtración renal, 682
Filum, 14, 344
Fimbria, 800
Fire, Andrew, 234
Fisiología animal
  defensa contra las enfermedades
    cáncer, 708-709
    defensas no específicas, 693, 694- 697
    disfunción del sistema inmunitario, 705, 707-709
    generalidades, 692-694
    inmunidad, 703-705
    inmunidad humoral, 701-703
    inmunidad mediada por células, 703
    respuesta inmunitaria, 698-701
    sistema inmunitario adquirido, 697-698
    tratamiento médico, 705
  desarrollo

control del, 818-822
directo o indirecto, 814-815
envejecimiento, 830-831
humano, 822-830
principios del, 814
proceso de, 815-818
estudio de caso
adelgazar hasta la muerte, 655, 657, 668, 673
bacterias "come carne", 691, 695, 703, 710
circulación, 619, 623, 628, 637
crianza de un rinoceronte, 792, 796, 802, 810
esteroides anabólicos, 713, 717, 726, 730
homeostasis, 604, 608, 612, 615
músculos, 774, 778, 783, 789
oído, 758, 759, 770
síndrome de alcoholismo fetal, 813, 826, 831
sistema nervioso, 733, 741, 752, 755
tabaquismo, 640, 650, 653
trasplantes de riñón, 676, 683, 687
homeostasis, generalidades, 605-608
nutrición y digestión
digestión, generalidades, 661-664
requisitos nutrimentales, 656-661
seres humanos, 665-672
reproducción
fertilidad, 806-809
generalidades, 793-796
seres humanos, 796-806
respiración
evolución de la, 641-645
generalidades, 641
seres humanos, 645-653
sentidos
dolor, 769-770
estímulos mecánicos, 761-762
oído, 762-765
quimiorreceptores, 768-769
sistema nervioso, 759-761
vista, 765-768
sistema circulatorio
corazón de los vertebrados, 622-626
generalidades, 620-621
sangre, 626-629
sistema linfático y, 635-637
vasos sanguíneos, 629-634
sistema endocrino
comunicación celular, 714-715
estructuras y funciones de los mamíferos, 719-730
hormonas animales, 715-719
sistema musculoesquelético
contracciones musculares, 779-783
esqueleto vertebral, 783-787
generalidades, 775-777
movimiento del esqueleto, 787-788
músculos cardiaco y liso, 783
sistema nervioso
células nerviosas, 734-735
estructuras y funciones, 743-755
flujo de información, 741-742
organización del, 742
transmisión de las señales, 735-741
sistema urinario
estructura del, 679-682
función del, 678-679
generalidades, 677
homeostasis y, 683, 686-688
invertebrados, 677-678
orina, 682-683
Fisiología de las plantas. *Véase* Anatomía y fisiología de las plantas
Fisión, 793
Fisión binaria, 148, 360
Fitocromo, 893-894
Fitoplancton, 376-379, 536, 569
Flagelos, 62, 64-65, 357-358, 376
Flavina adenina dinucleótido ($FADH_2$), 102, 132-134
Fleming, Alexander, 8
Floema, 840, 842-843, 844, 846, 847
Flor cadáver, 385, 389, 400, 401, 865, 871, 878, 882
Flor completa, 868. *Véase también* Flores
Flores, 838, 865, 868-873, 871, 878
Flores imperfectas, 870
Flores incompletas, 870
Florígenos, 886, 887, 894
Fluidos, definición, 82
Flujo de genes, 311-312
Flujo masivo, 642
Flúor (F), 22, 659
Focas, 292-293
Folículo piloso, 614-615
Folículos, 800
Fondo para Reforestación Michoacano, 600
Foraminíferos, 372, 380
Forgacs, Gabor, 75
Formación reticular, 749
Formaldehído, 108
Fosfenolpiruvato (PEP), 123, 131
Fosfoglicerato, 131
Fosfolipasas, 94
Fosfolípidos, 39, 44, 45, 78-82
Fósforo (P), 22, 28, 543-545, 659, 852
Fósiles
aves, 457-458
celacantos, 461
craniados, 448, 450
edad de los, 322, 324
evolución humana, 317, 334-339, 336, 340
evolución y, 268-271, 275
mamíferos, 331
Precámbrico, del, 326-328
Fotones, 116-117
Fotopigmentos, 765-768, 893-894
Fotorreceptores, 375, 759, 765-768
Fotorrespiración, 122-124
Fotosíntesis
algas rojas, 382
bacterias, 74, 359-360
ciclo de Calvin, 120-122
ciclo del carbono, 541-542
cloroplastos, 71-72
energía celular de la, 128-129
energía de la, 101, 102
estomas y, 857
estudio de caso, extinción de los dinosaurios, 112, 115, 122, 125
evolución de la, 324-325
fijación del carbono, rutas alternativas, 122-124
flujo de energía del ecosistema, 387, 533-535
generalidades, 13, 113-115
hojas, 843-845
protistas, 371, 373
reacciones luminosas, 116-120
tejidos vegetales, 841-842
Fotosistemas, 117-119
Fototropismo, 888-889
Fóvea, 766
Fragmentación del hábitat, 588
Frailecillo, 520
France, Chauvet, 337
Franklin, Rosalind, 203, 206
Fresas, 848, 849
Fructosa, 40, 130
Fructosa bifosfato, 130
Fructosa-1,6-bifosfato, 131
Fructosa-6-fosfato, 131
Fruto, 868, 873, 875, 880-881, 895
Frutos, 400
Fucus, 377
Fuegos, manejo de, 528
Fundación Bill y Melinda Gates, 257

G

Galactosa, 40
Gametofitos, 386, 399-400, 866-867, 869, 870-871, 873
Gametos. *Véase también* Reproducción
aparato endocrino, 726
fusión de los, 169
incompatibilidad de los gametos, 308-309
plantas, 386, 393, 394
reproducción sexual, generalidades, 147-148, 151
Gamow, George, 222
Ganglio radical dorsal, 744-745
Ganglios, 430, 742. *Véase también* Nervios/sistema nervioso
Ganglios basales, 749
Ganglios linfáticos, 698
Gansos, 295, 747
Gansos de nieve, 295
Garrod, Archibald, 220
Gas de invernadero, 124, 546
Gases nerviosos, 108
Gastrina, 672
Gastrópodos, 433
Gastrulación, 815-816, 823
Gato salvaje europeo, 310
Gatos silvestres, 310
Gause, G.F., 513
Gemación, de esponjas, 424, 793
Gemelos fraternos, 485
Gemelos idénticos, 485
Gen *Bt*, 249, 256
Generación espontánea, 318, 319
General Sherman, árbol, 403
Genes estructurales, 232
Genes homeobox, 819
Genes ligados al sexo, 184-185. *Véase también* Cromosomas
Genes reguladores, 231-232
Genes supresores de tumores, 160-161
Genes/genética. *Véase también* Biotecnología; Genotipos; Fenotipos
aislamiento genético, 310-311, 311-313
alelos dominantes y recesivos, 177-178
alelos múltiples, 186-187
alelos recesivos, 189-190
anticuerpos, 699-701
base física de la herencia, 174-175
causas de la reproducción sexual, 159, 162
ciclo celular, 145-148, 158-159
codificación de información en el ADN, 207-208
código genético, 222-223
conducta animal y, 469
conjugación, 360
cromosomas sexuales, 183-185
deriva génica, 290-293, 295, 310, 311
desarrollo embrionario, 818-822
descubrimiento del ADN, 201-203
detección prenatal, 258-259
divergencia genética de las poblaciones, 310
diversidad genética, 582
división meiótica de células haploides, 161-166
en la ciencia forense, 244-248
enfermedades y defectos, 295
estructura del ADN, 203, 206-207
evolución y, 10
experimentos de Mendel, 175-176
flujo de genes, 286, 289-290
genes en el mismo cromosoma, 182-184
genes homeobox, 819
herencia de rasgo único, 176-180
herencia de rasgos múltiples, 180-182
herencia poligénica, 187
medio ambiente, expresión genética y, 187
mutaciones del ADN, 213-214, 229-231
mutaciones, evolución y, 287-289
pleiotropía, 187
poza genética, 286
Proyecto del Genoma Humano, 251-252, 256, 260, 346
recombinación, 183, 241-243
recursos genéticos, 583-584
regulación de los genes, 231-235
replicación del ADN, 209-213

reproducción de células eucariontes, 149-159, 165-167
síntesis de las proteínas, 218-229
sistemas de clasificación y, 345-346
teoría celular, 11
trastornos genéticos, 189-196
variabilidad genética, 168-169
Genética molecular, evolución y, 346
Genotipos
dominancia incompleta, 186
entorno, expresión de los genes y, 187
evolución y, 285-287
generalidades, 178-182
herencia poligénica, 187
pleiotropía, 187
trastornos genéticos, 189-196
ventajas de los, 295-297
Genus, 14, 343-346
Geología, evolución y, 269
Germinación de semillas, 875-876, 887-889
Giardia, 374
Giberelinas, 886, 887, 888, 895
Gimnospermas, 390, 395-398, 866-867, 868
Ginkgo biloba, 395
Giro, 557
Glándula pineal, 719-720, 729
Glándula suprarrenal, 719-720, 726, 727
Glándulas, 609, 611, 615
Glándulas bulbouretrales, 796-797, 799
Glándulas endocrinas, 611, 715
Glándulas exocrinas, 611
Glándulas gástricas, 667
Glándulas mamarias, 459, 830
Glándulas paratiroideas, 719-725
Glándulas salivales, 666
Glándulas sebáceas, 615
Glándulas sudoríparas, 615
Gliceraldehído-3-fosfato (G3P), 130, 131
Glicerol, 43-44, 45
Glicina, 223, 739
Globulinas, 627
Glóbulos rojos, 48-49, 51, 82, 87, 230, 612, 626-629
Glomeromicetos, 406-409
Glomérulos, 680
Glucagón, 725-726
Glucocorticoides, 727
Glucógeno, 41, 109, 656-657
Glucólisis, 128-130, 131, 138
Glucoproteínas, 79, 81-82
Glucosa, 39-40, 101-102, 122, 128-130, 131, 656-657, 725-726, 727. *Véase también* homeostasis
Glucosa-6-fosfato, 131
Glutamato, 739
Glutamato monosódico (MSG), 769
Glutamina, 223
GMO (organismos genéticamente modificados), 241, 255-256
Gnetofitas, 396-397
Golgi Camillo, 68
Gónadas, 719-720, 793
Gonadotropina coriónica, 803, 822
Gonorrea, 362, 804
Goodall, Jane, 474-475
Gorgojos, 497
Gorrión, 307
Gorrión corona blanca, 307
Gorrión de cuello blanco, 307
Gould, Stephen Jay, 339
Gradientes de concentración, 82-83, 85-89
Gradientes, definición de, 82
Gran ave del Paraíso, 308
Grana, 71
Grandes Lagos, 511, 514, 515, 529, 590
Granos de maíz, 875, 876
Grasas, 43-44, 45, 657, 668
Gravedad, equilibrio y, 764-765
Gravedad, germinación de las semillas y, 888-890
Gravitropismo, 889
Griffith Frederick, 201
Grillos, 471, 476, 477
Gripe aviar, 1, 14, 16, 17
Grulla blanca, 493
Grullas, 493
Grupo fosfato, 38, 51-52
Grupo hidroxilo, 38
Grupo Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC), 547
Grupo sulfhidrilo, 38, 47
Grupos funcionales de moléculas orgánicas, 37, 38
Grupos monofiléticos, 349
Grupos parafiléticos, 349
Guanina, 51, 52, 146, 203, 206-207, 209-213
Guardián de la salud
alergias, polen, 869
antioxidantes, 26
arroz dorado, 257
cadenas tróficas y toxinas, 539
células madre, 826, 827
ciclos de altibajos, 493
colesterol, grasas trans, corazón, 46
consumo de azúcar y peso, 137
detección genética prenatal, 258-259
diabetes, cura para la, 727
distrofia muscular, 194-195
drogas, neurotransmisores y adicción, 750
enfermedad cardiovascular, 632-633
genética, evolución y medicina, 227
infecciones de transmisión sexual, 804-805
insuficiencia renal, 681
intolerancia a la lactosa y fenilcetonuria, 106
invertebrados, enfermedad humana y, 434
osteoporosis, 787
placenta, 829
reproducción y alta tecnología, 807
sexo, envejecimiento y mutaciones, 236-237
tabaquismo, 649
trastornos de la alimentación, 671
virus de la gripe, 706
Guardián de la Tierra
¿hemos excedido la capacidad de carga de la Tierra?, 504, 505
biocombustibles: ¿son falsos sus beneficios?, 124
biodiversidad, 12
decepción endocrina, 728
donde hay humo hay germinación, 888
el agujero en la capa de ozono. Una perforación en nuestro escudo protector, 555
especies invasoras trastornan las interacciones de las comunidades, 520
hibridación y extinción, 310
la humanidad promueve la evolución a gran velocidad, 281
los peligros de reducir la poza génica, 294
los polos en peligro, 549
los sorprendentes impactos de las selvas tropicales sobre el clima y su propio crecimiento, 858
polinizadores, diseminadores de semilla y arreglo del ecosistema, 874
ranas en peligro, 456, 457
restauración de los Everglades, 585
restauración de un depredador clave, 594
salvar a las tortugas marinas, 589
Guepardo, 460, 517
Guerra química, interacciones de presa y depredador, 521
Gurdon, John, 156
Gusanos, 422, 424, 427, 432, 434, 440-441
aparato circulatorio, 621
aparato excretorio, 677-678
evolución de los, 327, 422
homeostasis, 605
lombrices, 422, 424, 427, 440-441
músculos, 775-776
platelmintos, 422, 424, 426, 429-430
reproducción, 794
Gusanos segmentados, 422, 427, 430-432
Gusanos zombis, 576
Gusto, sentido del, 769, 770

H

Hábitat, 313-315, 359, 456, 457, 587-589. *Véase también* Ecosistemas
Habituación, 466-467, 468, 469
Haces musculares, 762
Haces vasculares, 113, 114, 844, 846
Halcón de cola roja, 515
Halcones, 515
Haldane, John B.S., 318
Hámster, 476
Haploides, células, 151, 161-166, 167
Hardy, Godfrey, H., 286
Haz auriculoventricular (HAV), 625
Hebra molde, 224
Heces, 672
Helechos, 390, 393, 867
Helechos epifitos, 393
Hélice, 48-49
Helicobacter pylori, 669
Hemisferio cerebral, 749
Hemo, 48-49, 51
Hemoceloma, 433
Hemodiálisis, 681
Hemofilia, 191-192
Hemoglobina, 627-628, 650, 651
anemia de células falciformes, 51, 190-191, 252, 253, 256, 259, 260, 300
estructura y función, 47, 48-49, 51
mutaciones de la, 230
Hemolinfa, 620-621, 678
Hendidura branquial, 447
Hendidura sináptica, 737
Henson, Jim, 691
Hepáticas, 390-391, 867
Herbicidas, 596-597, 728
Herencia. *Véase también* Genotipos; Fenotipos
alelos dominantes y recesivos, 177-178
alelos múltiples, 186-187
alelos recesivos, 189-190
bases físicas de la, 174-175
ciclo celular, 145-148, 158-159
codificación de información en el ADN, 207-208
descubrimiento del ADN, 201-203
división meiótica de células haploides, 161-166
dominancia incompleta, 186
entorno, expresión de los genes y, 187
estructura del ADN, 203, 206-207
experimentos de Mendel, 175-176
genes del mismo cromosoma, 182-184
herencia de rasgos múltiples, 180-182
herencia poligenética, 187
mutaciones del ADN, 213-214, 229-231
pleiotropía, 187
rasgos únicos, 176-180
recombinación genética, 183
regulación de los genes, 231-235
replicación del ADN, 209-213
reproducción de las células eucariontes, 149-159, 165-167
reproducción sexual, 159, 162, 184-185
síntesis de proteínas, 218-229
trastornos genéticos, 189-196
variabilidad genética, 168-169
Herbívoros, 514-521, 535, 662-663, 664, 768
Herencia, evolución y, 10. *Véase también* Genes/genética
Herencia poligenética, 187, 188
Heridas, limpieza de las, 434
Hermafroditas, 794
Herpes genital, 804
Herpetologistas, 456, 457
Hershey, Alfred, 202-203, 204
Heterocigotos, 175, 285-287
Heterótrofos, 16, 535
Hidra, 661, 663, 743

Hidrógeno (H), 22, 25-32, 102, 117-119, 134-135, 852
Hidrólisis, 38
Hidrozoos, 426-429
Hiedra, 849
Hielo, 33
Hierro (Fe), 22, 659, 852
Hifas, 404-410
Hígado, 630, 666, 668
Hipermétrope, 766
Hipertensión, 624
Hipertermia, 604, 608, 612, 615
Hipocampo, 749
Hipocotiledóneas, 875
Hipófisis anterior, 720-721, 724
Hipófisis, glándula, 683, 719-720, 798
Hipófisis posterior, 720-721
Hipotálamo, 719-721, 724, 749, 798
Hipótesis, 5
Hipótesis de la redundancia, 586
Hipótesis del río, 586
Hipótesis endosimbiótica, 70, 325-326
Histamina, 696
Histidina, 223
Histones, 149
Histoplasmosis, 415
Hobbit, 317, 340
Hoja primordial, 845
Hojas, 400, 836, 838, 841, 843-845, 862
Homeostasis
  aparato urinario, 677, 678-679, 683, 686-688
  estudio de caso, 604, 608, 612, 615
  generalidades, 13, 605-608
  organización del cuerpo, 608-616
Hominino, fósiles del, 334-339
Homo erectus, 335, 336, 338-339, 340
Homo ergaster, 335, 336
Homo floresiensis, 317, 340
Homo habilis, 335, 336
Homo heidelbergensis, 335, 336, 338-339
Homo neanderthalensis, 335, 336, 337, 338
Homo sapiens, 317, 334, 335, 336, 337, 338, 340, 347
Homoceloma, 620-621
Homocigoto, 175, 285-287
Homología molecular, 278
Hongo estrella de tierra, 405
Hongos
  clasificación, 14
  en los ecosistemas, 537-538
  estudio de caso, hongos de la miel, 403, 411, 414, 418
  grupos principales, 406-412
  impacto en los seres humanos, 414-417
  interacciones con otras especies, 412-414
  mutualismo, 523
  pared celular, 63
  principales características, 404-406
  reproducción, 147-148
Hongos copa, 412
Hongos en repisa, 410
  hongos y, 414
  sustentable, 583-584, 596-598
Hooke, Robert, 58
Hormigas, 437, 438, 481-482, 522
Hormigas negras, 522
Hormona adrenocorticotrópica (ACTH), 721
Hormona antidiurética (ADH), 683, 684-688, 721
Hormona del crecimiento, 47, 254, 721
Hormona foliculoestimulante, 721, 796
Hormona liberadora de la gonadotropina, 796
Hormona luteinizante, 721, 796
Hormona paratiroidea, 725
Hormona tiroideoestimulante (HTE), 721, 724
Hormonas
  animales, generalidades, 715-719
  anticoncepción, 809
  comunicación celular, 714-715
  digestión y, 672
  enlace y transporte celular, 81, 93
  frecuencia cardiaca y, 626
  generalidades, 611
  glándula hipófisis, 720-721
  hipotálamo, 720-721
  hormonas sexuales, acción de las, 234-235
  placenta y, 826-827
  plantas, 841-842, 886-895
  producción sintética de, 254
  proteínas como, 47
  síntesis de, 45
  sistemas de retroalimentación, 608
Hormonas endocrinas, 715
Hormonas inhibitorias, 720
Hormonas liberadoras, 720
Hormonas locales, 714-715
Hormonas sexuales, 45
Huella de carbono, 546
Huella ecológica, 504, 587
Hueso compacto, 785
Hueso esponjoso, 785
Huesos
  esqueleto vertebral, 783-787
  músculos y, 775-777, 779-783, 787-788
  tejido, 612
Huevo amniótico, 455, 817-818
Huitlacoche, 414
  humano, 822-830
Hume, David, 681
Humedales, 569-572, 571-572
Humor acuoso, 765-766
Humor vítreo, 765-766
Hutchinson, Evelyn, 99
Hutton, James, 269
Hydra, 147, 152, 426, 428
Hyla stingi, 305

I

Ibuprofeno, 108
Iguana, 606
Imágenes por resonancia magnética funcional, 754
Imitación agresiva, 521
Implantación, 822
Implantes cocleares, 758, 759, 769-770
Impronta, 469
Incendios, 888
Incendios forestales, 888
Incesto, 484
Incompatibilidades mecánicas en el apareamiento, 308, 309
Índice de dolor punzante, 438
Índice de masa corporal (IMC), 657, 671
Índice de mortalidad, 490-492
Índice de natalidad, 490-492
Indonesia, 303
Inducción, 819
Inductores de tumores, plásmidos (Ti), 250
Infecciones carnívoras, 362, 691, 695, 703, 710
Infertilidad, 309
Ingeniería genética. *Véase* Biotecnología
Ingestión, 661
Inhibición competitiva, 107
Inhibición no competitiva, 107
Inhibición por la retroalimentación, 107, 108
Inmigración, 489
Inmunidad adquirida, 705
Inmunidad humoral, 701-703
Inmunidad mediada por células, 703
Insecticidas, 108, 590, 596-597
Insectos
  aparato excretorio, 678
  aparato respiratorio, 643
  estructuras sociales, 481-482
  generalidades, 422, 427, 437-438
  muda, 718-719
  mutualismo, 523
  vista, 766
Insensibilidad a los andrógenos, 236-237
Inserción de los músculos, 788
Insuficiencia cardiaca, 623
Insulina, 47, 254, 725-726
Integumento de las plantas, 871
Intercambio a contracorriente, 643, 646-647
Intercambio de gases, 642-643, 649-651. *Véase también* Aparato respiratorio
Interfase, 151-152,
Interneuronas, 742
Internodos, en tallos vegetales, 845
Interruptores endocrinos, 539
Intestino delgado, 664, 668-669
Intestino grueso, 666, 672
Intestinos, 630, 666-669, 672
Intolerancia a la lactosa, 106, 670
Intoxicación por alimentos, 109
Intrones, 226
Inundaciones, control de las, 583
Invertebrados
  anélidos, 430-432
  anémonas abombadas, 429
  aparato circulatorio, 620
  aparato excretorio, 677-678
  artrópodos, 436-440
  cnidarias, 426-429
  cordados, 443
  defensa de las enfermedades, 693-694
  equinodermos, 441-443
  esponjas, generalidades, 424-426
  estudio de caso, calamar gigante, 420, 435, 443
  evolución de los, 421-424
  filia, generalidades, 424
  homeostasis, 605
  lombrices, 440-441
  moluscos, 432-435
  platelmintos, 429-430
  principales características, 421
Invertebrados marinos, 605
Investigación científica
  acuaporinas, 86
  ARN, 234
  bacteriófagos, ADN, 204-205
  clonación, 156-157
  Darwin, Charles, 272
  desarrollo animal, mecanismos del, 820-821
  doble hélice de ADN, 208
  experimentos controlados, 6-7
  genética molecular y evolución, 346
  hormonas vegetales, 890-891
  microscopios, 58-59
  neuroimagenología, 754
  parásitos, 522
  radiactividad, 23
  géiseres y ciencia, 245
  un gen, una proteína, 220-221
  vacunas, 707
  vínculo entre bacterias y úlceras, 669
Iones, 84-85, 93, 102
Iones hidrógeno, 30-32
Iris, 765-766
Isla de Pascua, 488, 495, 502, 508
Islas Galápagos, 313
Isla Royal, Michigan, 526
Isoleucina, 223
Isótopos, 22
Isótopos radiactivos, 22, 23

J

Jacinto acuático, 520
Jenner, Edward, 707
Jerarquías de dominio, 474-475
Jirafas, 296-297, 300, 635
Juego, conducta animal, 479-480
Jurásico, periodo, 323, 331

K

Kaibab, ardilla, 306
Karenia brevis, 493
Kiang, Nancy, 117
Kilauea, monte, 525
Kinetoplástidos, 372, 374-375

Kohler, Wolfgang, 468
Krebs, Hans, 132
Kudzu, 520
Kupaoa (Dubautia arborea), 314
Kupaoa (Dubautia plantaginea), 314
Kuru, 367

L

Labios, 803
Lactación, 830
Lactato, 129
Lactosa, 41
Ladillas, 605, 776, 805
Lagartos, 280, 300, 455-458, 477, 794
Lago Malawi, África, 313
Lago Victoria, África, 590
Lagos, 527, 569-572, 590
Lagos eutróficos, 569, 570
Lagos oligotróficos, 569
Lamarck, Jean Baptiste, 269-271
Lamprea, 448, 450, 451, 590
Lanceolados, 422, 447, 448, 449
Laringe, 645
Larvas, 438, 814
Larvas de moscas, 434
Latencia
  de plantas, 895
  de semillas, 875-876, 887-889
Latitud, 554-555
Leakey, Mary, 334
Lebistes, 279-280
Leche, 138, 670, 830
LeClerc, Georges Louis, 268
Lederber, Joshua, 220
Leguminosas, 543, 854
Leminos, 492
Lémures, 333, 874
Lengua, 665
Lenguaje, desarrollo del, 484
Lenteja de agua, 398
Leones de la montaña, 588
Leopold, Aldo, 874
Leptina, 729
Leucina, 48, 223
Leucocitos, 612, 626-629, 694, 695-698
Levaduras, 152, 416-417
Ley de la Conservación de la Energía, 99
Ley de la Distribución Independiente, 181
Ley de la Segregación, 177
Leyes de la Termodinámica, 99
Libélulas, 105, 329
Licopodio, 393
Ligamentos, 611, 785
Lignina, 389, 392
Ligre, 309
Limbo, de la hoja, 843, 846
Línea divisoria, 568
Líneas Z, 778
Linfa, 612, 635-637
Linfocitos, 627, 694, 701-703
Linneo, Carlos, 343, 344, 424
Lipasas, 668
Lípidos, 39, 43-45, 78-82
Lipoproteínas de alta densidad, 46, 632
Lipoproteínas de baja densidad, 46, 632
Lipoproteínas, 46, 632
Líquen florido, 413
Liquen incrustado, 413
Líquenes, 412-413, 523, 526
Líquido amniótico, 256, 258-259, 260
Líquido extracelular, 631, 677
Lisina, 223
Lisosomas, 60, 61, 62, 69, 661-662
Lista roja, 586
Listerias, 363
Lluvia, 568-569
Lobos, 279, 471, 474-475, 594
Locomoción, 327-328, 357-358, 372, 423, 454
Locus, 149-150, 174
Lofotrocozoarios, 424
Lofotrocozoos, 422
Lombriz de tierra, 621, 662, 678, 794
Longitud de onda, reacciones luminosas, 116-117
Lorenz, Konrad, 468
Lupus, 707-709
Lupus sistémico, 707-709
Luz solar, energía de la, 99-100
Luz ultravioleta (UV), 319
Luz, germinación de las semillas y, 888-889
Lycoperdon giganteum, 410
Lyell, Charles, 269
Lyon, Mary, 235

M

Macaco, 333
MacArthur, R., 513
MacLeod, Colin, 202
Macrófagos, 694, 695
Macronutrimentos, 540, 852
Macroquistes, 377
Madagascar, 874
Magnesio (Mg), 22, 659, 852
Magnificación biológica, 539
Mahadevan, Lakshminarayanan, 898
Maleato, 123
Malthus, Thomas, 273
Maltosa, 41
Mammalia, 331, 448, 450, 459-461, 622, 719-730, 765-768. *Véase también* nombres específicos de animales
Manchas oculares, 375, 519
Mandíbulas, 450
Manducas, 896
Manganeso (Mn), 852
Maniobra de Heimlich, 645-646, 649
Manos prensiles, 334
Mantarraya, 452
Manto, moluscos, 433
Mar Muerto, 359
Marcapasos cardiaco, 624
Marcha, evolución de la, 334
Mareas rojas, 377, 379, 493
Mariposa azul de Karner, 314, 315
Mariposa destellante de dos franjas, 305
Mariposa monarca, 518, 521, 581, 595, 600
Mariposas
  clasificación, 305
  desarrollo, 815
  especialización, 314, 315
  estudio de caso, migración, 581, 595, 600
    generalidades, 438
    mimetismo, 518
    polinización, 878
Marismas, 571-572
Marshall, Barry, 669
Marsupiales, 459-461
Martillo, 762-765
Masa atómica, 22
Masa celular interna, 822
Mastocitos, 694, 696
Materia blanca, 744-745
Materia gris, 744-745
Materia, niveles de organización, 2-4
Matriz de la mitocondria, 130-136
Matthaei, Heinrich, 222
Mayr, Ernst, 309
McCarty, Maclyn, 202
McClintock, Martha, 484-485
McDonald, M. Victoria, 476
Mecanismo de aislamiento posterior al apareamiento, 306, 308-309
Mecanismos de aislamiento anterior al apareamiento, 306-308, 309
Mecanismos de aislamiento, 306-313
Mecanismos de defensa de las plantas, 897
Mecanorreceptor, 759, 761-762
Medicina, 250-255, 388
Medio ambiente. *Véase también* Ecosistemas; Hábitat
  ambientes extremos, 359
  conducta animal y, 469
  Environmental Protection Agency (EPA, Dirección Estadounidense de Protección al Ambiente), 457
  errores en la duplicación del ADN, 213
  evolución y, 297-298
  expresión de genes y, 187
  fijación del carbono, 124
  influencia en las enzimas, 107-109
  organismos genéticamente modificados y, 256
  plantas y, 386-388
  producción de energía y, 535
Medio biótico, 297-298, 512
Médula, 652, 747
Médula, de las plantas, 847
Médula espinal, 613, 743-744, 744-745
Médula ósea, 627
Médula renal, 680, 683
Médula suprarrenal, 729
Medusa, 327, 422, 426-427, 429
Medusas, 426-429, 642
Megacariocitos, 626-627, 629
Megasporas, 871
Meiosis
  células haploides, producción de, 161-166
  coníferas, 397
  generalidades, 151-159
  hongos, 406, 408
  no disjunta, 192
  recombinación genética, 183-184
  variabilidad genética, 168-169
Mejillones, 434, 511, 514, 515, 529, 590
Mejillones Quagga, 511, 514, 515, 529
Melatonina, 729
Mello, Craig, 234
Membrana basal, 608-610
Membrana basilar, 762-765
Membrana celular
Membrana extraembrionaria, 817-818
Membrana plasmática, 11, 56-57, 60, 61, 62, 79
Membrana respiratoria, 647-648
Membrana tectoria, 762-765
Membrana timpánica, 762-765
Membranas, evolución y, 321, 325-326
Membranas mucosas, 693, 694-697
Memoria, 753-755
Mendel, Gregorio, 175-176
Mensajes químicos, 472-473
Menstruación, 628, 801-802
Mercurio, 108, 539
Meristemo apical, 839-840, 846
Meristemos laterales, 840
Mesencéfalo, 747-749
Mesodermo, 422, 816
Mesófilo, 113, 114, 844
Mesonychoteuthis hamiltoni, 435
Metabolismo, 105-109, 359-360
Metafase, 151, 152-155, 164, 165
Metamorfosis, 438-814
Metamorfosis incompleta, 438
Metanol, 108
Meteoritos, 332
Methanococcus jannaschii, 347
Metionina, 223
Método científico, 4-8
Método del cuadrado de Punnett, 178-179, 180, 181
Mezozoica, era, 323
Micelio, 404-405
Micorriza, 408-409, 413, 855
Micorrizas de los hongos, 855
Microbios, 692
  como armas biológicas, 355, 358, 362, 367, 368
Micrococcus, 357
Microfilamentos, 60, 63-64
Micronutrimentos, 540, 852
Microquistes, 493
Microscopio electrónico, 59
Microscopios, 58-59

Microsporas, 870-871
Microtúbulo en huso, 153
Microtúbulos, 60, 61, 63-64, 153
Microtúbulos polares, 153
Microvellos, 92, 668-669
Mielina, 736
Migración, 469-470, 581, 595, 600
Mildiú velloso, 375-376
Miller, Stanley, 318, 319
Milpiés, 439-440
Mimetismo, 517, 519, 879
Mimetismo batesiano, 518-519
Mimetismo de Müller, 517-519
Mimosa, 897-898
Minerales, 658, 852
Mineralocorticoides, 727
Miofibrillas, 778
Miometrio, 800
Miope, 766
Miosina, 47, 778
Miostatina, 200, 208, 209, 215
Miriápodos, 439-440
Mitocondria, 60-62, 70-72, 129, 130-136, 325-326
Mitocondriales, 170
Mitosis, 151-159, 373, 406
Mitosporas, 159
Mixinos, 448, 450
Modelo de Watson-Crick del ADN, 207
Modelo del mosaico fluido, 78, 79
Moho deslizante acelular, 372, 380-381
Moho deslizante celular, 372, 381-382
Moho deslizante plasmodio, 380-381
Mohos, 392-393, 416-417. *Véase también* Hongos
Mohos acuáticos, 372, 375-376
Mohos deslizantes, 380
Molécula, definición de, 2, 3
Moléculas, 24-28
Moléculas de pigmento, 116
Moléculas hidrofílicas, 30, 45, 47, 48, 57, 78-81, 82
Moléculas hidrofóbicas, 30, 45, 47, 48, 57, 78-81
Moléculas inorgánicas, 37, 38, 359-360
Moléculas orgánicas, 2, 37, 38, 319-320
Moléculas transportadoras de energía, 101-102
Molibdeno, 852
Mollejas, 662, 663, 664
Moluscos, 327, 422, 427, 432-435, 620, 642-643
Moluscos nudibranquios, 642-643
Monocitos, 627, 628-629
Monocotiledóneas, 839, 849, 868, 875, 876
Monómeros, 37
Monos, 471, 874
Monos vervet, 471
Monosacáridos, 38-43
Monotremas, 459
Monóxido de carbono (CO), 651
Montaña, clima y, 557
Montes Foja, Nueva Guinea, 303
Moretones, 233
Morsa elefante, 292-293
Mórula, 815
Mosca del agua, 14, 440
Mosca escorpión japonesa, 464, 485-486
Moscas de la fruta, 819
Moscas de nieve, 519
Mosquitos, 169, 471
Motilidad, 357-358
Movilidad, 327-328, 372, 423, 454
MstII, 252
Muda, 436, 718-719
Muelas del juicio, 266, 278, 282
Muérdagos enanos, 880
Muerte negra, 362
Muestreo del vello coriónico, 258
Mulas, 309
Mulita de agua, 471, 472
Mullis, Kary, 244-245, 245, 261
Multicelulares, evolución de los organismos, 326-328
Murciélagos, 460, 461, 874, 878
Murénidos, 452
Múrgoles, 412
Muscareta del Pacífico, 304, 305
Músculo cardiaco, 612-613, 623, 777-779, 783
Músculo liso, 613, 778, 783
Musculoesquelético, 612-613, 777-779
Músculos
  almacenamiento de glucógeno, 109
  cardiaco y liso, 783
  contracción, 779-783
  coordinación con el esqueleto, 775-777
  estudio de caso, músculos, 774, 778, 783, 789
  estudio de caso, mutaciones y miostatina, 200, 208, 209, 215
  movimiento del esqueleto, 787-788
  piel, 615
  receptores en la membrana celular, 81-82
  sistema muscular, 616
  tipos de tejido, 612-613
  vertebrados, 777-779
Músculos antagonistas, 775
Músculos extensores, 776
Músculos flexores, 776
Musgo, 47, 390-391, 392, 437, 438, 479, 878
Mutación por inserción, 213, 229-230
Mutación por supresión, 213, 229-230
Mutación por traslocación, 213, 229
Mutaciones
  aislamiento genético y, 312-313
  definición, 10, 151
  evolución y, 280, 287-289
  función de las proteínas, 229-231
  replicación del ADN, 213-214
  variabilidad genética y, 159
Mutaciones neutras, 230
Mutaciones por inversión, 213, 229
Mutaciones puntuales, 213, 230
Mutualismo, 512, 522-523
MVP (población mínima viable), 589
Mycobacterium tuberculosis, 693
MyPyramid, 660

N

NADH (nicotamida adenina dinucleótido), 102, 130, 132-134, 136-138
NADP/NADPH, 115, 117-122
National Center for Atmospheric Research (Centro Nacional de Investigación Atmosférica), 547
National Institute of Invasive Species Science (Instituto Nacional de Ciencias de Especies Invasoras), 590
Nautilo, 327, 435
Neanderthales, 337-338
Nefridios, 431, 678
Nefronas, 680, 684-685
Neljubov, Dimitri, 887
Nematodos, 422, 427, 440-441
Neoclinus blanchardi, 474
Nervio auditivo, 762-765
Nervio dorsal, 447
Nervio óptico, 767
Nervios/sistema nervioso
  colesterol, 45
  contracción muscular, 781
  cordados, 447, 450
  digestión y, 672
  estructuras y funciones, 613, 734-735, 743-755
  estudio de caso, 733, 741, 752, 755
  evolución y, 327-328
  flujo de información y, 741-742
  frecuencia cardiaca y, 626
  generalidades, 613, 616
  gradientes de concentración en las células, 88
  organización de los, 742
  platelmintos, 430
  proteínas receptoras, 81-82
  sentidos
    dolor, 769-770
    estímulos mecánicos, 761-762
    generalidades, 759-761
    quimiorreceptores, 768-769
  transmisión de señales, 735-741
Neufeld, Peter, 240, 261
Neumonía, 362
Neurona postsináptica, 737
Neurona presináptica, 737
Neuronas, 613, 734-735
Neuronas motrices, 742. *Véase también* Nervios/sistema nervioso
Neuronas sensoriales, 742
Neurosporas, 151, 220
Neurotransmisores, 734-735, 739-740, 750, 760
Neutrófilos, 627, 694, 695
Neutrones, 21
Niacina, 659
Nicho ecológico, 512-513
Nicholson, G.L., 78
Nicotín adenin dinucleótido (NADH), 102, 130, 136-138
Niremberg, Marshall, 222
Nitrógeno (N), 22, 28, 361, 542-545, 852, 885
Niveles tróficos, 534-535, 538-539
No disyunción, 192
Nociceptores térmicos, 770
Nocioceptores, 759, 769-770
Nodo, del tallo de las plantas, 845, 846
Nodo sinoauricular, 624
Nódulo auriculoventricular (NAV), 624
Nódulo, de las plantas, 855
Nombres científicos, 343-346
Noradrenalina, 739
Norepinefrina, 716, 729, 739
Notocordio, 447
Núcleo atómico, 21
Núcleo celular, 15, 60, 61, 62, 65-67, 325
Nucleoide, 73-74
Nucleolo, 60, 61, 62, 66-67, 153
Nucleótidos de la desoxirribosa, 51-52
Nucleótidos/ácidos nucleicos
  aminoácidos, 222-223
  división celular, generalidades, 146-148
  estructura del ADN, 203, 206-207
  evolución, 285-287
  generalidades, 39, 51-52
  mutaciones y funcionamiento de las proteínas, 229-230
  reacción de la cadena de polimerasa, 244-245
  replicación del ADN, 209-213
Nueva Guinea, 303
Número atómico, 21
Nutrias, 523
Nutrimentos. *Véase también* Sistema circulatorio
  ciclos de los, 13, 14, 361, 544-549
  flujo en los ecosistemas, 533, 540-544
  hongos, 405
  lagos de agua dulce, 569
  uniones comunicantes, 93
Nutrimentos esenciales, 657-659
Nutrimentos y nutrición
  digestión, generalidades, 661-664
  estudio de caso, dieta hasta la muerte, 655, 657, 668, 673
  placenta, 824-826
  plantas, adquisición de, 852-855
  requisitos, 656-661
  seres humanos, 665-672
  sistema circulatorio y, 626-627
  transporte, digestión humana, 670

O

O'Shea, Steve, 443
Obesidad, 671
Observación, 4-5
Octópodos, 422
Oído, 758, 759, 762-765, 770
Oído externo, 762-765
Oído interno, 762-765

Oído medio, 762-765
Ojo compuesto, 437, 765
Ojos
  ceguera al color, 185
  compuestos, 437
  comunicación visual, 470-471, 473-474, 477-479
  evolución de los, 333-334
  vista, generalidades, 765-768
Oleandomicina, 416,
Olestra, 41
Olfato, 768-769
Olfato, sentido del, 768-769
Oligoquetos, 431-432
Olote, 414
Omatidios, 765
Omnívoros, 536, 662-663, 768
Oncogenes, 160-161
Oomicetos, 375-376
Oparin, Alexander, 318
Operador, 232
Operón lactosa, 231-232
Operones, 231-232
Oposum de la miel, 879
Orangután, 460
Orden, 14, 344
Ordoviciano, periodo, 323, 331
Organelos, 11, 63, 64, 325-326, 375
Organismos anaerobios, 322-324, 362
Organismos de cría verdadera, 176
Organismos genéticamente modificados, 241, 249, 255-256
Organismos transgénicos, 241, 256
Organismos unicelulares, 15-16
Organismos, definición de, 2, 3
Organización Mundial de la Salud, 257
Organización para la Alimentación y la Agricultura de la ONU (FAO), 590
Organizador, 819
Organogénesis, 816-817
Órganos, 614-616, 698. *Véase también* nombre de órgano específico
Órganos sexuales, 308
Origen, músculos, 788
Ornitorrinco, 459
Orrorin tugenensis, 334, 335
Orugas, 521, 815, 896
Orugas halcón, 896
Osmolaridad, 677, 683, 686-688
Osmorregulación, 687-688
Ósmosis, 84-87, 631, 633, 683, 854, 860
Oso hormiguero espinoso, 459
Osos polares, 816
Osteoblastos, 785
Osteocitos, 785
Osteoclastos, 785
Osteoporosis, 786-787
Ostiones cebra, 511, 514, 515, 529, 590
Ovarios, de animales, 719-720, 726, 794, 800
Ovarios, de vegetales, 399-400, 868, 873
Ovocito secundario, 800
Ovocitos primarios, 800
Ovogénesis, 799-800
Ovogonio, 800
Ovulación, 796
Óvulo
  evolución, 328, 330
  fecundación, 151
  mamíferos, monotremas, 459
  partenogénesis, 793-794
  plantas, 391, 394, 867, 871
  reproducción sexual, 147-148
  reptiles, 455
  seres humanos, 822
Óvulos, 397-398, 868
Oxaloacetato, 123
Óxido nítrico, 739
Oxígeno (O). *Véase también* Aparato circulatorio; Aparato respiratorio
  ciclo de Krebs, 134-135
  dopaje de sangre, 127-134, 138, 139
  en el cuerpo humano, 22
  evolución y, 318-320, 322-325
  hemoglobina, 627-628
  metabolismo procarionte, 359-360
  necesidades de las plantas, 852
  pauta de enlace, 28
  respiración celular,130-136
Oxitocina, 608, 715, 721, 723, 828
Ozono, 319-320, 554, 555

P

Pabellón de la oreja, 762-765
Pain, Robert, 523
Países desarrollados, 503
Países en desarrollo, 503
Pájaro carpintero, 475
Pájaro fragata, 457-458, 477
Paleozoica, era, 323, 327
Palomilla moteada, 498-499
Palomillas, 47, 437, 438, 479, 878
Paludismo, 378
Páncreas, 666, 719-720, 725-726
Pantanos, 571-572
Papa, 848
Par de bases complementarias, 206
Parabasálidos, 372, 374
Parabronquios, 645
Paramecio
  cilios, 65, 379
  competencia, 513
  evolución y, 326
  fagocitosis, 90
  microscopía, 59
  reproducción, 147, 152, 373
  vacuolas, 70, 87
Parásitos
  amebozoarios, 380-382
  comunidades y, 512
  endofitas, 414
  generalidades, 521-522
  hongos, 415
  kinetoplástidos, 375
  lampreas, 451
  paludismo, 378, 379
  platelmintos, 429-430
  sanguijuelas, 432
  tamaño de la población huésped y, 498
  virus, 365
Pared celular
  antibióticos, 73
  generalidades, 61, 62, 63
  peptidoglicanos, 356
  plantas, transporte de nutrimentos, 852-854
  turgencia, 87, 88
Parénquima, 840, 841-842, 847
Partenogénesis, 793-794
Parto, 608, 827-829
Pasteur, Louis, 8, 86, 318, 707
Pastizales, 562, 564-565
Pastos, 398, 526-527
Patines, 452
Pato de Hawái, 310
Patos, 310
Pauling, Linus, 208
Pavo real, 299
PCR (reacción de la cadena de polimerasa), 346
Peces
  agresión, 474
  aparato respiratorio, 642-643
  branquias, 646-647
  competencia por las parejas, 475-476
  comunicación entre los, 471
  conducta de apareamiento, 477-478, 479
  corazón, 622
  evolución y, 329-330
  lebites, 279-280
  mecanorreceptores, 762
  mercurio, 539
  osmorregulación, 687-688
  peces cartilaginosos, 451-452
  reproducción, 795
  vida social, 481
Peces cartilaginosos, 451-452
Peces cíclidos, 313
Peces de aletas lobuladas, 329-330, 453
Peces pulmonados, 448, 450, 453
Peciolo, 843, 846
Pectina, 63
Pedigríes, 189
Pejesapo, 517
Pelágico, 575
Pelagra, 658, 659
Pelo, 47, 50, 51
Pelo radicular, 850-851
Pelomyxa palustris, 326
Pelvis renal, 680
Pene, 796
Penicilina, 73, 108
Penicillium, 8, 159, 416
PEP carboxilasa, 123
Pepinos de mar, 442
Pepsina, 104, 667
Pepsinógeno, 667
Péptido natriurético auricular (PNA), 729
Peptidoglicano, 356
Péptidos, 39, 47, 48
Perca del Nilo, 590
Percebes, 440, 496, 514
Percepción del dolor, 769-770
Perfil de ADN, 247-248
Pericliclo, de las raíces vegetales, 851
Peridermo, de las plantas, 840, 841
Periodo carbonífero, 323, 328, 329, 331
Periquitos, 309
Peristalsis, 666
Permahielo (Permafrost), 568
Permeable selectivamente, definición de, 83
Pérmico, periodo, 323, 328, 330, 331
Perros, 178, 279, 479
Perros cimarrones, 310
Perturbación ecológica, 524
Pesca excesiva, 453, 575, 590
Peste bubónica, 362
Pesticidas, 280, 281, 414, 728
Pétalo, 868
Petromyzontiformes, 448, 450, 451
Pez cachorrito del agujero del diablo, 314
Pez cachorrito del desierto, 606
Pez de aleta rayada, 448, 450, 452-453
Pez globo, 523
Pez saltarín del fango, 329
Pez sapo, 452
Pfiesteria, 377
Physarum, 381
Piel
  anfibios, 453, 454
  artificial, 55, 60, 67, 74-75
  color, 188
  defensa contra enfermedades, 693, 694-697
  estímulos mecánicos, 761-762
  órganos y, 614-615
  reptiles, 455
  sentidos, 759
  tejido epitelial, 608-611, 610
Piel artificial, 55, 60, 67, 74-75
Piel de gallina, 615
Piel, producida por bioingeniería, 55, 60, 67, 74-75
Pigmento accesorio, 116
Pika, 515
Pilobus, 405
Pimentero, 873
Pimienta, 873
Pimm, Stuart, 593
Pino bristlecone, 840
Pino obispo, 307-308
Pinocitosis, 89-90
Pinos de Monterey, 307-308
Pinzones, 271, 313

Pinzones de capa negra, 470
Pinzones semilleros, 300
Pioneros, ecosistemas, 524
Pirámide de la energía, 538
Piruvato, 123, 129, 130, 131, 132-134, 136-138
Pisaster ochraceus, 523, 524
Placa arterial, 632
Placa celular, 154
Placa cribosa, 442, 843
Placa vascular, 46
Placenta, 459, 460-461, 800, 824-826, 828, 829
Plaga, 375
Plaga del nogal, 414
Plaga tardía, 375
Plamsopara, 376
Plan general de restauración de los everglades, 572
Plancton, 569
Planta de día corto, 893-894
Planta de día largo, 893-894
Planta no vascular, 389-391
Planta sensitiva, 897-898
Plantas
  aislamiento temporal, 307-308
  biotecnología en la agricultura, 248-251, 255-256
  células de las, 61, 63
  ciclo de vida, alternancia de generaciones, 167, 169
  ciclo del carbono, 541-542
  citocinesis, 154
  clasificación, 14, 347
  clonación, 156-157
  ecosistemas, 558-569
  enfermedades micóticas, 414-415
  evolución y, 328-329, 388-389, 400, 413
  fijación del carbono, rutas alternativas, 122-124
  fijación del nitrógeno, 361, 543
  fotosíntesis, 71-72, 101, 102, 113-122
  grupos principales, 389-400
  impacto de las, 386-388
  incompatibilidad de las especies, 309
  interacciones de presa y depredador, 521
  invasoras, 520
  micorriza, 408-409, 413
  pared celular, presión de turgencia, 87, 88
  poliploide, 312-313
  principales características, 386
  recursos genéticos, 583-584
  reproducción, 147-148, 391, 393-384
  sucesión, 526-527
Plantas c_3, 122-123
Plantas c_4, 122-123
Plantas de día neutro, 893-894
Plantas que dan flores, 390, 398-400
Plantas vasculares, 389, 390, 392-400
Plaquetas, 612, 626-629
Plasma, sangre, 626-629
Plásmidos, 242-243, 250, 360
Plásmidos Ti (inductores de tumores), 250
Plasmodesmo, 61, 92, 93, 843, 854
Plasmodios, 378, 379, 380-381
Plástidos, 61, 62, 72
Platelmintos, 422, 424, 426, 429-430, 642, 677-678
Pleiotropía, 187
Plomo, 108
Plumaje, exhibición en el cortejo, 308
Plumas, 47
Población de pérdida constante, 500
Población de pérdida inicial, 500-501
Población de pérdida tardía, 500
Población en equilibrio, 286-287
Población mínima viable (PMV), 589
Poblaciones. *Véase también* Especies
  apareamiento no aleatorio, 295
  definición de, 2, 3
  distribución de las poblaciones, 499-501
  divergencia genética, 310
  estudio de caso, evolución, 284, 288, 296, 301
  evolución y, 273, 274, 279-281, 285-293, 295-300
  generalidades, 489-492
  Isla de Pascua, 488, 495, 502, 508
  mecanismos de regulación, 492-499
  población mínima viable, 589
  seres humanos, 501-508, 598
Polen, 289, 328-329, 395, 397-398, 868, 869
Polilla, 519
Polímeros, 37, 38
Polimorfismo, equilibrado, 300
Polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción (RFLP), 252
Polinización, 871-873
  definición de, 868
Poliploides, 312-313
Pólipos, 426-427
Poliquetos, 431-432, 432
Polirribosoma, 60
Polisacáridos, 39, 41-43
Poríferos, 424-426
Poro nuclear, 60, 61, 65
Porphyra, 382
Portador, rasgos genéticos del, 190
Potasio (K), 22, 659, 684-685, 738-739, 852
Potencial biótico, 489, 490-492
Potencial de acción, 734-735, 738-739
Potencial de reposo, 736
Potencial del receptor, 760
Potencial postsináptico, 738-739
Potencial postsináptico excitatorio (PPE), 738-739, 740
Potencial postsináptico inhibitorio (PPI), 738-739, 740
Pozo, tejido de las plantas, 842
Pradera, 564-565
Precámbrica, era, 323, 326-328
Predicción, 5
Preguntas, en el método científico, 5
Presa, 497-498, 514-521, 594
Presión arterial, 624, 625, 634
Presión diastólica, 624
Presión radicular, 854
Presión sistólica, 624
Primates, 333-334, 473, 474-475
Primera Ley de la Termodinámica, 99
Principio de exclusión competitiva, 513-514
Principio de Hardy-Weinberg, 286
Priones, 363-368
Procariontes
  clasificación, 356-357
  diversidad de los, 351-352
  limpieza de la contaminación de los, 361-362
  reciclaje de desperdicios de los, 361
  seres humanos y, 360-363
  supervivencia y reproducción, 357-360
Productividad primaria neta, 535
Producto de una reacción química, 100-101
Productores, en los ecosistemas, 534-535, 541-542
Profase, 151, 152-155, 164, 165
Progesterona, 726, 800, 822, 826-827
Prolactina, 721
Prolina, 223
Prosencéfalo, 747-749
Prostaglandinas, 715, 827
Próstata, 796-797, 799
Proteasas, 667
Proteínas, 658, 679
  energía de las, 102
  enfermedad de Huntington, 191
  estructura de las enzimas, 104
  generalidades, 39, 45-51
  membrana celular, 79, 81-82
  membrana plasmática, 57, 60
  movimiento en las células, 68-69
  portadoras, 84-85
  priones, 36, 48, 52
  receptores, 90
  regulación de los genes, 232-235
  reguladoras, 233-235
  represoras, 232
  síntesis de las, 218-229
  transporte activo, 88-89
  transporte de membrana, 84-85
Proteína p53, 160-161
Proteínas de canal, 82, 84
Proteínas de enlace, 82
Proteínas de hojas plegadas, 48-49
Proteínas de reconocimiento, 79, 82
Proteínas de seda, 47, 48-49, 439
Proteínas de transporte en la membrana, 84-85
Proteínas desnaturalizadas, 51, 108
Proteínas mensajeras, 81-82
Proteínas portadoras, 82, 84-85
Proteínas receptoras, 81-82, 90
Proteínas reguladoras, 233-235
Proteínas represoras, 232
Protistas
  especies invasoras, 370, 379, 383
  generalidades, 371, 373
  grupos de, 373-382
  pared celular, 63
Protistas no fotosintéticos, 373
Protocélula, 321
Protocolo de Montreal, 555
Protonefridios, 677-678
Protones, 21
Protooncogenes, 160-161
Protostomas, 422, 424
Protozoario, 373
Proyecto BIOPAT, 305
Proyecto de Conservación del Hábitat de La Cruz, 600
Proyecto Genoma Humano, 251-252, 256, 260, 346
Proyecto Inocencia, 240, 246, 248, 261
Prusiner, Stanley, 9, 36, 52, 367
Pseudoceloma, 423
Pseudocelomados, 423, 441
Pseudoplasmodio, 381-382
Pseudópodos, 90, 371, 373, 379
Pubertad, 796
Puente de Varolio, 749
Pulga de agua, 14, 663
Pulgas, 14
Pulmones. *Véase también* Aparato respiratorio
  anfibios, 453
  efectos del tabaquismo, 649
  estudio de caso, tabaquismo, 640, 650, 653
  evolución de los, 329-330, 643-644
  glóbulos rojos, 627-628
  reptiles, 455
  seres humanos, 645-653
  tejido epitelial, 609, 610
Pulpo, 435, 743
Punnett, R.C., 178
Punto ciego, 767
Pupa, 438
Pupila, 765-766

Q

Queratina, 47, 50, 615
Quiasma, 163, 164
Quilomicrones, 670
Quimiorreceptores, 759, 768-769
Quimiosíntesis, 576-577
Quimiósmosis, 117-119, 134-135
Quimo, 667-668
Quiste, 374
Quiste fibrótico, 217, 227, 231, 236, 252-255, 256, 259, 260
Quitina, 43, 63, 405, 436
Quitridiomicetos, 406-407
Quitridios, 407

R

Rabia, 243, 364
Radiación adaptativa, 313, 314
Radiación ultravioleta (UV), 555

Radicales libres, 24-25
Radiolarios, 372, 380
Rádula, 433
Rafflesiales, 389
Rainforest Alliance (Alianza de la Selva), 578
Raíz principal, 849, 850
Raíz secundaria, 851
Rana dorada venenosa, 454
Rana leopardo, 309
Rana venenosa de flecha, 517
Ranas, 453-455, 456, 457, 520, 795. *Véase también* Anfibios
  aparato digestivo, 664
  conducta de apareamiento, 308, 309, 477
  desarrollo, 816-817
  en peligro, 407, 456, 457
  evolución, 448
  generalidades, 453-455
Ranas de ojos falsos, 519
Rankine, Callum, 590
Raquitismo, 659
Rata canguro, 471, 605
Rata gigante de Gambia, 472
Ratas desnudas, 482-483
Rayos, 448, 451-452
Razonamiento científico, 9
Razonamiento deductivo, 9
Razonamiento inductivo, 9
Reabsorción tubular, de los riñones, 682
Reacción acoplada, 102
Reacción de la cadena de polimerasa, 244-245, 346
Reacción en cadena de la polimerasa, 244
Reacción química, 25
Reacciones aeróbicas, 71
Reacciones anaeróbicas, 71, 136-138
Reacciones endergónicas, 100, 101, 102
Reacciones exergónicas, 100-101, 102
Reacciones luminosas, 114-120. *Véase también* Fotosíntesis
Reacciones luminosas, de las plantas, 893-894
Reacciones químicas, 100-101
Reactantes, 100-101
Receptores del dolor, 759
Receptores hormonales, 714
Receptores sensoriales, 759-761
Reciclaje de desperdicios, 361
Recombinación genética, 163, 183
Recreación, uso del suelo, 584
Recto, 666, 672
Recursos naturales, 473-476, 513-514, 583, 599. *Véase también* Competencia
Red de Huellas Mundiales, 504
Red nerviosa, 426, 742
Red trófica de pastizales, 537
Redes tróficas, 535-537
Redi, Francesco, 5, 6-7, 318
Reflejos, 744, 747
Refuerzo del rendimiento, 127-134, 138, 139, 713, 717, 726, 730
Regeneración, 455, 793
Región constante de los anticuerpos, 698-701
Región variable, anticuerpos, 698-701
Regla de Chargaff, 207
Regulación alostérica, 107, 108
Reinita coronada, 305, 306
Reinita de Audubon, 305, 306
Reinos, 14, 16, 344
Relaciones simbióticas, 325-326, 412-414, 522-523, 854-855
Reloj biológico, 894
Remodelación, hueso, 785-787
Renacuajos, 454. *Véase también* Anfibios
Renina, 686, 729
Reno, 495
Repetición corta en tándem (RCT), 245-246
Replicación de priones, 367
Replicación de virus, 365, 366
Reproducción asexual
  cnidarios, 428
  división celular mitótica, 152, 167
  esponjas, 424
  fisión binaria, 360
  generalidades, 147-148, 793-796
  hongos, 406, 409, 410-411
  plantas, 866-867
  platelmintos, 430
  poliploide, 312-313
  protistas, 373
Reproducción controlada, 279, 295
Reproducción sexual
  ADN recombinante, 242
  anémonas abombadas, 429
  causas de la, 159, 162
  cnidarias, 428
  división celular y, 147-148
  esponjas, 424
  fecundidad, 806-809
  generalidades, 793-796
  hongos, 406, 407-408, 410-411
  plantas, 866-867
  platelmintos, 430
  protistas, 373
  seres humanos, 796-806
Reproducción. *Véase también* Poblaciones
  ADN recombinante, 242
  animales
    anémonas abombadas, 429
    anfibios, 453-454
    cnidarios, 428
    competencia por las parejas, 475-476
    conducta de apareamiento, 476-479
    esponjas, 424
    estudio de caso, crianza de un rinoceronte, 792, 796, 802, 810
    fecundidad, 806-809
    generalidades, 793-796
    lampreas, 451
    peces cartilaginosos, 452
    platelmintos, 430
    reptiles, 455
    seres humanos, 796-806
  ciclo de las células eucariontes, 149-159
  ciclo de las células procariontes, 148
  división celular, 147-148
  evolución y, 273-274
  fertilidad al nivel del reemplazo (FNR), 503
  fusión binaria, 360
  hongos, 405-411
  mohos mucilaginosos, 380
  plantas
    brotes de flores, 845
    coníferas, 397-398
    dispersión de semillas, 880-881
    flores, 399-400, 868-873
    frutos y semillas, 873, 875-876
    generalidades, 386, 866-867
    helechos, 393-394
    plantas con semillas, 395
    plantas no vasculares, 391
    polinizadores, 877-880
  poliploides, 312-313
  protistas, 373
  selección sexual, 298-299
  virus, 365, 366
Reptilia, 330, 448, 450, 563, 622, 643-644
Reserva central, 595-596
Reserva de Biosfera de la Mariposa Monarca, 595, 600
Reserva de la biosfera, 595-596
Reservas básicas, 592-593
Resfriado común, 243, 365
Resistencia a insectos, 249, 256
Resistencia ambiental, 489, 492, 494-498
Resonancia magnética, escaneos para imagenología, 754
Respiración aeróbica, 359-360
Respiración anaerobia, 359-360
Respiración celular, 129-136
Respuesta inflamatoria, 695-697
Respuesta inmunitaria adquirida, 693, 697-698. *Véase también* sistema inmunitario
Respuesta inmunitaria innata, 693, 695-697. *Véase también* sistema inmunitario
Retama negra, 878
Retículo endoplasmático, 62, 67-68
Retículo endoplasmático liso, 60, 61, 67-68
Retículo endoplasmático rugoso, 60, 61, 67-68
Retículo sarcoplasmático, 778-779
Retina, 765-766
Retrovirus, 366
Revolución Industrial, 544
RFLP (polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción), 252
Rhagoletis pomonella, 312
Rhizarias, 372, 379-380
Rhizopus, 407-408
Riboflavina, 660
Ribosa, 40
Ribosa biofosfato, 120-122
Ribosomas, 60, 61, 62, 66-67, 74, 219-229
Ribozima, 321
Rigor mortis, 781
Rinocerontes, 792, 796, 802, 810
Riñones
  aparato circulatorio, 630
  función de los, 678-679
  homeostasis y, 683, 686-688
  sistema endocrino, 719-720, 729
  trasplantes, 676, 683, 687
Ríos, 569-572
Rizoides, 389
Roach, Luke, 615
Rocío de sol, 844, 885, 897, 898-899
Roedores, 461
Rombencéfalo, 747-749
Roña de la papa, 375
Roper Clyde, 420, 435, 443
Rubisco, 120-121, 122
RuBP, 122
Rumiantes, 663-664, 665
Ruta c_3, 120-121
Ruta c_4, 122-123
Ruta CAM, 123-124
Ruta metabólica, 105, 220-221

S

Sabanas, 562
Sacarosa, 40, 122
Saco vitelino, 817-818
Sáculo, 764
Sahelanthropus tchadensis, 334, 335
Salamandras, 276, 448, 453-455. *Véase también* Anfibios
Salicilato de metilo, 897
Saliva, 665
Salmón, 532, 538, 543, 550, 605
Salmonela, 363
Salpas, 447-448
Saltamontes, 621, 776
Salvación de especies, 593
Sangre. *Véase también* Sistema circulatorio
  anemia de células falciformes, 190-191, 300
  coagulación, 629
  como tejido conectivo, 612
  filtración renal, 682, 683, 686-688
  función de la, 620-621
  generalidades, 626-629
  hemofilia, 191-192
  mutaciones de la, 230
  ósmosis, 87
  placenta, 826
  sistema linfático, 635-637
  tipos sanguíneos, 82, 186
Sangre caliente. *Véase* Ectotermo
Sangre fría. *Véase* Ectodermo
Sanguijuelas, 431-432, 434
Santa Elena, monte, 332, 525
Saola, 303, 315
Sapo de caña, 520

Saprófitos, 361, 414, 537-538
Sarcómeros, 778, 780
Scheck, Barry, 240, 261
Schleiden, Matthias, 56
Schmidt, Justin, 438
Schwann, Theodor, 56
SCID (deficiencia inmunitaria grave combinada), 255, 707-709
Secoya, 403, 840, 848
Secretina, 672
Secuencia promotora, 223
Secuoya, 840
Seda de araña, de cabras, 251
Segunda Ley de la Termodinámica, 99
Segundo mensajero, 716
Selección artificial, 279
Selección clónica, sistema inmunitario, 701-702
Selección de linaje, 481
Selección direccional, 299-300
Selección disociadora, 299-300
Selección estabilizadora, 299-300
Selección genética prenatal, 258-259
Selección natural, 9-11, 271, 273-274, 297-300, 311, 522. *Véase también* Evolución
Selección sexual, 298-299
Selva tropical, 559-561, 858
Semejanza embrionaria, 277
Semen, 799
Semillas
  desarrollo y, 873, 875-876
  diseminación de las, 880-881
  evolución y, 328, 389, 394-400
  generalidades, 838, 868
  hormonas y desarrollo, 895
  latencia y germinación, 887-889
Senescencia, 895
Sentidos
  dolor, 769-770
  estímulos mecánicos, 761-762
  oído, 762-765
  quimiorreceptores, 768-769
  sistema nervioso y, 759-761
  vista, 765-768
Sentidos, evolución y, 327-328
Sentidos receptores, 759-761
Señal de alarma del maíz, 896
Señales de cortejo, 308
Señales eléctricas, 93
Señales químicas, 479
Sépalos, 868
Septo, en las hifas, 404-405
Seres humanos
  aparato respiratorio, 645-653
  arrecifes de coral, impacto en los, 574
  biodiversidad, impacto en la, 587-591, 591-593
  bosques caducos templados, impacto en los, 566
  bosques pluviales tropicales, impacto en los, 560-561
  ciclo de vida, 168
  conducta y biología, 483-485
  crecimiento demográfico, 501-508, 598
  cromosomas, 151
  desiertos, impacto en los, 563-564
  ecosistemas costeros, impacto en los, 573
  embrión, características de los cordados, 449
  evolución de los, 333-339
  fecundidad, 806-809
  filogenia, 345
  hongos y, 414-417
  humedales de agua dulce, impacto en los, 571-572
  interacciones con los ecosistemas, 544-549
  lagos de agua dulce, impacto en los, 569
  mares, impacto en los, 453, 575
  nutrición y digestión, 665-672
  pastizales, impacto en los, 565
  plantas y, 388
  platelmintos, 430
  procariontes y, 360-363
  reproducción, 796-806
  ríos, impacto en los, 521
  sabanas, impacto en las, 562
  solitaria, 431
  taiga, impacto en las, 567
  tundra, impacto en la, 568
Seres vivos, características de los, 11-14
Serina, 223
Serotonina, 739
Serpiente coral, 518
Serpiente de cascabel, 77, 81, 94
Serpientes, 77, 81, 94, 448, 455-458, 518
Servicios del ecosistema, 582-584
Shackleton, sir Ernst, 20
Sialia, 343
Sialia currucoides, 343
Sialia mexicana, 343
Sialia sialis, 343
Sida, 707-709, 804
  estudio de caso, 1, 14, 16, 17
  origen del, estudio de caso, 342, 346, 352
  replicación del virus, 243, 365, 366
Siembra directa, 596-597
Sífilis, 362, 804
Sifón excurrente, 448
Sifón incurrente, 448
Sílice, 376
Silúrico, periodo, 323, 327, 331
Simetría
  bilateral, 421-424, 430, 442
  estudio de caso, 464, 485-486
  radial, 421-424
Simetría bilateral, 421-424, 430, 442
Simplocarpo fétido, 865
Sinapomorfo, 348-349
Sinapsis, 735, 738-739
Síndrome de alcoholismo fetal, 813, 826, 831
Síndrome de Down, 195-196, 258
Síndrome de Ellis van Creveld, 293-295
Síndrome de Jacob, 195
Síndrome de Klinefelter, 194-195
Síndrome de Marfan, 173, 180, 189, 196
Síndrome de Turner, 194
Síndrome de Werner, 237
Singer, S.J., 78
Síntesis de G3P, 121
Síntesis por deshidratación, 38, 47, 48
Sistema binominal de clasificación, 14-16
Sistema cerrado, definición, 99
Sistema circulatorio
  anélidos, 430, 432
  corazón vertebrados, 622-626
  estudio de caso, 619, 623, 628, 637
  generalidades, 616, 620-621
  moluscos, 433
  reptiles, 455
  sangre, 626-629
  sistema linfático y, 635-637
  tejidos epiteliales, 608-611
  vasos sanguíneos, 629-634
Sistema circulatorio abierto, 433, 620-621
Sistema circulatorio cerrado, 430, 432, 620-621
Sistema de brotes, de las plantas, 838
Sistema de clasificación, 14-16, 343-346, 351
Sistema de raíces, 837-839, 841, 849-854, 891-893
Sistema de raíz fibrosa, 849, 850
Sistema de tejido básico, en plantas, 840-843, 841-842
Sistema de tejido vascular, de las plantas, 840-843, 842-843, 845, 847
Sistema del tejido dérmico en las plantas, 840-843
Sistema endocrino
  estudio de caso, esteroides anabólicos, 713, 717, 726, 730
  generalidades, 616
  hormonas animales, 715-719
  interruptores, 728
  partes y funciones de los mamíferos, 719-730
Sistema esquelético, 616
Sistema Indicador de ADN Combinado (CODIS), 248
Sistema inmunitario. *Véase también* Sida; VIH (virus de la inmunodeficiencia humana)
  animal, generalidades, 616
  anticuerpos, 47, 68-69, 250-251, 254
  componentes del, 697-698
  deficiencia inmunitario combinada grave, 255
  disfunción del, 705, 707-709
  inmunidad humoral, 701-703
  plantas, 897
  proceso de respuesta, 698-701
  proteínas de reconocimiento, 82
  respuesta innata, 693
  tratamiento médico, 705
Sistema integumentario, 616
Sistema límbico, 750
Sistema linfático, 616, 635-637, 697-698
Sistema nervioso autónomo, 744
Sistema nervioso central, 743-744
Sistema nervioso parasimpático, 744
Sistema nervioso periférico (SNP), 743-744
Sistema nervioso simpático, 744
Sistema nervioso somático, 744
Sistema urinario
  estudio de caso, trasplante de riñón, 676, 683, 687
  función del, 678-679
  generalidades, 616, 677
  homeostasis y, 683, 686-688
  invertebrados, 677-678
  orina, 677, 682-685
  partes del, 679-682
  tejidos epiteliales, 608-611
Sistema vascular hídrico, 442-443
Sistema vascular, transporte de minerales, 852-854
Sistemas de retroalimentación, 606-608, 628, 718, 724, 802-803
Sistemas de retroalimentación negativa, 607-608, 628, 718, 724, 802-803
Sistemas de retroalimentación positiva, 608, 718, 802-803
Sistemas orgánicos, 2, 3, 430, 443
Sistemática, 344, 346-352, 351, 356
Sitio activo (enzimas), 104
Skinner, B.F., 466-467
Smith, J.L.B., 446, 451, 461
Smith, William, 268
Sobreespecialización, 314, 315
Sobreexplotación, 590
Sodio (Na), 22, 659, 684-685, 738-739
Solitaria, 431
Solución, 29
Soluciones hipertónicas, 85-87
Soluciones hipotónicas, 85-87
Soluciones isotónicas, 85-87
Solutos, 82, 85-87
Sombra pluvial, 557, 558
Sonda de ADN, 247
Sonido, comunicación por, 471-472
Soya, 854
Spemann, Hans, 820-821
Spencer, Herbert, 297
Sperry, Roger, 752
Sphagnum, 391
Stapella grandiflora, 865, 882
Staphylococcus aureus, 284, 288, 296, 301
Steiner, Matthias, 774, 778, 783, 789
Streptoccocus, 362, 363
Streptococcus pyogenes, 691
Stringer, Korey, 604, 615
Struhsaker, Thomas, 471
Sucesión, 524-528
Sucesión de árboles, 526
Sucesión primaria, 524-525, 526
Sucesión secundaria, 524-527
Sucesos catastróficos, 332-333
Suculentas, 844

Sudor, 615
Suelo, 387, 383
Sulfuro de hidrógeno, 324
Supervivencia, 273-274, 500-501
Surtidores, 245
Sustentabilidad, 595-598, 599
Sustitución de nucleótidos, 213, 230
Sustratos, de enzimas, 104, 105

T

Tabaco, uso del, 649, 829
Tabaquismo, tabaco, 649, 829
Taiga, 566-567
Tálamo, 749
Tallo, de las plantas, 841, 845-849, 891-893
Tamaño, de los microorganismos, 364
TAMAR, 589
Tarsero, 333
Tasa de crecimiento de las poblaciones, 490-492
Tasa de incremento natural, 490-492
Tasas de reacción, 105
Tatum, Edward, 220
Tavares, Joao, 578
Taxonomía, generalidades, 343-346, 351
Tecnología de herramientas, evolución de la, 336-337
Tecnología de pistola de genes, 250
Tectónica de placas, 332
Tegumento, 873
Tejido adiposo, 612-615
Tejido conectivo denso, 611
Tejido conectivo suelto, 611
Tejidos
  conectivo, 611-612
  epitelial, 608-611
  estudio de, 2, 3
  evolución y, 421-428
  generalidades, 608
  músculo, 612-613
  nervios, 613
  órganos, 614-616
  plantas, 840-843
  sistema inmunitario, 698
Tejidos conectivos, 611-612, 614-615
Tejidos conectivos especializados, 611-612
Tejidos embrionarios, 422
Tejidos epiteliales, 608-611, 614-615
Telofase, 151, 152-155, 164, 165
Telómeros, 150
Tembladera, 52, 367
Temperatura corporal
  estudio de caso, 604, 608, 612, 615
  fiebre, 695-697
  piel y, 614
  regulación de la, 606-608
Temperatura corporal. *Véase también* Homeostasis
  estudio de caso, 604, 608, 612, 615
  fiebre, 695-697
  flujo de energía, 100-101
  piel y, 614
  reacciones bioquímicas, 103, 109
  regulación de la, 606-608
Temperatura. *Véase también* calentamiento global
  de la Tierra, efecto en el bioma, 568-569
  desiertos, 563
  ecosistemas costeros, 573
  efecto del agua en la, 32-33
  fotosíntesis, 123-124
  función de las enzimas, 109
  membranas celulares, 80, 82
  Tierra, elevación y, 557
Tendón de Golgi, 762
Tendones, 611, 778
Tensión, 856
Tensión superficial, 28-29
Teoría científica, 8-9
Teoría de cohesión-tensión, 855-857
Teoría de la presión y flujo, 861
Terciario, periodo del Cenozoico, 323, 331
Terminal sináptica, 735
Termitas, 43, 374, 473, 481-482
Termodinámica, 99
Termorreceptores, 759
Territorialidad, 475-476,
Testículos, 719-720, 726, 796-797
Testosterona, 45, 236-237, 716, 726, 796
Tétanos, 362
Tetrahidroestrinona (THG), 713, 717, 726, 730
Tetrahymena, 321
Tetrápodos, 453
Tetrastigma, 385, 389, 400, 401
Theobroma cacao, 553, 561, 575, 577, 578
Thermus aquaticus, 245, 261
THG (tetrahidroestrinona), 713, 717, 726, 730
Thiomargarita namibiensis, 357
Thomas, Donald, 874
Thornhill, Randy, 464, 485-486
Tiamina, 660
Tiburón ballena, 452
Tiburones, 448, 451-452, 747
Tiempo atmosférico, 547-548, 554-557
Tigmotropismo, 891, 892, 898
Tigres, 588
Tilacoides, 71, 113, 114, 117-119
Tilapia, 590
Timina, 51, 52, 146, 203, 206-207, 209-213, 658
Timo, 698, 719-720, 729
Timosina, 729
Tinbergen, Niko, 468, 476
Tiranosaurio, 112, 115, 122, 125
Tiroides, 719-725
Tirosina, 223
Tiroxina, 723-724
Tití león o tamarino de cara negra, 352
Tocoferol, 660
Toma de sangre materna, 258
Tomografía por emisión de positrones, 23
Tomografía por emisión de positrones, escaneo de, 754
Tortugas baulas, 457
Tortugas marinas, 588, 589
Tortugas, 448, 455-458, 588, 589
Toxinas, 47, 135, 362-363, 415-416, 454, 829
Trabajo de parto, 827-829
Transcripción del ADN, 220-225, 232-235
Transcriptasa reversa, 366
Transformación, 242-243
Transición demográfica, 503
Transmisión sináptica, 740
Transpiración, 541, 855-860
Transporte activo, 83, 87-92
Transporte de proteínas, 79, 82, 84-85
Transporte pasivo, 83-87
Tráquea, 609, 610, 643, 644, 645
Traqueidas, 842, 852-854
Traqueofitas, 389
Trásico, periodo, 323, 331
Traslación, síntesis de proteínas, 220-222, 227-229, 232-235
Trasplante de órganos, 82, 619, 626, 676, 683, 687
Trastornos de la alimentación, 655, 657, 668, 673
Trastornos hereditarios, 252-254
Trébol, 854
Trematodos, 429, 430
Treonina, 223
Triceratops, 11, 112, 115, 122, 125
Trichinella, 441
Trichonomas vaginalis, 374
Tricomoniasis, 805
Triglicéridos, 39, 43-44, 45
Trilobites, 270, 327
Triptofano, 223
Trisomía 21, 195-196, 256, 258, 260
Trisomia X, 194
Trombina, 629
Trufas, 416
Trypanosoma, 375
Tschermak, Erich, 181
Tuberculosis, 284, 362
Tubo, comunicación por el, 473
Tubo criboso, 860-861
Túbulo de Malpighi, 678
Túbulo, del riñón, 680
Túbulo distal, 680
Túbulo proximal, 680, 684-685
Túbulos seminíferos, 797
Túbulos T, 778
Tundra, 567-568
Tunicados, 447-448, 449
Tunicados, 447-448, 449, 819
Turba, 391
Turgencia, 70, 87, 88
Tyndall, John, 318

U

U.S. Department of Agriculture (Departamento de Agricultura de Estados Unidos), 248
U.S. Department of Justice (Departamento de Justicia de Estados Unidos), 245
U.S. Environmental Protection Agency (Oficina de Protección al Ambiente de Estados Unidos), 256, 586
U.S. Fish and Wildlife Service (Servicio de Pesca y Fauna de Estados Unidos), 590, 594
U.S. Food and Drug Administration (Administración de Alimentos y Medicamentos de Estados Unidos), 249, 256
U.S. National Academy of Sciences (Academia Nacional de Ciencias de Estados Unidos), 256
U.S. Society of Toxicology (Sociedad de Toxicología de Estados Unidos), 256
Ualabí, 459-461
Úlceras, 669
Ulva, 382
Ulva lactuca, 382
Umami, 769
Unidad motriz, 781
Uniformidad del espacio y el tiempo, 4
Uniformitarianismo, 269
Unión de las células, 92-93
Unión estrecha, 92, 93
Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), 586, 588, 590, 595, 598
Uniones comunicantes, 92, 93
uñas, 47
Urea, 679
Uréter, 680
Uretra, 680, 796-797, 799
Urey, Harold, 319
Urocordados, 447-448
Útero, 608, 800
Utricularia, 885, 897, 898-900
Utrículo, 764

V

Vacunas, 250-251, 705, 707, 708-709
Vacunas de plantas comestibles, 250-251
Vacuola central, 61, 62, 70
Vacuola contráctil, 70, 87
Vacuolas, 61, 62, 69, 70, 87, 90, 371, 373
Vacuolas digestivas, 69, 90, 371, 373, 661-662
Vagina, 800, 801, 803
Valina, 233
Válvula auriculoventricular, 623
Válvulas cardiacas, 623
Válvulas semilunares, 623
Vampiros, 461
van Leeuwenhoek, Anton, 58-59, 73
Vaporización, 32-33
Variables, definición de, 5
Vaso deferente, 796-797
Vaso quilífero, 637, 670
Vasos sanguíneos, 620-621, 629-634. *Véase también* Sistema circulatorio
Vasos, tejidos de las plantas, 842
Vejiga, 609, 666, 668
Vejiga natatoria, 452

Vejiga urinaria, 609, 680
Vello, 669
Vello coriónico, 826
Vellos sexuales, 360
Velocidad metabólica, 656
Velociraptor, 330
Vena cava, 622
Vena cava inferior, 623, 630
Vena cava superior, 623, 630
Vena femoral, 630
Vena renal, 680
Venas pulmonares, 623
Venas. *Véase también* Aparato circulatorio
  estructura y funciones, 629-634
  hojas, 844
  piel, 614
  plantas, 844
  venas renales, 680
  vertebrados, 622
Veneno, 107-109, 135, 362-363
  anémonas de mar, 427, 429
  dragón de Komodo, 456
  estudio de caso, 77, 81, 94
  insectos, 438
  proteínas, 47
Ventana oval, 762-765
Ventrículos, 622-626
Vénulas, 614, 634
Verduras, 873
Verlinsky, Yury, 260
Vertebrados
  aparato circulatorio, 620-621
  aparato digestivo, 662-663
  clados de, 447-450
  corazón, 622-626
  defensa contra las enfermedades, 693
  esqueleto, 783-787
  grupos principales, 451-461
  polinizadores, 879
Vesículas, 60, 61, 62, 68, 154, 321
Vesículas seminales, 796-797, 799
Vibrio cholerae, 347
Vida en grupo, 480-483
Vida media, 324
Vida terrestre, 328-331, 558-569
Vida, requisitos para la, 557-558
Vietnam, 303
VIH (virus de la inmunodeficiencia humana), 707-709, 804
  duplicación del virus, 243, 365, 366
  estudio de caso, 1, 14, 16, 17
  origen del, estudio de caso, 342, 346, 352
Villarreal, Luis, 17
Vino, 416-417
Virchow, Rudolf, 56, 145, 209
Viroides, 367-368
Viruela, 367, 368, 707
Virus
  defensa contra los, 692
  enfermedad de transmisión sexual, 804-805
  estudio de caso, 1, 14, 16, 17
  generalidades, 363-368
  replicación, 365, 366
  respuesta inmunitaria, 696, 702-703
  transferencias de ADN de los, 243-244
  viroides y priones, 367-368
  virus exóticos de la gripe, 706
Virus de la influenza, 243, 364, 706
Virus de la influenza humana, 706
Virus de la inmunodeficiencia de los simios (VIS), 352
Virus de la inmunodeficiencia humana (VIH), 1, 14, 16, 17, 707-709, 804
Virus del H1N1, 706
Virus del herpes, 365, 366
Virus del mosaico del tabaco, 364
Virus del papiloma humano (VPH), 804
VIS (virus de la inmunodeficiencia de los simios), 352
Viscum, 880
Visión binocular, 333-334, 768
Vista, 185, 333-334, 765-768
Vitaminas, 257, 658-659, 660
Vitaminas hidrosolubles, 658-659, 660
Vitaminas liposolubles, 658-659, 660
Viudo de Jackson, 6-7
Vocalizaciones, 308, 476, 477
Volicitina, 896
Volta, Alessandro, 759
Volumen y área superficial, 91
von Baer, Karl, 277
von Linné, Carl, 343
Vuelo de las aves, 457-458

W

Waialeale dubautia, 314
Wallace, Alfred Russel, 9, 271-274
Wansiru, Samuel, 774, 778, 783, 789
Warren J. Robin, 669
Watson, James, 8, 206
Weinberg, Wilhelm, 286
Welwitschia mirabilis, 396-397
Went, Frits, 890
White, James, 547
Wilkins, Maurice, 203, 206
Wilmut, Ian, 156
Wilson, E.O., 4, 12
Wilson, H.V., 425
Wimmer, Eckard, 17
Woese, Carl, 347, 350
Wombats, 459-461
World Wildlife Fund (WWF, Fondo Mundial para la Naturaleza), 590, 593, 595, 600

X

Xenotrasplante, 681
Xilema
  crecimiento de las plantas, 846
  generalidades, 840, 842
  hojas, 844
  mecanismos de transporte, 847
  transporte de mineral, 852-854
  transporte del agua, 855-857

Y

Yanoviak, Steve, 522
Yaro del caballo muerto, 882
Yellowstone, Parque Nacional de, 359, 525
Yema, 814
Yodo, 659, 723-724
Yuca, 879
Yugular, 630
Yunque, 762-765

Z

Zarigüeya, 459-461
Zigomiceto, 406-408
Zigosporangio, 408
Zigoto, 167, 386, 794, 815, 817, 818-822, 866-867
Zinc (Zn), 22, 659, 852
Zona afótica, 572-573
Zona de reserva amortiguadora, 595-596
Zona de transición, reservas, 595-596
Zona fótica, 572-573
Zona intermareal, 514, 573
Zona limnética, 569
Zona litoral, 569
Zona pelúcida, 804
Zona profunda, 569
Zonas habitables, acuáticas, 569-572, 570
Zooplancton, 536, 569, 575

Explora el mundo fascinante de

BIOLOGÍA

LA VIDA EN LA TIERRA CON FISIOLOGÍA

Esta amplia obra, conocida por su tratamiento exhaustivo de temas acerca de la diversidad, la ecología y el ambiente natural, atrapa e incita a los lectores con estudios de casos integrados y relevantes, e interesantes preguntas en cada capítulo.

La **novena edición**, completamente revisada, tiene el mismo estilo ameno y comprensible que han agradecido miles de estudiantes, pero ahora se pone énfasis en diversas aplicaciones prácticas que resultan muy atractivas. Entre las novedades de esta edición se cuentan las secciones "Estudio de caso", que vinculan un caso real con los temas biológicos relevantes tratados en el capítulo, y los apartados "¿Te has preguntado?", en los que se da respuesta a las interrogantes más frecuentes entre los estudiantes. Se revisaron todas las ilustraciones y se ampliaron las preguntas de razonamiento crítico de cada capítulo.

Esta edición busca:

- Presentar la información de manera tal que refuerce la cultura científica de los estudiantes.
- Inspirar en los estudiantes un sentimiento de maravilla ante el mundo natural y resaltar el papel que ellos mismos desempeñan en su entorno, con el fin de favorecer una vida de estudio y descubrimiento.
- Que los estudiantes aprendan los temas relacionados con la naturaleza de la ciencia y destacar la importancia que esto tiene en su vida diaria y en su dinámico mundo.

Para saber más, consulte con su representante de Pearson local o visite:
www.pearsonenespañol.com/audesirk

ISBN 978-607-32-1526-8
90000
9 786073 215268

Visítenos en:
www.pearsonenespañol.com